

## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 55, № 3, 2021

---

- Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Neopsylla* Wagner, 1903  
(Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) 179  
*Медведев С. Г., Вержуцкий Д. Б., Котти Б. К.*
- Многолетний мониторинг системы клещ–возбудитель  
в природных очагах клещевого энцефалита пригородов Иркутска 204  
*Мельникова О. В., Вершинин Е. А., Вержуцкая Ю. А., Корзун В. М.,  
Адельшин Р. В., Трушина Ю. Н., Андаев Е. И.*
- Анализ находок и паразито-хозяйинные связи иксодового клеща  
*Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 (Ixodidae, Ixodinae) на северо-западе России  
и в соседних европейских странах 226  
*Федоров Д. С., Леонович С. А.*
- Морфологические особенности прегенитальных и генитальных сегментов  
самцов слепней (Diptera, Tabanidae) группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. 238  
*Агасой В. В.*
- Памяти Игоря Андреевича Акимова (1937–2021) 261  
*Редколлегия и Паразитологическое общество*

## CONTENTS

---

**Vol. 55, No. 3, 2021**

---

|                                                                                                                                                                                               |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Diversity of plague vectors: fleas of the genus <i>Neopsylla</i> Wagner, 1903<br>(Siphonaptera, Hystrichopsyllidae)                                                                           | 179 |
| <i>Medvedev S. G., Verzhutsky D. B., Kotti B. K.</i>                                                                                                                                          |     |
| Long-term monitoring of the tick–pathogen system in natural foci<br>of tick-borne encephalitis in Irkutsk suburbs                                                                             | 204 |
| <i>Mel'nikova O. V., Vershinin E. A., Verzhutskaya Yu. A., Korzun V. M.,<br/>Adel'shin R. V., Trushina Yu. N., Andaev E. I.</i>                                                               |     |
| Analysis of findings and host-parasite relations of the tick<br><i>Ixodes trianguliceps</i> Birula, 1895 (Ixodidae, Ixodinae) in northwestern Russia<br>and in neighboring European countries | 226 |
| <i>Fedorov D. S., Leonovich S. A.</i>                                                                                                                                                         |     |
| Morphological features of pregenital and genital segments<br>of male horseflies (Diptera, Tabanidae) of the <i>Hybomitra</i> (s. str.) <i>bimaculata</i> Macq. groups                         | 238 |
| <i>Agasoi V. V.</i>                                                                                                                                                                           |     |
| In Memoriam Prof. Igor A. Akimov (1937–2021)                                                                                                                                                  | 261 |
| <i>Editorial Board and The Russian Society of Parasitology</i>                                                                                                                                |     |

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРЕНОСЧИКОВ ЧУМЫ:  
БЛОХИ РОДА *NEOPSYLLA* WAGNER, 1903  
(SIPHONAPTERA, HYSTRICHOPSYLLIDAE)**

© 2021 г. С. Г. Медведев<sup>а, \*</sup>, Д. Б. Вержуцкий<sup>б, \*\*\*</sup>, Б. К. Котти<sup>с, d, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН,

<sup>а</sup>Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>б</sup>Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

Иркутск, 664047 Россия

<sup>с</sup>Северо-Кавказский федеральный университет,

<sup>d</sup>Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

Ставрополь, 355009 Россия

\*e-mail: smedvedev@zin.ru; sgmed@mail.ru

\*\*e-mail: boris\_kotti@mail.ru

\*\*\*e-mail: verzh58@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.05.2021 г.

После доработки 20.05.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.

В обзоре проанализированы особенности распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох Голарктическо-Индо-Малайского рода *Neopsylla* (Hystrichopsyllidae, Neopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков и хранителей возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 14 из 67 видов и подвидов блох рода *Neopsylla* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

**Ключевые слова:** блохи, Siphonaptera, переносчики возбудителя чумы, таксономическое разнообразие, *Neopsylla*

**DOI:** 10.31857/S0031184721030017

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Медведев и др., 2019; Медведев Вержуцкий, 2019; Медведев и др., 2020) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla* и *Rhadinopsylla*. Особое внимание было уделено паразитам сусликов и сурков – блохам *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898) и *Oropsylla silantiewi*

(Wagner, 1898) – ввиду их особого значения в качестве переносчиков возбудителя чумы во многих природных очагах чумы Евразии.

Целью настоящей работы является обобщение данных по блохам рода *Neopsylla*, некоторые представители которого также известны как переносчики чумной инфекции. Как и ранее, в качестве основных задач поставлены оценка морфологического разнообразия, рассмотрение особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов данного рода в целом и, в частности, тех, которые являются основными, второстепенными или случайными переносчиками возбудителя чумы в различных регионах мира.

В мировой фауне в настоящее время насчитывается 48 видов и 19 подвигов блох рода *Neopsylla*. Таким образом, можно считать, что в мире имеется 67 форм видового и подвигового ранга, относящихся к этому роду блох. Преобладающее число видов и подвигов рода *Neopsylla* паразитирует на широком круге прокормителей, относящихся, главным образом, к отрядам грызунов, насекомоядных, хищных и зайцеобразных.

#### БЛОХИ РОДА *NEOPSYLLA* И ПОДСЕМЕЙСТВА NEOPSTLLINAE: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Род *Neopsylla* принадлежит к подсем. Neopsyllinae – одному из девяти подсемейств сем. Hystrichopsyllidae. Подсем. Neopsyllinae насчитывает 124 видов и 35 подвигов блох, что по объему приблизительно равно подсем. Rhadinopsyllinae (оно насчитывает 108 видов и 14 подвигов) и значительно меньше более крупного подсем. Stenophthalminae (оно объединяет 238 видов и 181 подвидов).

Десять родов подсем. Neopsyllinae подразделяются на три трибы: Neopsyllini [(роды *Neopsylla* (67 видов и подвигов), *Rothschildiana* (два вида) и *Tamiophila* (один вид)], Paraneopsyllini [(роды *Genoneopsylla* (пять видов), *Paraneopsylla* (шесть видов)] и Phalacroscopsyllini [роды *Catallagia* (17 видов), *Delotelis* (два вида), *Epitedia* (семь видов), *Phalacroscopsylla* (шесть видов) и *Strepsylla* (восемь видов)].

Подсем. Neopsyllinae имеет голарктическо-индо-малайский ареал. Представители подсемейства паразитируют главным образом на наземных беличьих (Sciuridae), мышиных (Muridae) и хомяковых (Cricetidae). Кроме того, виды некоторых родов подсем. Neopsyllinae отмечены на землеройковых и на центральноамериканских мешотчатых прыгунах (Heteromyidae), сходных по образу жизни с тушканчиковыми.

Блохи подсем. Neopsyllinae характеризуются наличием своеобразного глазного ктенидия, состоящего из двух зубцов. Однако он отсутствует у представителей подсемейства – блох родов *Catallagia* и *Delotelis* из трибы Phalacroscopsyllini. У блох подсем. Neopsyllinae передний зубец глазного ктенидия налегает сверху на другой зубец и расположен по отношению к нему под косым углом. На щечной стенке головы блох этого подсемейства имеется два полных по числу щетинок ряда. Нижний, или глазной ряд представлен четырьмя, а не тремя, как обычно, щетинками. Уникальные состояния признаков строения подсем. Neopsyllinae отмечаются в строении среднегрудного сегмента

(имеются дополнительные гребни на фрагме среднегруди, а гребни на вершине аподемы мезостернита имеют своеобразную форму), 9-го стернита брюшка самцов (имеются аподема и дополнительные выросты на вертикальных ветвях) и эдеагуса (наличие двух пар склеритов крючков эдеагуса). Наибольшее разнообразие состояний признаков у блох подсем. Neopsyllinae обнаруживается в строении заднегрудного сегмента тела. Среди них имеются как плезиоморфные состояния (наличие 3-й грудной пластинки и особенности склеритов 2-й пары дыхалец), так и различные более специализированные черты строения. Так, уникальными являются особенности строения седла метастернита с сильно удлинненными кверху дорсальными отростками. У блох подсем. Neopsyllinae брюшные дыхальца каплевидной формы, межуסיковая бороздка присутствует как у самцов, так и у самок (у большинства других блох бороздка имеется только у самцов), эдеагус имеет хорошо выраженную шейку в основании аподемы. Однако последние из перечисленных особенностей являются гомоплазиями, т.е. сходные состояния присутствуют у блох из других семейств и инфраотрядов.

У блох родов *Neopsylla* третья щетинка глазного ряда укорочена. Аналогичное состояние отмечено у близкого к роду *Neopsylla* – неарктического рода *Epitedia*. Для блох *Neopsylla* характерны редукция гребня метанотума, а также наличие выростов на вершине внутренней трубки и утолщения в основании Y-склерита эдеагуса. Подобные состояния признаков отмечаются и у других блох, в частности у блох индо-малайского рода *Rothschildiana*, также близкого к роду *Neopsylla*. Тенденция к удлинению хоботка у представителей рода *Neopsylla* выражена только у блох *N. aliena* J. et R., 1911 и *N. anoma* Rothschild, 1912. Подобная особенность отмечается и у других паразитов цокоров – блох *Rhadinopsylla aspalacis* Ioff et Tiflov, 1946 и *Rh. ioffi* Wagner, 1930.

В состав трибы Neopsyllini также входит род *Tamiophila*, который является эндемиком наиболее бедной по количеству таксонов фауны Восточноамериканской подобласти. Один вид этого рода имеет Канадско-Восточноамериканский ареал и объединяет блох – паразитов бурундуков рода *Tamias*, а также белок рода *Tamiasciurus*. Представители трибы Neopsyllini известны также и в Индо-Малайской области. Здесь, кроме семи видов рода *Neopsylla*, распространены виды рода *Rothschildiana*. Этот род является эндемиком Индо-Малайского области. Его виды являются паразитами мышиных родов *Rattus*, *Maxomys*, *Leopoldamys* и ряда других. Однако основу трибы Neopsyllini составляет наиболее характерный для фауны Палеарктики (42 вида) род *Neopsylla*, имеющий широкий голарктическо-индо-малайский ареал. В Неарктической области род *Neopsylla* представлен только одним видом с Канадско-Восточноамериканским ареалом – блохой *N. inopina* Rothschild, 1915.

Род *Neopsylla* в настоящее время насчитывает 48 видов и 19 подвидов. Следует отметить, что, кроме рода *Neopsylla*, голарктическо-индо-малайские ареалы имеют также два других рода блох. Один из них род *Doratopsylla* (Hystrihopsyllidae), блохи которого паразитируют на землеройковых (Soricidae), второй – род *Nycteridopsylla* (Isachnopsyllidae), объединяющий паразитов зимующих летучих мышей.

Количество видов рода *Neopsylla* убывает по направлению с востока на запад Палеарктики. Так, из 48 известных видов рода *Neopsylla* в Восточноазиатской подобласти представлено 30 (15 из них при этом эндемичные), в Центральноазиатской – 23 (шесть из них эндемичные), в Турано-Иранской – семь (только один из них эндемичный). В Сибирской провинции известно восемь видов рода *Neopsylla*, среди которых эндемичные отсутствуют. В фауне же Европейской провинции род *Neopsylla* известен только по двум видам. Данные виды политипические и включают от двух до шести подвидов. Один из них, паразит широкого круга грызунов (сусликов, хомяковых и полеvoчьих) – блоха *N. pleskei* Ioff, 1928, – имеет протяженный транспалеарктический ареал. Этот вид в настоящее время подразделяется на шесть подвидов. Еще один политипический вид, паразит сусликов – блоха *N. setosa*, – также характеризуется протяженным транспалеарктическим ареалом.

Можно предположить, что виды рода *Neopsylla* проникают в европейскую часть Палеарктики много позднее, чем, например, паразиты насекомых рода *Palaeopsylla*. Последний объединяет 55 видов и 11 подвидов, среди которых есть как палеарктические, так и индо-малайские. Однако особенностью их распространения является то, что значительное число видов рода *Palaeopsylla* приурочено, с одной стороны, к Европе и Средиземноморью, с другой – к Восточноазиатской подобласти. Такое распределение видов указывает на два центра видообразования, что, возможно, обусловлено изолирующими преградами в прошлом на территории центральной части Евразии.

Распространение блох из восточной части Палеарктики по североазиатскому пути характерно не только для некоторых видов рода *Neopsylla*, но и для представителей ряда других родов. Среди них можно указать, например, такие голарктические роды как *Ceratophyllus* и *Megabothris*. По другому, южноазиатскому пути – через Центральную, Среднюю и Переднюю Азию, кроме видов рода *Neopsylla*, шло освоение Евразии видами родов *Rhadinopsylla* и *Hystrihopsylla*.

Сибирско-центральноазиатский тип ареалов присущ паразитам полевок рода *Microtus* и *Alticola* – блохе *Neopsylla mana* Wagner, 1927. На азиатские (внесибирские) связи указывает распространение паразита слепушонки *N. bactriana* Ioff, 1953, представленного в Центральноазиатской и Турано-Иранской подобластях. Ирано-Центральноазиатский ареал свойствен обитателю зоны степи и пустынь блохе *N. teratura* Rothschild, 1913 – паразиту серого хомячка и других грызунов.

В фауне Индо-Малайской области род *Neopsylla* представлен семью видами (из них пять эндемичных), паразитирующими на крысах родов *Maxomys*, *Sundamys* и *Berylmys*. Палеарктическо-индо-малайский ареал имеет блоха мышинных *Neopsylla dispar* Jordan, 1932. Ареал, охватывающий Индокитайскую, Восточно- и Центральноазиатскую подобласти, свойствен другим паразитам мышинных – блохе *N. stevensi* Rothschild, 1915, а ареал, охватывающий Восточноазиатскую и Индийскую подобласти, – блохе *N. secura* Rothschild, 1915.

Блохи рода *Neopsylla* массово паразитируют круглый год на хомяковых, мышиных и полевоочьих (Дарская, 1970). Блохам этой группы свойственно непродолжительное время нахождения на теле хозяина, необходимое для насыщения крови. Блохи этой группы сохраняют связь с убежищем хозяина во все периоды жизни (Брюханова, Дарская, 1965; Жовтый, 1966; Ващенко, 1988). В целом, виды рода *Neopsylla* относятся к поликсенным паразитам, которые способны обитать на широком круге хозяев. Многие из них приурочены к определенному ландшафту, где они используют в качестве прокормителей различных млекопитающих, ведущих сходный образ жизни. Большинство видов рода *Neopsylla* обитает в ландшафтных зонах низменностей и предгорий, где они паразитируют преимущественно на грызунах – сусликах, песчанках, ряде видов полевков и мышей.

По нашим данным, блохи 48 видов и 19 подвидов рода *Neopsylla* найдены на 154 видах млекопитающих семи отрядов. Эти виды хозяев принадлежат к 57 родам из 16 семейств. Среди основных хозяев преобладают грызуны. В частности, виды рода обнаружены на 59 видах из 19 родов хомяковых. Кроме того, среди грызунов хозяевами блох рода *Neopsylla* отмечаются 30 видов из девяти родов мышиных (Muridae), 23 вида из семи родов беличьих (Sciuridae) и восемь видов из четырех родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Neopsylla* из других отрядов являются шесть видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae) и одного вида зайцевых. Блохи рода *Neopsylla* также отмечены на пяти видах из трех родов землеройковых (Soricidae) и двух видов из одного родов кротовых (Talpidae). Кроме того, блохи рода *Neopsylla* были обнаружены на 10 видах птиц из девяти родов шести семейств из шести отрядов.

В фауне России представлено девять видов и три подвида рода *Neopsylla*. Наиболее протяженные ареалы – Транспалеарктические, или Европейско-Сибирско-Азиатские, имеют два политипических вида блох, которые были упомянуты выше. Один из них, *N. setosa*, имеет Европейско-Сибирско-Восточно-Центральноазиатско-Туранский тип ареала, второй, другой вид *N. pleskei* – Европейско-Сибирско-Восточно-Центральноазиатско-Турано-Иранский. Один из подвидов, *N. p. rossica*, характеризуется широким европейско-сибирским ареалом. Ареал другого подвида, *Neopsylla p. caucasica*, более узкий, приуроченный к Кавказу. Его можно отнести к Западнопалеарктическому, или Европейскому типу.

Азиатско-сибирские ареалы имеет ряд видов и подвидов фауны России. Один из видов, *N. p. orientalis*, характеризуется Сибирско-Восточно-Центральноазиатским ареалом. Центрально-восточнопалеарктические ареалы, или Сибирско-Восточно-Центральноазиатские, также имеют блохи *N. abagitui* Ioff, 1946, *N. bidentatiformis* (Wagner, 1893) и *N. galea* Ioff, 1946.

Кроме того, среди видов рода *Neopsylla* фауны России представлены виды с Азиатско-Сибирскими ареалами. Это блохи *N. mana* Wagner, 1927 и *N. democratica* Wagner, 1926 с Сибирско-Центральноазиатским ареалом и *N. acanthina* J. et R., 1923 с Сибирско-Восточноазиатским. Азиатский (внесибирским) ареал имеет *N. teratura* Rothschild, 1913. Этот ареал можно также обозначить как Центральноазиатско-Иранский.

*Neopsylla abagaitui* Ioff, 1946

Тип ареала: Центральнo-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: лесостепи и степи на юге Сибири и в Северо-Восточном Китае. В России вид встречается в Туве, окрестностях Красноярска, в Забайкалье; в Монголии – в Котловине Больших Озер, Монгольском Алтае, горных системах Хангая и Хэнтэя; в Китае – в Маньчжурии и Внутренней Монголии (Иофф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993; The Atlas ..., 2000).

Хозяева: 13 видов из 11 родов четырех семейств из двух отрядов. Среди них пищуховые рода *Ochotona* (1 вид) (Lagomorpha), а также хомяковые родов *Cricetulus* (2), *Ellobius* (1), *Eolagurus* (1), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (1), *Myospalax* (1) и *Pitymys* (1) (Cricetidae), тушканчиковые рода *Allactaga* (1) (Dipodidae) и беличьи *Marmota* (1) и *Spermophilus* (2) (Sciuridae).

Инфицированность возбудителем чумы: в России инфицированные блохи этого вида найдены в Забайкальском природном очаге чумы (Голубинский и др., 1987). Блоха *N. abagaitui* отмечена как спонтанно зараженная чумой в Монголии (Bolormaa et al., 2010). В Китае естественная зараженность чумой блох этого вида выявлена в Южно-Маньчжурском и Ганьсу-Ниньсянском природных очагах чумы, причем в последнем данный вид рассматривается как второстепенный переносчик (The Atlas ..., 2000).

*N. bidentatiformis* (Wagner, 1893)

Тип ареала: Центральнo-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: один из часто отмечаемых паразитов грызунов степей и лесостепей на юге Сибири и Дальнего Востока. Известен в Туве, Прибайкалье, Забайкалье, Якутии, Приамурье и Приморье. Встречается по всей Монголии, а также на северо-востоке Китая (Иофф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 35 видов из 18 родов шести семейств из трех отрядов, среди которых указывались хомяковые родов *Alticola* (3), *Cricetulus* (4), *Eolagurus* (1), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Microtus* (5), *Myospalax* (2), *Phodopus* (2); тушканчиковые родов *Allactaga* (1) и *Dipus* (1), мышинные родов *Apodemus* (2), *Mus* (1), *Rattus* (1); беличьи *Marmota* (2), *Spermophilus* (3) и *Tamias* (1). Кроме того, вид был также на пищухах (*Ochotona daurica* (Pallas, 1776) и *O. erythrotis* (Büchner, 1894)). Блохи этого вида были также собраны с куных (*Mustela eversmanni* Lesson, 1827).

В разных частях ареала длиннохвостого суслика (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)) доля этого вида среди блох, собранных со зверьков, сильно различается: в Юго-Восточной Туве и Хангае она составляет 0.1 %, в Якутии – 0.2 %, на юго-востоке Монгольского Алтая – 0.3 %, в Баргузинской долине – 1.1 %, в Западном Забайкалье – 1.4 %, в Прибайкалье – 3.2 %, в Амурской обл. – 8.5 % (Вержужский, 2012).

В Приморском крае этот вид абсолютно доминирует среди блох на массовых видах мелких млекопитающих, превышая ежегодно 50 % в общих сборах блох (Девятова и



др., 1966). В условиях юго-востока Забайкалья значительная часть ее населения использует в качестве основного прокормителя полевку Брандта (*Lasiopodomys brandtii* (Radde, 1861)). Является ярко выраженной “блохой гнезда” – на долю насекомых, находящихся в гнезде, в среднем за сезон приходится 99.0 % всех имаго. Максимальная численность в гнездах полевки регистрируется в октябре и ноябре (среднегодовые значения 47 и 55 имаго на гнездо). Размножение *N. bidentatiformis* протекает весь теплый период года – с апреля по октябрь. Длительность цикла развития колеблется от 30 дней у блох июньской генерации до 150 дней для особей, появившихся из куколок в апреле и октябре. Большая часть популяции успевает пройти два поколения за год (Вахрушева, 1979).

Инфицированность возбудителем чумы: в Китае блохи этого вида найдены естественно зараженными чумой в Южно-Маньчжурском природном очаге чумы и в очаге Ксилингольских равнин. В Эрлянском природном очаге этот вид, по мнению коллектива китайских специалистов, является второстепенным переносчиком чумы (The Atlas ..., 2000).

Блоху *N. bidentatiformis* относят к активным переносчикам чумы с высокой частотой блокообразования (Бибикова, Классовский, 1974; Ващенко, 1999). В условиях эксперимента в опытах по передаче чумы блохами в Приморском крае использовали три тысячи насекомых этого вида, в качестве прокормителей – массовые виды мелких мышевидных грызунов (Девятова и др., 1966). В пяти сериях опытов средний уровень блокообразования составил 11.6 %, достигнув в одном из опытов 37.5 %. Образование блоков преджелудка наблюдали с пятых по 24-е сутки. Показана высокая заражающая способность блокированных блох – при кормлении индивидуально с экспозицией от двух часов до суток и более погибло 44.2 % взятых в опыты массовых видов мелких млекопитающих – крысвидных хомячков, полевых мышей и восточных полевок. Отмечено, что блохи *N. bidentatiformis* активно нападают на человека и пьют его кровь (Девятова и др., 1966).

#### *N. galea* Ioff, 1946

Тип ареала: Центрально-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: паразитирует на различных видах степных грызунов в Туве и Забайкалье; в Монголии – в Монгольском Алтае, Котловине Больших Озер и Хангае; в Северо-Восточном Китае (Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993; Котти, 2013).

Хозяева: 11 видов из шести родов двух семейств грызунов. В частности, это хомяковые родов *Cricetulus* (3), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Myospalax* (1) и *Phodopus* (2), а также беличьи рода *Spermophilus* (2).

Инфицированность возбудителем чумы: в России случаев обнаружения блох этого вида инфицированными чумой не зарегистрировано. В Китае, в Эрлянском природном очаге чумы с основным носителем – монгольской песчанкой, *N. galea* считается второстепенным переносчиком чумы (The Atlas ..., 2000).

*N. hongyangensis* Li Kueichen, Bai Xue-li et Chen Bai-fang, 1986

Тип ареала: Восточнопалеарктический, или Центральноазиатский. Ареал: встречается в Китае, в высокогорьях Тибета и Цинхая. Хозяева: паразитирует на ряде видов мелких млекопитающих, характерных для этих территорий. Известен с восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae* (Thomas, 1907)).

Инфицированность возбудителем чумы: имелись находки спонтанно инфицированных чумой блох на Тибете (The Atlas ..., 2000).

*N. inopina* Rothschild, 1915

Тип ареала: Неарктический, или Канадско-Западноамериканский. Ареал: вид широко распространен в предгорьях и горах западной части США и Канады, встречается на широком спектре мелких млекопитающих Неарктики (Hopkins, Rothschild, 1962).

Хозяева: 11 видов из семи родов пяти семейств из двух отрядов, а также с одного вида птиц. Среди них отмечались хомяковые (*Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1830) и *Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845)), мышинные (*Rattus norvegicus* (Berkentheut, 1769)), беличьи (*Cynomys ludovicianus* (Ord, 1815), *Marmota flaviventris* (Audubon et Bachman, 1841) и пять видов рода *Spermophilus*).

Блохи этого вида были также собраны с длиннохвостой ласки (*Mustela frenata* (Lichtenstein, 1831)) и с кроличьего сыча (*Athene cunicularia* (Molina, 1782) из сем. Strigidae (Strigiformes)).

При сборах 20041 блохи с 6542 луговых собачек (*Cynomys*) четырех видов в течение 2013–2016 г. на территории 12 западных штатов США было обнаружено абсолютное доминирование блох *Oropsylla (Opisocrostis) hirsuta* (Baker, 1895) (59 %) и *Pulex simulans* Baker, 1895 (23 %). Авторы исследования указывают, что блоха *N. inopina* на обследованной территории является паразитом сусликов, и в проведенных сборах с луговых собачек ее доля составила менее 2 % (Russel et al., 2018).

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность чумным микробом блох этого вида отмечена на территории многих западных штатов США (Pratt et al., 1993).

*N. mana* Wagner, 1927

Тип ареала: Центрально-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: паразит полевков и других мелких млекопитающих в степных и лесостепных, преимущественно горных, районах Средней и Центральной Азии, на юге Сибири и в Якутии. В Монголии обитает практически по всем горным и предгорным районам. В Китае встречена в Маньчжурии, Внутренней Монголии и Цинхае (Июфф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 34 вида из 20 родов 10 семейств из трех отрядов, из которых большинство составляют грызуны (27 видов из 15 родов пяти семейств). Среди хозяев этого вида отмечались хомяковые родов *Alticola* (4), *Clethrionomys* (2), *Cricetulus* (4), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Microtus* (1), *Phodopus* (2),

*Pitymys* (1) и *Rhombomys* (1); мышинные (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)); тушканчиковые (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)), *Dipus sagitta* (Pallas, 1773) и одноцветная мышовка (*Sicista concolor* (Büchner, 1892)); беличьи родов *Marmota* (2) и *Spermophilus* (3). Кроме того, вид был отмечен на зайцеобразных (*Ochotona daurica* и *O. pallasi* (Gray, 1867)), а также на *Lepus tolai* (Pallas, 1778)). Блохи этого вида были также собраны с куных (*Mustela altaica* (Pallas, 1811) и *M. erminea* (L., 1758)) и псовых (*Vulpes vulpes* (L., 1758)). Блоха *N. mana* была собрана с каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829) (Turdidae, Passeriformes)).

На длиннохвостом суслике доля этого вида среди блох, собранных со зверьков, сильно различается в разных частях ареала этого прокормителя: в Якутии этот показатель составляет 0.2 %, в Юго-Восточной Туве – 0.7 %, на северо-западе Монгольского Алтая – 1.4 %, в Хангае – 1.6 %, на юго-востоке Монгольского Алтая – 1.9 %, в Юго-Западной Туве – 2.5 %, в Горном Алтае – 2.9 %, в Джунгарском Алатау – 6.7 % (Вержуцкий, 2012).

Блоха *N. mana* в Туве паразитирует преимущественно на длиннохвостом суслике, в большей степени накапливаясь в гнездах зверька (Тувинский ..., 2019). Встречается по всей территории Тувинского природного очага чумы, максимальная численность отмечена в зональных поясах горных степей и луговостепей на высоте 1900–2200 м над ур. м. В субальпийском высотном поясе встречается единично.

Блохи этого вида способны к активной форезии в период расселения сусликов и хорошо переносят длительное голодание без контакта с хозяином. Откладка яиц самками отмечается весь теплый период года, наиболее интенсивный выплод молодых имаго регистрируется в августе–сентябре. Сезонный ход численности одновершинный с пиком в конце лета – начале осени (Галацевич, 2018; Тувинский ..., 2019). Зимний период года основная часть населения вида проводит в гнездах летнего типа, без контакта с прокормителем. Так, в Юго-Западной Туве средняя численность имаго этой блохи в гнездах со спящим сусликом в холодный период года составила  $1.4 \pm 1.1$  на гнездо ( $n=14$ ), в гнездах летнего типа без хозяина –  $18.3 \pm 4.4$  ( $n=28$ ) (Вержуцкий, 2012). Численность значительно варьирует по годам. На длиннохвостом суслике индексы обилия колеблются в основном от 0.05 до 0.5; во входах нор – от 0.0005 до 0.002; в гнездах суслика – от 1.0 до 6.0 (Тувинский ..., 2019).

Инфицированность возбудителем чумы: описана эпизоотия чумы в популяции полевки Брандта осенью 1956 г. в Заг сомоне Баян-Хонгорского аймака Монголии (Шкилев и др., 1958). Согласно полученным данным, из группового посева из 38 блох *N. mana*, выбранных из гнезда полевки Брандта, изолирована культура чумы. Для Ханхегшинского природного очага чумы, расположенного в центральной части Убурхангайского аймака, где основным носителем является полевка Брандта, а основным переносчиком – блоха *N. pleskei* (Вержуцкий, Адъясурэн, 2019), некоторые авторы ранее включали в число основных переносчиков и вид *N. mana* (Ахнтуя и др., 1988). Блохи *N. mana* вовлекаются в эпизоотический процесс в качестве второстепенных переносчиков

в Китае, Боро-Хоринском и северном Восточно-Тяньшаньском природных очагах чумы (The Atlas ..., 2000).

В Горно-Алтайском природном очаге чумы за период с 1961 по 2013 г. от *N. mana* выделено четыре штамма возбудителя чумы (Горно-Алтайский ..., 2014). При проведении полевого эксперимента непосредственно на территории очага участок с активной эпизоотией (осенью 1972 г. здесь было получено 48 культур чумного микроба) площадью в 200 га был освобожден от грызунов, а их норы прикопаны. С 17 по 25 апреля 1973 г. на участке раскопано семь гнезд монгольской пищухи, у которых входы нор оставались закрытыми. Из них выбрано 427 блох, относящихся к шести видам, в том числе среди них было 18 блох *N. mana*. От двух блох этого вида изолировано две культуры чумного микроба. Таким образом, в полевых условиях доказана способность блох *N. mana* сохранять возбудитель чумы на протяжении 228 дней (срок наблюдения) без контакта с прокормителем (Ивженко и др., 1974).

В Тувинском природном очаге чумы за период с 1964 по 2017 г. от блох этого вида изолировано 25 культур чумного микроба (Тувинский ..., 2019). В экспериментах по передаче и сохранению возбудителя чумы использовано 468 блох *N. mana* (Воронова, Базанова, 2004; Базанова, 2009; Базанова, Вержуцкий, 2009). При питании на белой мыши на десятки сутки после заражения зарегистрирован единственный случай образования блока преджелудка. Блокированная блоха погибла в первые сутки, и передачи чумного микроба не отмечено (Воронова, Феоктистов, 1979). При использовании в качестве прокормителя длиннохвостого суслика блокировались 12.5 % взятых в опыт блох, передачу возбудителя интактным сусликам выявили в 25 % случаев. В условиях, приближенных к естественным, блохи этого вида сохраняли возбудителя до 380 дней (Воронова, 1984; Базанова, Хабаров, 1993).

#### *N. meridiana* Tiflov et Kolpakova, 1937

Тип ареала: Центральнопалеарктический, или Центральноеазиатско-Туранский. Ареал: высокогорный вид, паразит грызунов в горах Средней Азии (Тянь-Шань и Памиро-Алай (Иофф и др., 1965).

Хозяева: известен с семи видов хомяковых (*Alticola argentatus* (Severtzov, 1879), *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773), *Microtus gregalis* (Pallas, 1779), *Pitymys carruthersi* (Thomas, 1909) и *Neodon juldaschi* (Severtzov, 1879)).

Инфицированность возбудителем чумы: одна культура возбудителя чумы изолирована от блохи данного вида, выбранной из субстрата гнезда арчовой полевки в Гиссарском природном очаге чумы (Слудский и др., 2003).

#### *N. pleskei ariana* Ioff, 1946

Тип ареала: Западно-Центральнопалеарктический, или Европейско-Центральноеазиатско-Туранско-Иранский. Ареал: подвид встречается преимущественно в гнездах мелких грызунов в горных районах Алтая, Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Джунгарии (Иофф и др., 1965; Котти, 2013).

Хозяева: 13 видов из 11 родов четырех семейств грызунов. Известен, в частности, с хомяковых (*Cricetulus migratorius*, *Ellobius fuscocapillus* (Blyth, 1843), *Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840), *Pitymys afghanus* (Thomas, 1912), *Microtus gregalis*), тушканчиковых (*Allactaga williamsi* Thomas, 1897), мышиных (*Apodemus sylvaticus*, *Rattus norvegicus*, *R. rattoides* (Hodgson, 1845)), а также беличьих.

На Гиссарском хребте (Таджикистан) этот подвид массово паразитирует на арчовой полевке, в гнездах составляя в среднем 28 % от всех блох, на зверьках – 5 %. В абсолютных значениях индексы обилия на зверьках колеблются по годам от 0.07 до 0.1, в гнездах – от 1.4 до 3.6 (Слудский и др., 2003).

Инфицированность возбудителем чумы: предполагается участие в эпизоотическом процессе блохи *N. pleskei ariana* в качестве случайных или второстепенных переносчиков в странах Ближнего Востока, а также в Афгано-Пакистанском и Гиндукушском высокогорном очагах, где, вероятно, основным носителем выступает красный сурок, а также в Ирано-Афганском низкогорном очаге с основными носителями – песчанками (Каримова, Неронов, 2007). В Гиссарском природном очаге чумы блоха принимает достаточно активное участие в эпизоотическом процессе, являясь второстепенным переносчиком. От этого вида за период с 1970 по 1991 г. выделен 41 штамм чумного микроба, что составляет 6.9 % от всех изолятов, полученных от блох (Слудский и др., 2003).

#### *N. pleskei armeniaca* Ioff et Argyropulo, 1934

Тип ареала: Западнопалеарктический, или Европейский. Ареал: Закавказье – Малый Кавказ и Армянское нагорье. Подвид отмечен в Азербайджане, Армении и Восточной Грузии, встречается в гнездах многих мелких млекопитающих (Тифлов и др., 1977; Котти, 2013).

Хозяева: 14 видов из 11 родов семи семейств из трех отрядов, включая хомяковых (*Arvicola terrestris* (L., 1758), *Cricetulus migratorius*, *Meriones blackleri* Thomas, 1903, *M. erythraurus* (Gray, 1842), *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839), *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) и *M. socialis* (Pallas, 1773)); тушканчиковых (*Allactaga elater* (Lichtenstein, 1825), *A. williamsi*); мышиных (*Mus musculus* L., 1758); беличьих (*Spermophilus citellus* (L., 1776)). Блохи этого вида были также собраны с кунных (*Meles meles* и *Vulpes vulpes*) и птиц – домового сыча (*Athene noctua* Scopoli, 1769 (Strigidae, Strigiformes)).

Инфицированность возбудителем чумы: выявлено вовлечение блохи в эпизоотический процесс в природных очагах чумы Армении и Азербайджана (Гончаров и др., 2013).

#### *N. pleskei orientalis* Ioff et Argiropulo, 1934

Тип ареала: Центрально-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: вид встречается на мелких млекопитающих по всем степным районам Западного и Восточного Забайкалья, Хабаровском крае, Туве, Горном Алтае, Хэнтейском, Баян-Хонгорском, Завханском и Центральном аймаках Монголии, а также в Северном и Северо-Восточном Китае, захватывая Маньчжурию и большую

часть Внутренней Монголии (Вахрушева, 1979; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993; The Atlas ..., 2000).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 35 видов из 21 родов восьми семейств из трех отрядов, из которых 31 вид из 17 родов грызунов. В частности, это хомяковые родов *Alticola* (4), *Clethrionomys* (1), *Cricetulus* (5), *Eolagurus* (1), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Microtus* (2) и *Phodopus* (2); тушканчиковые родов *Alactagulus* (1), *Allactaga* (2) и *Dipus* (1); мышинные родов *Apodemus* (1), *Mus* (2) и *Rattus* (1); беличьи родов *Citellus* (1), *Marmota* (2) и *Spermophilus* (2). Кроме того, блоха *N. pleskei orientalis* была собрана с зайцевых (*Lepus tolai*) и пищуховых (*Ochotona daurica*). Блохи этого вида были также собраны с хищных *Mustela nivalis* (L., 1766) и *Vulpes corsac* (L., 1768).

В Юго-Восточном Забайкалье вид паразитирует, главным образом, на полевке Брандта и монгольской песчанке (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), но встречен также еще на 28 видах млекопитающих и птиц (Тимофеева, 1958; Вахрушева, 1979). От общего числа блох, обнаруженных на разных прокормителях, от 98.5 до 99.8 % всей имагинальной части населения этого вида приходится на гнезда хозяев и только 0.2–1.5 % встречаются на зверьках и во входах их нор. В гнездах полевки Брандта максимальная численность этого вида регистрировалась в октябре–ноябре, достигая численности 550–700 имаго на гнездо. Блоха зимует в фазе куколки и имаго. Размножение протекает весь теплый период года, за это время развивается до двух поколений блохи (Вахрушева, 1979).

Инфицированность возбудителем чумы: в Тувинском природном очаге чумы, по данным отчетной документации Тувинской противочумной станции, единственная культура возбудителя чумы выделена от посева одного экземпляра этой блохи в июле 2006 г. в Каргинском мезоочаге. Блоха была найдена при сборах из входов нор длиннохвостого суслика.

В Забайкалье в 1946 г. изолирована культура возбудителя от группового посева блох, в котором находились *Frontopsylla luculenta* (J. et R., 1923) и *Neopsylla pleskei*. Данная культура патогена, вероятнее всего, связана именно с последним видом блох (Шкилева и др., 1958). Авторы обосновывают это тем, что осенью 1956 г. в Загсомоне Баян-Хонгорского аймака Монголии из группового посева 27 блох *N. pleskei*, выбранных из гнезда полевки Брандта, была также выделена культура чумы. От блох этого же вида, также добытых из гнезда полевки Брандта, изолировали возбудителя чумы и в Завханском аймаке (Баваасан, 1974). В целом, в Монголии среди 46 известных природных очагов чумы участие блохи *N. pleskei orientalis* в качестве основного переносчика доказано для девяти природных очагов смешанного типа (Вержущкий, Адъясурэн, 2019). При этом в пяти из них носителями патогена служат полевка Бранда и тарбаган, а в трех других также полевка Бранда и монгольская песчанка. Только в одном очаге Монголии – Ханхегшинском (Убурхангайский аймак), где эпизоотический процесс протекает в популяциях полевки Брандта, – единственным основным переносчиком чумы является блоха *N. pleskei*.



В Китае блохи этого подвида найдены естественно зараженными возбудителем чумы в очаге Ксилингольских равнин (основной носитель полевка Брандта), а также еще в двух других очагах: в Южно-Маньчжурском (основной носитель даурский суслик) и в Эрлянском (основной носитель монгольская песчанка). В последних двух природных очагах данный подвид рассматривается как один из основных переносчиков чумы (The Atlas ..., 2000).

В условиях экспериментов в Забайкальском природном очаге чумы передачу возбудителя чумы (семь серий опытов) блохами *N. pleskei orientalis* (использовано 1989 экз. насекомых) удавалось осуществить в сроки от 8 до 38 дней после заражающего кормления. Образование блока преджелудка регистрировали единично. При периодических подкормках блохи этого вида сохраняли возбудителя в течение 47 дней, при содержании без подкармливания – до 130 дней. Блохи данного вида способны нападать на человека и пить его кровь (Феоктистов и др., 1974; Вахрушева, 1979).

#### *N. setosa setosa* (Wagner, 1898)

Тип ареала: Транспалеарктический, или Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Туранский. Ареал: Восточная Европа, включая Предкавказье, Казахстан, Южная Сибирь, Средняя и Центральная Азия; на востоке – до Тянь-Шаня, Тарбагатая и Джунгарии. Встречен в Хакасии (Иофф и др., 1965; Тифлов и др., 1977; Гончаров и др., 1989).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 22 вида из 17 родов 10 семейств, принадлежащих к двум отрядам млекопитающих и пяти отрядам птиц. Среди хозяев отмечаются хомяковые (*Alticola argentatus*, *Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905, *Lagurus lagurus* (Pallas, 1773)), тушканчиковые (*Scirtopoda telum* (Lichtenstein, 1823)), мышинные (*Rattus norvegicus*) и беличьи (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823) и шесть видов рода *Spermophilus*). Блохи этого вида также собраны с куньих *Mustela eversmanni* и *Vormela peregusna* (Guldenstaedt, 1770). Известны находки блохи *N. s. setosa* с широкого круга видов птиц, среди которых указаны *Vanellus vanellus* (L., 1758) (Charadriidae, Charadriiformes), *Upupa epops* L., 1758 (Upupidae, Coraciiformes), *Aquila heliaca* Savigny, 1809 (Accipitridae, Falconiformes), *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), *Spizaetus nipalensis* (Hodgson, 1836), *Tetrax tetrax* L., 1758 (Otidae, Gruiformes) и *Oenanthe isabellina* (Turdidae, Passeriformes).

Блоха *N. s. setosa* является типичной «блохой гнезда» и находится большую часть времени в субстрате гнезда прокормителя. Так, по данным Иоффа (1941), средняя зараженность блохами на одного малого суслика в Прикаспии по результатам многолетних исследований составила 1.0 блохи, в то же время на одно гнездо зверька приходилось 27.8 насекомых этого вида. Блоха *N. s. setosa* является ярко выраженным весенним видом. Он массово паразитирует на малом суслике в апреле и мае, в другие сезоны численность резко сокращается (Иофф, 1941). Так, в Прикаспии и Предкавказье за период с 1973 по 2015 г., при среднемноголетнем индексе обилия блох этого вида

в гнездах суслика в 11.6, в апреле–мае численность *N. s. setosa* в выводковых гнездах зверька достигала 222.8 особи на гнездо, в гнездах одиночных зверьков – 74.4 (Малый суслик ..., 2016). Размножение протекает в течение всего теплого времени года, в зимовку блохи уходят в фазы куколки и имаго (Иофф, 1941; Никульшин, 1979). Имеются данные, что в период спячки хозяев уже размножающиеся блохи данного вида способны продолжать яйцекладку, хотя и существенно медленнее, чем в периоды активной жизни прокормителей (Брюханова, Дарская, 1965). По обширным материалам, изложенным в диссертационной работе Брюхановой (1973), метаморфоз у этого вида сильно растянут, и блоха *N. s. setosa* дает одну генерацию за год. Продолжительность жизни в условиях экспериментов значительно варьировала. В серии опытов среди неразмножающихся самок, взятых молодыми, 33.7 % блох *N. s. setosa* дожили до 90–106 дней; среди уже размножавшихся в эти сроки выжило 53.1 %. До 209–214-го дня дожили 28.6 % размножавшихся ранее самок. Смертность самцов в разных опытах была в 2–4 раза выше, чем самок (Брюханова, Дарская, 1965). В литературе приводится случай, когда из 72 блох этого вида, взятых в опыт, через 150 дней живыми остались 97.2%, а одна самка прожила до 1725 дня (Тифлов, Иофф, 1932).

Инфицированность возбудителем чумы: блоха *N. s. setosa*, паразитируя на малом суслике, является, наряду с *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), одним из двух основных переносчиков чумы в Прикаспийском степном, Терско-Сунженском низкогорном, Дагестанском равнинно-предгорном, Волго-Уральском степном и Зауральском степном природных очагах чумы. В Прикаспийском песчаном очаге, где основными носителями считаются полуденная и гребенщикова песчанки, но в эпизоотии активно вовлекается малый суслик, этот вид, а также *C. tesquorum* и *Nosopsyllus laeviceps* считаются основными переносчиками (Wagner, 1909). В очагах чумы, расположенных в остальной части ареала, *Neopsylla setosa* в зависимости от численности выполняет роль второстепенного или случайного переносчика (Природные ..., 2004; Кадастр..., 2016).

По существующим представлениям, основанным на результатах многочисленных экспериментов, данный вид относится к высокоактивным переносчикам чумы (Бибикова, Классовский, 1974; Ващенко, 1988, 1999). Чумной микроб при 37 °C в организме блох *N. setosa* сохраняется 28 дней, при 27 °C – 62 дня; при содержании насекомых в диапазоне температур от 0 до 15 °C – до 180 дней (Иофф, 1941). По другим данным (Евсеева, Фирсов, 1932), блохи *N. setosa* в условиях искусственной норы сохраняли возбудитель чумы до 222 дней.

### *N. setosa spinea* Rothschild, 1915

Тип ареала: Транспалеарктический, или Европейско-Сибирско-Туранский. Ареал: Центральная и Южная Европа, Малая Азия, Малый Кавказ и Армянское нагорье. Этот подвид обнаружен в Чехословакии, Румынии, Болгарии, Турции и Армении (Тифлов и др., 1977; Котти, 2013).



Хозяева: *Spermophilus citellus*.

Инфицированность возбудителем чумы: зарегистрирована спонтанная зараженность чумой этой блохи в Армении (Гончаров и др., 2013).

#### *N. specialis specialis* Jordan, 1932

Тип ареала: Восточнопалеарктический, или Восточноазиатский. Ареал: Маньчжурия (Китай).

Хозяева: девять видов из семи родов трех семейств из трех отрядов млекопитающих, среди которых мышинные родов *Apodemus* (3), *Mus* (1), *Niviventer* (1), *Phaulomys* и *Rattus* (2); насекомоядные (*Crocidura attenuata* Milne-Edwards, 1872) и тупайи (*Tupaia glis* (Diard, 1820) (Tupaiaidae, Scandentia)).

Инфицированность возбудителем чумы: вид является единственным основным переносчиком чумы в северо-западном высокогорном очаге Юньнани с основными носителями *Apodemus chevrieri* (Milne-Edwards, 1868) и *Eothenomys miletus* (Thomas, 1914) (The Atlas ..., 2000).

#### *N. teratura teratura* Rothschild, 1913

Тип ареала: Центральнопалеарктический, или Центральнoазиатско-Иранский. Ареал: паразитирует на хомячках и многих других мелких млекопитающих в горных и равнинных районах Передней и Средней Азии, в Казахстане, Южной Сибири, Джунгарии и Западной Монголии (Иофф и др., 1965; Гончаров и др., 1989; Котти, 2013). Известен из Тянь-Шаня, Восточного Памира, Устюрта, Северо-Восточных Муюнкумов, Бетпакадалы, Центрального Казахстана, Прибалхашья, Приалакуля, Джунгарского Алатау и Джунгарии.

Хозяева: 15 видов из 12 родов пяти семейств двух отрядов, среди которых хомяковые (*Arvicola terrestris*, *Cricetulus curtatus* (G. Allen, 1925), *C. migratorius*, *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770), *Eolagurus luteus*, *Lagurus lagurus*, *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773), *Pitymys juldaschi*), тушканчиковые (*Allactaga sibirica*), мышинные (*Apodemus sylvaticus*) и беличьи (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841), *Spermophilus erythrogenys* и *S. undulatus*), а также куны (*Mustela eversmanni* и *M. nivalis*).

Инфицированность возбудителем чумы: спонтанная зараженность чумой выявлена в Китае и Киргизии (Гончаров и др., 2013). В Киргизии, в Таласском природном очаге чумы, является массовым видом на сером хомячке, составляя 43.7 % в сборах, зарегистрирована естественная зараженность этой блохи возбудителем чумы (Шварц, Якунин, 1985).

#### БЛОХИ РОДА *NEOPSYLLA* КАК ПЕРЕНОСЧИКИ И ХРАНИТЕЛИ ЧУМНОЙ ИНФЕКЦИИ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ

Среди 45 природных очагов чумы, известных на территории стран СССР (Природные ..., 2004; Кадастр ..., 2016), в 22 очагах (48.9 %), в циркуляции возбудителя чумы в той или иной степени принимают участие блохи рода *Neopsylla*.

В очагах разного типа роль представителей этого рода в поддержании энзоотии чумы различна. Среди восьми очагов сусликового типа (Прикаспийский степной, Терско-Сунженский низкогорный, Дагестанский равнинно-предгорный, Волго-Уральский степной, Зауральский степной, Центрально-Кавказский и Тувинский) в первых пяти роль одного из двух основных переносчиков наряду с *Citellophilus tesquorum* играет *Neopsylla setosa*. Одним из трех основных переносчиков этот вид считается также в Прикаспийском песчаном очаге. В Гиссарском высокогорном очаге, где основным носителем является арчовая полевка, среди трех видов – основных переносчиков – присутствует *Neopsylla pleskei*. В остальных очагах сусликового, сурочьего, песчаночьего, полевочьего и смешанного типов блохи рода *Neopsylla* могут выступать в качестве дополнительных, второстепенных или случайных переносчиков возбудителя чумы.

На территории стран бывшего СССР насчитывается 25 природных очагов чумы, где основными носителями являются песчанки. Среди них только в одном (Прикаспийском песчаном), где определенную роль в эпизоотическом процессе играет малый суслик, в число трех основных переносчиков входит *Neopsylla setosa*. Еще в трех очагах этого типа (Волго-Уральском песчаном, Урало-Эмбинском пустынном и Каракумском пустынном), где присутствует малый суслик, данный вид блох рассматривается как второстепенный или случайный переносчик. В остальных природных очагах песчаночьего типа (число которых 21) блохи рода *Neopsylla* из-за крайне низкой их численности существенной роли в энзоотии чумы, по-видимому, не играют. Так, в сборах эктопаразитов с больших и краснохвостых песчанок в Туркмении в 1953–1955 г., среди 102 492 экз. блох найдена лишь одна блоха рода *Neopsylla* – *N. setosa* (Микулин и др., 1960). При раскопках нор большой песчанки в Приаральских Каракумах в 1963 и 1965 г. был собран 31621 экз. блох, среди которых представители рода *Neopsylla* полностью отсутствовали (Наумов и др., 1972).

Из описанных пяти природных очагов полевочьего типа только в одном (Гиссарский высокогорный), где основным носителем является арчовая полевка (*Neodon juldaschi* (Severtzov, 1879)), в число трех основных переносчиков входит и блоха *N. pleskei*. В трех очагах, расположенных в Закавказье, этот вид рассматривается как случайный переносчик. В Восточно-Кавказском высокогорном очаге полевочьего типа участие блох *Neopsylla* в эпизоотическом процессе не зарегистрировано.

И, наконец, в двух природных очагах чумы, отнесенных в вышеупомянутых сводках к очагам смешанного типа (Горно-Алтайский и Джунгарский высокогорные очаги), один из видов блох рассматриваемого рода (*N. mana*) считается случайным или дополнительным переносчиком.

В странах Ближнего Востока и Передней Азии описаны семь природных очагов чумы (Каримова, Неронов, 2007). В пяти из них основными носителями являются песчанки, в Афгано-Пакистанском и Гиндукушском высокогорном очагах, основным носителем, вероятно, выступает красный сурок. Предполагается, что в последних двух очагах, а также в Ирано-Афганском низкогорном очаге в качестве случайных или

второстепенных переносчиков могут участвовать в эпизоотическом процессе блохи *N. pleskei ariana*, а в Курдистанском горно-степном очаге – *N. teratura*.

Дифференциация зоны природной очаговости чумы в Китае на самостоятельные очаги пока продолжает оставаться дискуссионной. Исследователями чаще выделяется от 9 до 11 крупных образований этого типа (Николаев, 1968; The Atlas ..., 2000; Каримова, Неронов, 2007; Никитин и др., 2009). Однако следует учитывать, что некоторые из выявленных очагов, в силу значительных размеров, пространственной разобщенности, различных физико-географических условий, спектра вовлекаемых в эпизоотии носителей и переносчиков, а также генотипических особенностей циркулирующих штаммов, состоят, как минимум, из нескольких самостоятельных очагов чумы. Так, в одной из наиболее полных сводок по генотипированию чумного микроба в разных природных очагах Китая (Yanjun et al., 2008) приводится информация по 19 очагам чумы. Учитывая, что энзоотичная по чуме территория очага F (очаг Yunnan-Guangdong-Fuji провинций) располагается тремя отдельными и значительно удаленными друг от друга кластерами, логично их считать за самостоятельные очаги. Это, соответственно, Юньнаньский, Гуандунский и Фудзяньский очаги. Таким образом, можно предполагать, что в Китае находится, по меньшей мере, 21 природный очаг чумы.

Согласно имеющимся данным, в северо-западном высокогорном очаге провинции Юньнань блоха *Neopsylla s. specialis* является основным переносчиком, а *Apodemus chevrieri* и *Eothenomys miletus* – основными носителями возбудителя чумы. Еще в двух очагах представители этого рода активно участвуют в эпизоотическом процессе, входя в число основных переносчиков инфекции. Это Эрлянский, или очаг чумы Плато Внутренней Монголии, где основным носитель – *Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867), основные переносчики – *Nosopsyllus laeviceps*, *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Neopsylla pleskei orientalis*, а также очаг Ксилингольских равнин с основным носителем полевкой *Microtus brandtsi* (Radde, 1861) и основными переносчиками *Amphipsylla primaris* J. et R., 1915, *Neopsylla pleskei orientalis* и *Frontopsylla luculenta*. В Эрлянском очаге в качестве второстепенных переносчиков чумы приводятся *Neopsylla bidentatiformis* и *N. galea*. В очаге Ксилингольских равнин второстепенным переносчиком считается *N. bidentatiformis*.

В группе тибетско-цинхайских очагов чумы (очаг Цинхай-Ганьсу-Тибетского плато; Южно-Тибетский, или очаг чумы хребта Gangdisi; очаг горной системы Quilian; очаги Куньлуньский западный и Куньлуньский восточный), где основным носителем выступает сурок *Marmota himalayana*, инфицированность чумным микробом блох рода *Neopsylla* доказана только для первого из них, где *Neopsylla hongyangensis* считается случайным переносчиком. Впрочем, изученность большинства из очагов упомянутой группы достаточно слабая.

Среди четырех горных очагов Тянь-Шаня, расположенных на территории Китая, в Южно-Тяньшаньском и Северо-Таримском основным носителем выступает *Marmota baibacina*, в Боро-Хоринском и северном Восточно-Тяньшаньском очаге в этой роли

выступают серый (*Marmota baibacina* Kastschenko, 1899) и длиннохвостый сурки. Основными переносчиками в двух первых очагах выступают *Oropsylla (Oropsylla) silantiewi* (Wagner, 1898), в двух последних – *Oropsylla silantiewi* и *Citellophilus tesquorum*. Блохи из рода *Neopsylla* вовлекаются в эпизоотический процесс в Боро-Хоринском и северном Восточно-Тяньшаньском очаге (*Neopsylla mana* здесь является второстепенным переносчиком).

Хулун-Баирский природный очаг чумы, являющийся трансграничным с Монголией (Хойт-Херленский очаг) и Россией (Забайкальский очаг), с 1926 г. неактивен (Никитин и др., 2009). Учитывая единый генезис и биоценотическое сходство с Забайкальским природным очагом, можно предположить, что и в этом очаге виды *N. pleskei orientalis* и *N. bidentatiformis* являются второстепенными, а *N. abagaitui* – случайным переносчиком.

В Южно-Маньчжурском природном очаге чумы (Сунгари-Ляохский равнинный) основным носителем является даурский суслик, основным переносчиком – блоха *Citellophilus tesquorum*. Инфицированными в природе в этом очаге выявлены три вида рода *Neopsylla* – *N. bidentatiformis*, *N. pleskei orientalis* и *N. abagaitui*, рассматриваемые в разных публикациях как второстепенные или случайные переносчики.

В Ганьсу-Ниньсянском очаге (очаге Лессового плато) основным носителем считается алашанский суслик (*Spermophilus alashanicus* (Büchner, 1888)), основным переносчиком – *Citellophilus tesquorum mongolicus* (J. et R., 1911). Блоха *Neopsylla abagaitui* в нем считается второстепенным переносчиком.

Таким образом, из 21 природного очага чумы Китая блохи рода *Neopsylla* принимают то или иное участие в циркуляции возбудителя чумы в девяти (42.9 %) очагах, при этом в трех из них блохи этого рода являются основными переносчиками инфекции.

В большинстве природных очагов чумы в Монголии основным носителем выступает тарбаган (Bolormaa et al., 2010; Вержуцкий, Адъясурэн, 2019). Блохи рода *Neopsylla* относятся к экологической группе “блох гнезда” (Жовтый, 1966), т.е. основная часть имаго в любой момент времени находится в убежище своего хозяина. На тарбагане при раскопке 256 гнезд сурка в 1968–2008 г. в Баян-Хонгорском аймаке (Бямбаа и др., 2017) из субстратов было выбрано 13239 блох (индекс обилия 51.7), из них 12 466 (94.3 %) приходились на *Oropsylla silantiewi* и лишь две особи (0.02 %) определены как *Neopsylla pleskei*, что, несомненно, указывает на случайность вовлечения представителей этого рода в эпизоотии, связанные с тарбаганом.

Из 16 видов блох, относимых к переносчикам чумы в Монголии (Никитин и др., 2007), авторами упоминаются два вида из рода *Neopsylla*: *N. pleskei* и *N. mana*. Следует отметить, что в цитируемой публикации нет упоминаний о существовании в этой стране самостоятельных природных очагов чумы, где основным носителем является полевка Брандта, а в число основных переносчиков входят несколько видов блох *Neopsylla*. В работе Bolormaa с соавт. (2010) указывается, что в Монголии в естественных условиях чумой инфицированы блохи 28 видов, среди них 61.5 % выделенных культур

приходилось на блоху *Oropsylla silantiewi*. При этом естественная зараженность чумой была выявлена у трех видов рода *Neopsylla*: *N. pleskei*, *N. mana* и *N. abagaitui*.

Среди выделенных на территории Монголии 46 природных очагов чумы (Вержущий, Адъясурэн, 2019) блохи рода *Neopsylla* выступают в качестве основных переносчиков в Замын-Удском (основной носитель монгольская песчанка), Тамцаг-Булагском (вероятно, совмещенный очаг с монгольской песчанкой и полевкой Брандта) и еще в шести очагах совмещенного типа (основные носители тарбаган и полевка Брандта): Богдо-Хан-Ульском, Бага-Гедерын-Ульском, Баян-Ундэрсском, Ханхегшинском, Заг-Байдрагинском и Яру-Богдынском. Во всех перечисленных очагах одним из основных переносчиков является блоха *Neopsylla pleskei orientalis*. Блохи *N. mana* и *N. abagaitui* отмечены как случайные переносчики в отдельных очагах. Первый вид выявлен на южном Хангае, где в 1958 г. от блох этого вида, выбранных из субстрата гнезда полевки Брандта, изолировано четыре штамма чумного микроба (Васильев, 1966). Второй вид sporadически обнаруживается инфицированным в очагах Восточной Монголии, при эпизоотиях среди полевок Брандта.

В сводке по природным очагам чумы Палеарктики среди блох, обнаруженных инфицированными чумой в природе, к роду *Neopsylla* в этом регионе отнесены 11 видов и подвидов (Каримова, Неронов, 2007). В мировой фауне естественная зараженность наблюдалась у 13 видов и подвидов, согласно Гончарову и др. (2013), или у 11 видов, согласно другим взглядам на видовую таксономию этого рода (Dubynskiy, Yeszhanov, 2016). Проведенная нами систематизация доступных данных позволяет считать, что в эпизоотический процесс в природных очагах чумы мира вовлекаются 14 видов и подвидов блох рода *Neopsylla*.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди 67 видов и подвидов блох рода *Neopsylla* мировой фауны в той или иной степени связаны с участием в эпизоотическом процессе 14. Среди них три формы (*N. pleskei*, *N. setosa* и *N. specialis*) имеют значение основного переносчика или одного из основных переносчиков. Первый вид связан с очагами чумы, где основными носителями являются полевка Брандта, монгольская песчанка, даурский суслик и арчовая полевка. Это один очаг в Средней Азии, девять очагов чумы из 46 в Монголии, три очага чумы из 21 в Китае. Второй вид, *N. setosa*, целиком связан с сусликами. В семи очагах чумы, среди 45 выделяемых на территории бывшего СССР, этот вид является основным переносчиком чумы. Третий вид, *N. specialis*, выполняет роль основного переносчика в специфическом очаге Центрального Китая, с основными носителями – юньнаньской красной полевкой и полевой мышью Шеврие. В остальных случаях роль блох этого рода в энзоотии чумы сводится к случайным заражениям либо их участие в эпизоотическом процессе незначительно. Тем не менее нарастающая трансформация природных очагов чумы, хорошо заметная в Центрально-Азиатском регионе (Балахонов

и др., 2010, 2014; Адъясурэн и др., 2014; Корзун и др., 2017; Вержуцкий, 2018), усиление векторной способности блох (Вержуцкий и др., 2018) позволяют предположить, что степень участия блох этого рода в циркуляции возбудителя чумы будет повышаться.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-04-00759) и частично Государственной темы “Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих” (Гос. Регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адъясурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журн. инфекц. патологии 25: 22–25. [Adjyasuren Z., Tserennorov D., Myagmar Zh., Ganhuyag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhutsky D.B., Ganbold D., Balahonov S.V. 2014. Sovremennaya situatsiya v prirodnyh ochagah chumy Mongolii. Dal'nevostochnyy zhurn. infekc. patologii 25: 22–25. (in Russian)].
- Ахнтуяа Ц., Цэдэн-Иш Д., Цэнжав С., Батболд Ж., Жамъянсүрэн П. 1988. Результаты эпизоотологического обследования на чуму окрестностей г. Арвайхээр. Природная очаговость чумы в Монгольской Народной Республике: Мат. сов.-монг. симпозиума. Иркутск, 36–37. [Ahntuyaa C., Tsenden-Ish D., Tsenzhav S., Batbold Zh., Zhamjansuren P. 1988. Rezul'taty epizootologicheskogo obsledovaniya na chumu okrestnostej g. Arvajheer. Prirodnaya ochagovost' chumy v Mongol'skoj Narodnoj Respublike: Mat. sov.-mong. simpoziuma. Irkutsk, 36–37. (in Russian)].
- Баваасан А. 1974. Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии. Доклады Иркутского противочумн. ин-та, 10: 200–202. [Bavaasan A. 1974. Epizootologicheskoe znachenie bloh gryzunov i zajceobraznyh v chumnyh ochagah Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 200–202. (in Russian)].
- Базанова Л.П. 2009. Взаимоотношения чумного микроба (*Yersinia pestis*) и блох (Siphonaptera) (на примере сибирских природных очагов чумы). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ, 46 с. [Bazanova L.P. 2009. Vzaimootnosheniya chumnogo mikroba (*Yersinia pestis*) i bloh (Siphonaptera) (na primere sibirskih prirodnyh ochagov chumy). Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Ulan-Ude, 46 s. (in Russian)].
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоол. журн. 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2009. Epizootologicheskoe znachenie bloh (Siphonaptera) v Tuvinskom prirodnom ochage chumy (obzor). Bajkal'skij zool. zhurn. 3: 13–22. (in Russian)].
- Базанова Л.П., Хабаров А.В. 1993. Эпизоотологическая оценка блохи *Neopsylla mana* Wagn. в Тувинском природном очаге чумы по результатам экспериментов. Проблемы природно-очаговых и зоонозных инфекций в Сибири и на Дальнем Востоке: Мат. научно-практ. конф. Чита, 11–13. [Bazanova L.P., Khabarov A.V. 1993. Epizootologicheskaya ocenka blohi *Neopsylla mana* Wagn. v Tuvinskom prirodnom ochage chumy po rezul'tatam eksperimentov. Problemy prirodno-ochagovyh i zoonoznyh infekcij v Sibiri i na Dal'nem Vostoke: Mat. nauchno-prakt. konf. Chita, 11–13. (in Russian)].
- Балахонов С.В., Вержуцкий Д.Б., Иннокентьева Т.И. 2010. Эпидемиологическая оценка современного состояния природных очагов чумы в Сибири. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 2: 34–37. [Balahonov S.V., Verzhutsky D.B., Innokent'eva T.I. 2010. Epidemiologicheskaya ocenka sovremennogo sostoyaniya prirodnyh ochagov chumy v Sibiri. Epidemiologiya i vakcinoprofilaktika 2: 34–37. (in Russian)].



- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержуцкий Д.Б., Чипанин Е.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Глушков Э.А., Акимова И.С. 2014. Особенности эпизоотической активности горных природных очагов чумы Сибири в XXI веке. Здоровье населения и среда обитания, 12(261): 48–50. [Balahonov S.V., Korzun V.M., Verzhutsky D.B., Chipanin E.V., Mihajlov E.P., Denisov A.V., Glushkov E.A., Akimova I.S. 2014. Osobennosti epizooticheskoy aktivnosti gornyh prirodnyh ochagov chumy Sibiri v XXI veke. Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya 12 (261): 48–50. (in Russian)].
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с. [Bibikova V.A., Klassovskij L.N. 1974. Peredacha chumy blohami. M., Medicina, 188 s. (in Russian)].
- Брюханова Л.В. 1973. К изучению биологии и экологии блох малого суслика в Предкавказье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 20 с. [Bryuhanova L.V. 1973. K izucheniyu biologii i ekologii bloh malogo suslika v Predkavkaz'e. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 20 s. (in Russian)].
- Брюханова Л.В., Дарская Н.Ф. 1965. Наблюдения за *Ceratophyllus tesquorum* и *Neopsylla setosa* – блохами сусликов во время спячки их хозяев. Фауна и экология грызунов. 7: 145–176. [Bryuhanova L.V., Darskaya N.F. 1965. Nablyudeniya za *Ceratophyllus tesquorum* i *Neopsylla setosa* – blohami suslikov vo vremya spyachki ih hozyaev. Fauna i ekologiya gryzunov. 7: 145–176. (in Russian)].
- Бямбаа Ч., Бурнээ М., Нямпурэв П., Батцэнгэл Ц., Цагаанчулун Д., Даваадаш Д. 2017. Монгол тарваганы ичээ, нухний бүтэц тууний буурэгний зүйлийн бүрэлдэхуун. Зоонозын халдварт овчний шинжилгээ, судалгаа. Эрдэнэбулган, Буман Усэг, 104–110. (на монг. яз.). [Byambaa CH., Burnee M., Nyampurev P., Batcengel C., Cagaanchulun D., Davaadash D. 2017. Mongol tarvagany ichее, nuhnij butecb tuuniij buuregnij zuilijn bureldekhуun. Zoonozyn haldvart ovchnij shinzhilgee, sudalgaa. Erdenebulgan: Buman Useg, 104–110. (in Mongolian).]
- Васильев Г.И. 1966. Об эктопаразитах и их хозяевах в связи с эпизоотией чумы в Баян-Хонгорском аймаке (МНР). Известия Иркутского противочумн. ин-та 26: 277–281. [Vasil'ev G.I. 1966. Ob ektoparazitah hozyaevah v svyazi s epizootieй chumy v Bayan-Hongorskom ajmake (MNR). Izvestiya Irkutskogo protivochumn. In-ta 26: 277–281. (in Russian)].
- Вахрушева З.П. 1979. Очерк популяционной экологии блох полевки Брандта в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Чита, 232 с. [Vahrusheva Z.P. 1979. Ocherk populyacionnoj ekologii bloh polevki Brandta v Zabajkal'skom prirodnom ochage chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. Chita, 232 s. (in Russian)].
- Вашенюк В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vashchenok V.S. 1988. Blohi – perenoschiki vzbuditelej boleznej cheloveka i zhivotnyh. L., Nauka, 163 s. (in Russian)].
- Вашенюк В.С. 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы. Паразитология 33 (3): 198–206. [Vashchenok V.S. 1999. Rol' bloh (Siphonaptera) v epizootologii chumy. Parazitologiya 33 (3): 198–206. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б. 2012. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов. Saarbrucken, Palmarium Academic Publishing, 360 с. [Verzhutsky D.B. 2012. Prostranstvennaya organizaciya naseleniya hozyaina i ego ektoparazitov. Saarbrucken, Palmarium Academic Publishing, 360 s. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б. 2018. Активизация природных очагов чумы в Центральной Азии: беспочвенные опасения или реальная угроза. Природа Внутренней Азии. 1 (6): 7–17. [Verzhutsky D.B. 2018. Aktivizaciya prirodnyh ochagov chumy v Central'noj Azii: bespochvennye opaseniya ili real'naya ugroza. Priroda Vnutrennej Azii 1 (6): 7–17. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоол. журн. 2(25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Adjasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zool. zhurn. 2 (25): 92–103. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б., Базанова Л.П., Токмакова Е.Г. 2018. Изменение векторной активности блох (Siphonaptera) в Сибирских природных очагах чумы. Паразитология 52 (2): 449–462. [Verzhutsky D.B., Bazanova L.P., Tokmakova E.G. 2018. Izmenenie vektornoj aktivnosti bloh (Siphonaptera) v Sibirskih prirodnyh ochagah chumy. Parazitologiya 52 (2): 449–462. (in Russian)].
- Вершинин Е.А. 1993. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 243 с. [Vershinin E.A. 1993. Ekologicheskie osobennosti bloh daurskogo suslika v Zabajkal'skom prirodnom ochage chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 243 s. (in Russian)].



- Воронова Г.А. 1984. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге чумы. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 14 с. [Voronova G.A. 1984. Vzaimootnosheniya vozbuditelya chumy s blohami gryzunov i zajceobraznyh v Tuvinskom prirodnom ochage chumy. Avtoref. dis. ... kand. med. nauk. Saratov, 14 s. (in Russian)].
- Воронова Г.А., Базанова Л.П. 2004. Значение блох (Siphonaptera) разных видов в поддержании эпизоотий чумы в сибирских природных очагах. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН 2 (1): 58–65. [Voronova G.A., Bazanova L.P. 2004. Znachenie bloh (Siphonaptera) raznyh vidov v podderzhanii epizootij chumy v sibirskih prirodnyh ochagah. Byulleten' VSNC SO RAMN 2 (1): 58–65. (in Russian)].
- Воронова Г.А., Феоктистов А.З. 1979. Блохи грызунов и зайцеобразных Тувы как переносчики чумы. Проблемы особо опасных инфекций 4: 50–53. [Voronova G.A., Feoktistov A.Z. 1979. Blohi gryzunov i zajceobraznyh Tuvy kak perenoschiki chumy. Problemy osobo opasnyh infekcij 4: 50–53. (in Russian)].
- Галацевич Н.Ф. 2018. Динамика таксоценоза блох длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве и ее влияние на эпизоотическую активность Каргинского мезоочага чумы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 20 с. [Galacevich N.F. 2018. Dinamika taksocenoza bloh dlinnohvostogo suslika v Yugo-Zapadnoj Tuvе i ee vliyanie na epizooticheskuyu aktivnost' Karginskogo mezoochaga chumy. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 20 s. (in Russian)].
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, изд-во Иркутск. ун-та, 244 с. [Golubinskij E.P., Zhovtyj I.F., Lemesheva L.B. 1987. O chume v Sibiri. Irkutsk, izd-vo Irkutsk. un-ta, 244 s. (in Russian)].
- Гончаров А.И., Ромашева Т.П., Котти Б.И., Баваасан А., Жигмид С. 1989. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 417 с. [Goncharov A.I., Romasheva T.P., Kotti B.I., Bavaasan A., Zhigmid S. 1989. Opredelitel' bloh Mongol'skoj Narodnoj Respubliki. Ulan-Bator, 417 s. (in Russian)].
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, РИО ИДНК, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov YU. M., Plotnikova E.P., Artyushina YU. S. 2013. Spisok vidov i podvidov bloh, obnaruzhennyh zarazhennymi vozbuditелем chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 s. (in Russian)].
- Горно-Алтайский природный очаг чумы. Ретроспективный анализ, Эпизоотологический мониторинг, современное состояние / под ред. С.В. Балахонова, В.М. Корзуна. – 2014. Новосибирск, Наука-Центр, 272 с. [Gorno-Altajskij prirodnyj ochag chumy. Retrospektivnyj analiz, Epizootologicheskij monitoring, sovremennoe sostoyanie / pod red. S.V. Balahonova, V.M. Korzuna. – 2014. Novosibirsk, Nauka-Centr, 272 s. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф. 1970. Опыт экологического сравнения некоторых блох фауны СССР. Зоол. журн., Т. 49, вып. 5: 729–745. [Darskaya N.F. 1970. Ecological comparisons of some fleas of the USSR fauna. Zoologicheskij Zhurnal 49: 729–745 (in Russian)].
- Девятова А.П., Кизилова М.Д., Москаленко В.В. 1966. К изучению роли *Neopsylla bidentatiformis* (Wagn., 1893) в передаче чумы некоторым видам грызунов в эксперименте. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 7: 241–243. [Devyatova A.P., Kizilova M.D., Moskalenko V.V. 1966. K izucheniyu roli *Neopsylla bidentatiformis* (Wagn., 1893) v peredache chumy nekotorym vidam gryzunov v eksperimente. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 7: 241–243. (in Russian)].
- Евсеева В.Е., Фирсов И.П. 1932. Блохи как хранители чумного вируса в зимнее время. Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. 11 (4): 281–283. [Evseeva V.E., Firsov I.P. 1932. Blohi kak hraniteli chumnogo virusa v zimnee vremya. Vestnik mikrobiol., epidemiol. i parazitool. 11 (4): 281–283. (in Russian)].
- Жовтый И.Ф. 1966. Очерк экологии блох грызунов Сибири и Дальнего Востока в связи с их эпидемиологическим значением. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск 57 с. [Zhovtyj I.F. 1966. Ocherk ekologii bloh gryzunov Sibiri i Dal'nego Vostoka v svyazi s ih epidemiologicheskim znacheniem. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Tomsk 57 s. (in Russian)].
- Ивженко Н.И., Климов В.Т., Бондаренко А.А., Елистратова Н.П., Лазарев Б.В., Феоктистов А.З. 1974. Сохранение возбудителя чумы в зимующих блохах в Горно-Алтайском природном очаге. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 10: 208–209. [Ivzhenko N.I., Klimov V.T., Bondarenko A.A., Elistratova N.P., Lazarev B.V., Feoktistov A.Z. 1974. Sohranenie vozbuditelya chumy v zimuyushchih blohah v Gorno-Altajskom prirodnom ochage. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 208–209. (in Russian)].

- Иофф И.Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, Орджоникидзевское краевое изд-во, 116 с. [Ioff I.G. 1941. Voprosy ekologii bloh v svyazi s ih epidemiologicheskim znacheniem. Pyatigorsk, Ordzhonikidzevskoe kraevoe izd-vo, 116 s. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина, 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina, 371 s. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 276 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. Opredelitel' bloh Vostochnoj Sibiri, Dal'nego Vostoka i prilgayushchih rajonov. M., Medgiz, 276 s. (in Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr epidemicheskikh i epizooticheskikh proyavlenij chumy na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). 2016. Saratov, Amirit, 248 s. (in Russian)].
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с. [Karimova T.YU., Neronov V.M. 2007. Prirodnye ochagi chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (in Russian)].
- Корзун В.М., Балахонов С.В., Денисов А.В., Чипанин Е.В., Косилко С.А., Рождественский Е.Н., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Базарова Г.Х., Ярыгина М.Б. 2017. Интродукция возбудителя чумы основного подвида в поселения серого сурка в Юго-Восточном Алтае. Мед. паразитология и паразитарные болезни 4: 20–29. [Korzun V.M., Balahonov S.V., Denisov A.V., Chipanin E.V., Kosilko S.A., Rozhdestvenskiy E.N., Mihajlov E.P., Mishchenko A.I., Bazarova G.H., Yarygina M.B. 2017. Introdukcija vzbuditelya chumy osnovnogo podvida v poseleniya serogo surka v Yugo-Vostochnom Altae. Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni 4: 20–29. (in Russian)].
- Котти Б.К. 2013. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. Ставрополь, Альфа-Принт, 156 с. [Kotti B.K. 2013. Katalog bloh (Siphonaptera) fauny Rossii i sopredel'nyh stran. Stavropol', Al'fa-Print, 156 s. (in Russian)].
- Малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778, Rodentia) в Прикаспии и Предкавказье. 2016. Под ред. Н.В. Попова. Саратов, Амирит, 236 с. [Malyj suslik (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778, Rodentia) v Prikaspii i Predkavkaz'e. 2016. Pod red. N.V. Popova. Saratov, Amirit, 236 s. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5): 565–579.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1): 45–57.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of Vectors of Plague Pathogens: Polyhostal Parasites, Fleas of the Genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Entomological Review 100 (9): 1218–1235.]
- Микулин М.А., Загнннбородова Е.Н., Зайцева В.И., Бахаева А.В. 1960. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии в 1953–1955 гг. в Западной Туркмении. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 22–49. [Mikulin M.A., Zagnnborodova E.N., Zajceva V.I., Bahaeva A.V. 1960. Zarazhennost' bloh peschanok chumoj vo vremya epizootii v 1953–1955 gg. v Zapadnoj Turkmenii. Voprosy prirodnoj ochagovosti i epizootologii chumy v Turkmenii. Ashkhabad, 22–49. (in Russian)].
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М., МГУ, 406 с. [Naumov N.P., Lobachev V.S., Dmitriev P.P., Smirin V.M. 1972. Prirodnyj ochag chumy v Priaral'skih Karakumah. M., MGU, 406 s. (in Russian)].

- Никитин А.Я., Марамович А.С., Базанова Л.П., Окунев Л.П., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Китая (обзор литературы). Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1: 51–58. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Kitaya (obzor literatury). Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni. 1: 51–58 (in Russian)].
- Никитин А.Я., Марамович А.С., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Базанова Л.П., Балахонов С.В., Воронова Г.А., Окунев Л.П. 2007. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Монголии в связи с разработкой мер защиты от завоза и распространения инфекции на территорию России. Проблемы особо опасных инфекций 94: 28–33. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Bazanova L.P., Balahonov S.V., Voronova G.A., Okunev L.P. 2007. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Mongolii v svyazi s razrabotkoj mer zashchity ot zavoza i rasprostraneniya infekcii na territoriyu Rossii. Problemy osobo opasnyh infekcij 94: 28–33. (in Russian)].
- Николаев Н.И. 1968. Чума. М., Медицина, 240 с. [Nikolaev N.I. 1968. Chuma. M., Medicina, 240 s. (in Russian)].
- Никольшин С.В. 1979. Основные черты экологии блох горного суслика – носителя чумы в природном очаге на Центральном Кавказе. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 20 с. [Nikul'shin S.V. 1979. Osnovnye cherty ekologii bloh gornogo suslika – nositelya chumy v prirodnom ochage na Central'nom Kavkaze. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 20 s. (in Russian)].
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. M., Medicina, 192 s. (in Russian)].
- Слудский А.А., Дерлядко К.И., Головкин Э.Н., Агеев В.С. 2003. Гиссарский природный очаг чумы. Саратов, Саратовский ун-т, 248 с. [Sludskij A.A., Derlyadko K.I., Golovko E.N., Ageev V.S. 2003. Gissarskij prirodnyj ochag chumy. Saratov, Saratovskij un-t, 248 s. (in Russian)].
- Тимофеева А.А. 1958. Видовой состав и сезонные изменения численности блох монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в степной части Юго-Восточного Забайкалья. Известия Иркутского противочумн. ин-та 17: 53–57. [Timofeeva A.A. 1958. Vidovoj sostav i sezonnyie izmeneniya chislennosti bloh mongol'skoj peschanki (*Meriones unguiculatus*) v stepnoj chasti YUGo-Vostochnogo Zabajkal'ya. Izvestiya Irkutskogo protivochumn. in-ta 17: 53–57. (in Russian)].
- Тифлов В.Е., Иоффе И.Г. 1932. Наблюдения над биологией блох. Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. 11 (2): 95–117. [Tiflov V.E., Ioff I.G. 1932. Nablyudeniya nad biologiej bloh. Vestnik mikrobiol., epidemiol. i parazitol. 11 (2): 95–117. (in Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставроп. книжн. изд-во, 280 с. [Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev B.A. 1977. Opredelitel' bloh Kavkaza. Stavropol', Stavrop. knizhn. izd-vo, 280 s. (in Russian)].
- Тувинский природный очаг чумы. 2019. Под ред. С.В. Балахонова и Д.Б. Вержущкого. Иркутск, изд-во Иркутск. госун-та, 286 с. [Tuvinskij prirodnyj ochag chumy. 2019. Pod red. S.V. Balahonova i D.B. Verzhutskogo. Irkutsk, izd-vo Irkutsk. gosun-ta, 286 s. (in Russian)].
- Феоктистов А.З., Даниленко А.Ф., Юзвик Л.Н., Шведко Л.П. 1974. Эффективность массовых видов блох Забайкалья как переносчиков чумы. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 10: 206–208. [Feoktistov A.Z., Danilenko A.F., Yuzvik L.N., Shvedko L.P. 1974. Effektivnost' massovyh vidov bloh Zabajkal'ya kak perenoschikov chumy. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 206–208. (in Russian)].
- Шварц А.В., Якунин Б.М. 1985. Эпизоотологическая характеристика некоторых видов блох Таласского природного очага чумы. Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Ставрополь, 119–120. [Shvarc A.V., Yakunin B.M. 1985. Epizootologicheskaya harakteristika nekotoryh vidov bloh Talasskogo prirodnogo ochaga chumy. Aktual'nye voprosy epidnadzora v prirodnyh ochagah chumy. Stavropol', 119–120. (in Russian)].
- Шкилев В.В., Грязнов Е.А., Сычевский П.Т. 1958. О чумной эпизоотии среди полевок Брандта в МНР. Известия Иркутского противочумн. ин-та 19: 50–59. [Shkilev V.V., Gryaznov E.A., Sychevskij P.T. 1958. O chumnoj epizootii sredi polevok Brandta v MNR. Izvestiya Irkutskogo protivochumn. in-ta 19: 50–59. (in Russian)].

- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10 (1): 69–75.
- Dubyanskiy V.M., Yeszhanov A.B. 2016. Ecology of *Yersinia pestis* and the Epidemiology of Plague. In: *Yersinia pestis: Retrospective and Perspective*. Ed. Ruifu Yang, Andrey Anisimov. Advances in Experimental Medicine and Biology 918: 101–170.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. III Hystrichopsyllidae (Acadestiinae, Anomiopsyllinae, Hystrichopsyllinae, Neopsyllinae, Rhadinopsyllinae and Stenoponiinae). Genus *Neopsylla*. Cambridge, Great Britain at the University Press, 161–220.
- Pratt H.D., Maupin G.O., Gage K.L. 1993. Fleas of Public Health Importance and Their Control. Athlanta, US Dept. of Health and Human Services, 61 pp.
- Russel R.E., Abbott R.C., Tripp D.W., Rocke T.E. 2018. Local factors associated with on-host flea distributions on prairie dog colonies. Ecology and Evolution 8 (17): 8951–8972.
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- YanJun L., Erhei D., Yujun C., Min L., Yujiang Zh., Mingshou W., Dongsheng Zh., Zhaobiao G., Xiang D., Baizhong C., Zhizhen Q., Zuyun W., Hu W., Xingqi D., Zhizhong S., Zhunhui Zh., Yaiun S., Raifu Y. 2008. Different Region Analysis for Genotyping *Yersinia pestis* Isolates from China. PLOS One 3 (5): 10 p.

DIVERSITY OF PLAGUE VECTORS:  
FLEAS OF THE GENUS *NEOPSYLLA* WAGNER, 1903  
(SIPHONAPTERA, HYSTRICHOPSYLLIDAE)

S. G. Medvedev, D. B. Verzhutsky, B. K. Kotti

**Keywords:** fleas, Siphonaptera, species vectors of plague pathogen, taxonomic diversity, *Neopsylla*

SUMMARY

Taxonomic diversity and peculiarities of distribution and host-parasite relations of fleas of the Holarctic-Indo-Malay genus *Neopsylla* (Hystrichopsyllidae, Neopsyllinae) are analyzed in the present review. The role of separate representatives of this genus as pathogen vectors and reservoirs in natural plague foci of Eurasia is observed. It is demonstrated that 14 out of 67 flea species of the genus *Neopsylla* are marked as main, secondary, or occasional vectors of this infection.

УДК 576.895.42:595.421:578.4

## МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ СИСТЕМЫ КЛЕЩ–ВОЗБУДИТЕЛЬ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА ПРИГОРОДОВ ИРКУТСКА

© 2021 г. О. В. Мельникова<sup>а, \*</sup>, Е. А. Вершинин<sup>а</sup>,  
Ю. А. Вержуцкая<sup>а</sup>, В. М. Корзун<sup>а</sup>, Р. В. Адельшин<sup>а, б</sup>,  
Ю. Н. Трушина<sup>а</sup>, Е. И. Андаев<sup>а</sup>

<sup>а</sup> ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,  
ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

<sup>б</sup> ФГБОУ ВО Иркутский государственный университет,  
ул. К. Маркса, 1, Иркутск, 664003 Россия

\* e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Поступила в редакцию 23.11.2020

После доработки 28.01.2021

Принята к печати 03.03.2021

В течение 15 сезонов (2005–2019 гг.) проводили мониторинг состояния природных очагов клещевого энцефалита (КЭ) на нескольких ключевых участках популярного рекреационно-туристического направления Иркутск–Байкал вдоль трассы 25К-011 (Байкальский тракт). Представлены свидетельства стабильного состояния популяций вируса и его основного переносчика – таёжного клеща. Показаны высокая степень неоднородности исследованных участков по уровню обилия имаго *Ixodes persulcatus*, а также своеобразие многолетнего и сезонного изменения этого обилия. Выявлены пространственно-временные различия в зараженности клещей вирусом и отсутствие тренда на изменение вирусофорности за исследуемый период. Установлено отсутствие корреляции в многолетней динамике численности и вирусофорности переносчика. Отмечена важная роль самцов таёжного клеща в диссеминации вируса КЭ.

**Ключевые слова:** таёжный клещ *Ixodes persulcatus*, вирус клещевого энцефалита (ВКЭ), численность, вирусофорность, изоляты

**DOI:** 10.31857/S0031184721030029

Основой эпиднадзора при природно-очаговых зоонозах является многолетний ежегодный мониторинг состояния природных очагов. Вопросы функционирования конкретных природных очагов клещевого энцефалита (КЭ), протекающие в них долго-временные популяционно-экологические процессы, взаимодействие всех компонентов паразитарной системы хозяин-переносчик–вирус до сих пор остаются недостаточно

изученными. Подобные исследования требуют долговременных стационарных наблюдений с соблюдением единых методических принципов. В Прибайкалье мониторинг природных очагов КЭ разной степени регулярности и продолжительности проводится с 60-х годов прошлого века (Васенин, 1966; Краминский, 1973; Данчинова, 1990; Вершинина и др., 1991; Богомазова и др., 2012). Однако результатов многолетних стационарных ежедекадных наблюдений в доступной нам литературе нет.

Наиболее важными показателями для оценки эпизоотического состояния и потенциальной опасности природных очагов КЭ считаются численность клещей и их вирусофорность (процент зараженных особей) (Коротков и др., 2006; Коренберг и др., 2013). В то же время изучение этих показателей многими исследователями на протяжении нескольких десятков лет не даёт однозначного ответа на вопрос о взаимосвязи между ними. Одни считают, что колебания зараженности клещей вирусом КЭ (ВКЭ) слабо связаны с изменением их численности (Ковалевский и др., 1988), другие находят отрицательную зависимость между обилием клещей и их вирусофорностью (Бахвалова и др., 2011). Принципиальное значение имеет тот факт, что ежегодная интенсивная циркуляция вируса происходит в основном в «пятнах» со стабильно высокой численностью клещей, как правило, значительно превышающей их обилие в природном очаге в целом. Эти стабильные и эпизоотически активные участки очага представляют собой его своеобразные ядра (Коренберг и др., 2013). Цель настоящей работы – анализ многолетней динамики основных показателей, отражающих состояние популяций вируса и его переносчиков, в природных очагах КЭ в пригородах Иркутска.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Маршруты и методики

Работа проводилась в весенне-летний период 2005–2019 гг. в Иркутском районе Иркутской области. Для регулярных наблюдений было выбрано несколько участков, расположенных в лесных массивах вдоль Байкальского тракта в районе 23, 43 и 47 км. На участках было заложено восемь стационарных линейных маршрутов по 250 м каждый для систематического мониторинга, а также по несколько дополнительных маршрутов для контроля возможного существенного снижения численности популяций на часто посещаемых стационарных маршрутах. Маршруты прокладывали вдоль лесных троп и дорог разной степени использования, просек ЛЭП, со сравнительными учетами по прилегающим лесным массивам. Для контроля вероятности существенного снижения численности популяций на участках регулярного учета, с 2014 г. не чаще одного раза за сезон использовали площадку, расположенную на 30 км тракта (табл. 1).

Клещей собирали с конца апреля по начало июля, по возможности ежедекадно, на движущегося учетчика и стандартный флаг из фланелевой ткани 60×100 см (Таёжный клещ, 1985); уровень численности иксодид оценивали в экземплярах на флаго-час (ф-ч). Среднемноголетние показатели численности таёжного клеща на участках рассчитывали по всем проведенным учтам за исследуемый период. Всего с 2005 по 2019 г. проведено 1384 учета, собрано 19999 экз. иксодовых клещей трёх видов: 19966 имаго и 25 нимф *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930; 7 экз. *Dermacentor silvarum* Olenov, 1932 и 1 экз. *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 (Филиппова, 1977, 1997).

**Таблица 1.** Основные маршруты учета и сбора искодовых клещей (Иркутская область, Иркутский район, Байкальский тракт)  
**Table 1.** The main tracks for ticks registration and collection (Irkutsk Region, Irkutsk district, Baikalian Highway)

| Участок | Маршрут                                                                  | Характеристика маршрута                                                                                                                                                                                        | Координаты                                                | Высота,<br>м над ур. м. |
|---------|--------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|-------------------------|
| 23 км   | Стационарные маршруты 7 и 8. Рядом с детским санаторием «Падь еловая».   | ЮЗ (маршрут 7) и СВ (маршрут 8) обочины заброшенной лесной дороги, проходящей через вторичный средневозрастной березняк                                                                                        | 52°10'07"–52°09'59" с. ш.,<br>104°30'20"–104°30'09" в. д. | 512–536                 |
|         | Дорога от тракта к санаторию «Падь еловая».                              | СЗ и ЮВ обочины асфальтированной дороги, ведущей к санаторию «Падь еловая», смешанный осиново-березово-сосновый лес                                                                                            | 52°10'07"–52°10'22" с. ш.,<br>104°30'20"–104°30'52" в. д. | 510–538                 |
|         | ЛЭП-1                                                                    | Просека по смешанному осиново-березово-сосновому лесу                                                                                                                                                          | 52°10'38"–52°10'11" с. ш.,<br>104°30'55"–104°30'50" в. д. | 501–528                 |
|         | ЛЭП-2                                                                    | Просека ЛЭП, через смешанный осиново-березово-сосновый лес, параллельная ЛЭП-1                                                                                                                                 | 52°10'22"–52°10'11" с. ш.,<br>104°30'49"–104°30'48" в. д. | 501–528                 |
|         | ЛЭП-3 (от санатория к дороге на базу отдыха «Уладово»)                   | ЮЗ сторона просеки ЛЭП через смешанный осиново-березово-сосновый лес                                                                                                                                           | 52°09'59"–52°10'08" с. ш.,<br>104°30'09"–104°30'48" в. д. | 503–512                 |
| 30 км   | «Зеленая дорожка»                                                        | Заросшая мягликом неэксплуатируемая дорога в смешанном осиново-березово-сосновом лесу                                                                                                                          | 52°10'23"–52°10'26" с. ш.,<br>104°30'52"–104°30'55" в. д. | 557                     |
|         | Просека ЛЭП, пересекающая тракт                                          | Обочины эксплуатируемой лесной дороги с глубокими колеями по В и СВ краю просеки ЛЭП, пересекающей Байкальский тракт. Вторичный березняк, переходящий в коренную тайгу (сосна с примесью лиственницы и березы) | 52°03'31"–52°03'36" с. ш.,<br>104°36'20"–104°36'48" в. д. | 475–547                 |
| 43 км   | Просека ЛЭП от тракта к санаторию «Электра». Стационарные маршруты 5 и 6 | СЗ (маршрут 5) и ЮВ (маршрут 6) стороны заросшей просеки ЛЭП между коренным смешанным березово-сосновым лесом и вторичным молодым осинником                                                                    | 52°01'56"–52°01'25" с. ш.,<br>104°38'29"–104°38'51" в. д. | 491–509                 |



|       |                                                                                     |                                                                                                                 |                                                           |         |
|-------|-------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|---------|
|       | Просека ЛЭП, параллельная тракту                                                    | Просека ЛЭП, проходящая через коренной сосновый лес                                                             | 52°01'56"-52°01'14" с. ш.,<br>104°38'29"-104°38'17" в. д. | 481–509 |
|       | Просека ЛЭП, параллельная маршрутам 5 и 6                                           | Просека ЛЭП между асфальтированной дорогой к санаторию «Электра» с лесополосой из сосны и молодым осинником     | 51°59'49"-51°59'59" с. ш.,<br>104°39'56"-104°40'06" в. д. | 491–509 |
| 43 км | Обочины асфальтированной дороги от тракта к санаторию «Электра»                     | Обочины асфальтированной дороги от тракта к санаторию «Электра»                                                 | 52°01'55"-52°01'49" с. ш.,<br>104°38'34"-104°38'17" в. д. | 493–511 |
|       | Обочины грунтовой дороги                                                            | Эксплуатируемая дорога на СВ от тракта через коренной сосновый лес                                              | 52°01'56"-52°02'09" с. ш.,<br>104°38'34"-104°38'52" в. д. | 513–518 |
|       | Старая телеграфная просека                                                          | Сильно заросшая травостоем и подростом неширокая просека в смешанном осиново-березово-сосновом лесу             | 52°02'36"-52°01'57" с. ш.,<br>104°38'29"-104°39'03" в. д. | 505–518 |
|       | Обочины заброшенной лесной дороги. Стационарные маршруты 1 и 2                      | ЮЗ (маршрут 1) и СВ (маршрут 2) обочины грунтовой малоезженной дороги по светлехвойной тайге                    | 52°00'15"-52°00'00" с. ш.,<br>104°40'30"-104°40'43" в. д. | 509–540 |
| 47 км | Разные стороны противопожарной минерализованной полосы. Стационарные маршруты 3 и 4 | ЮЗ (маршрут 3) и СВ (маршрут 4) стороны заросшей противопожарной минерализованной полосы по светлехвойной тайге | 52°00'15"-52°00'38" с. ш.,<br>104°40'30"-104°40'39" в. д. | 478–541 |
|       | Обочины эксплуатируемой грунтовой дороги от тракта через лесной массив              | Обочины грунтовой дороги с глубокими колеями на СВ от тракта через светлехвойную тайгу                          | 52°00'01"-52°00'28" с. ш.,<br>104°40'15"-104°40'40" в. д. | 525–540 |
|       | Просека ЛЭП, пересекающая грунтовую дорогу (см. п. 16)                              | Просека ЛЭП на СЗ от грунтовой дороги до пересечения с маршрутами 3 и 4                                         | 52°00'31"-52°00'15" с. ш.,<br>104°40'18"-104°40'31" в. д. | 480–526 |

Координаты мест сбора материала определяли с помощью спутникового навигатора GPSMAP 76CSx в системе глобального позиционирования.

Клещей исследовали индивидуально, приготавливая из них суспензию на физиологическом растворе (по 0.5 мл на одного клеща). Наличие антигена (АГ) ВКЭ выявляли иммуноферментным методом с помощью набора реагентов ИФА ТС АГ ВКЭ («Микроген», Томск) в соответствии с инструкцией производителя. В 2012 г. использовали Набор реагентов для выявления антигенов вируса клещевого энцефалита ЗАО «Биосервис». Учет результатов проводили визуально и с помощью иммуноферментного анализатора IMARK BioRAD при длине волны 450 нм. Пробу считали положительной, если отношение величины ее экстинкции к величине экстинкции нормального контроля было больше или равно 2.1. Выделение вируса проводили на новорожденных беспородных белых мышах (НБМ), по общепринятой методике (Вирусология, 1988), за животными наблюдали 21 день. Зверьков с клиническими проявлениями нейроинфекции умерщвляли, руководствуясь «Правилами лабораторной практики в Российской Федерации» (утверждены Приказом Министерства здравоохранения и социального развития Российской Федерации № 708н от 23.08.2010), и извлекали головной мозг для дальнейших исследований.

РНК/ДНК из клещевых и мозговых суспензий выделяли, используя комплект реагентов «РИБО-преп»; обратную транскрипцию проводили, используя комплект «РЕВЕРТА-L»; геномный материал ВКЭ выявляли в ПЦР с помощью набора реагентов «АмплиСенс® TBEV, *B. burgdorferi* sl, *A. phagocytophilum*, *E. chaffeensis*/E. *muris*-FL» (ФБУН ЦНИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва) в режиме реального времени. на термоциклере C1000™ Bio-Rad CFX96™ (США). ПЦР-продукт гена E получали с помощью набора реагентов ПЦР-PB («Синтол», Москва) и праймеров (Adelshin et al., 2015). Для получения РНК-изолятов ВКЭ ПЦР-продукты визуализировали в 1 % агарозе и затем выделяли согласно стандартной методике (Маниатис и др., 1984) с некоторыми модификациями. Секвенирование ПЦР-продуктов проводили с использованием набора реактивов ABI Prism BigDye Terminator v.1.1 Cycle Sequencing Kit на приборе Genetic Analyzer 3500 xL (Applied Biosystems). Анализ и выравнивание нуклеотидной последовательности проводили в программе BioEdit v. 7.0.5.3 (Hall, 1999).

Статистическую обработку результатов проводили общепринятыми методами вариационной статистики: критерий Стьюдента (t-критерий), регрессионный и корреляционный анализы, коэффициент вариации, критерий  $\chi^2$  (Закс, 1976); за статистически достоверный принимали уровень значимости  $P < 0.05$ . Расчеты проводили с помощью программы Microsoft Excel 2007.

### **Характеристика обследуемых участков**

При районировании ареала КЭ прибайкальские очаги отнесены к Среднесибирско-Забайкальской группе очаговых регионов (Коренберг, Ковалевский, 1981; Коренберг и др., 2013). Пригородная зона Иркутска характеризуется преобладанием рекреационного, а в недавнем прошлом – лесохозяйственного типа освоения. Практически каждый природный комплекс был когда-то нарушен. Это привело к ландшафтному разнообразию, проявляющемуся в сочетании природных комплексов, находящихся на различных стадиях лесовосстановления: от устойчиво длительно-производных до коренных. Преобладающими ландшафтами в пригородах Иркутска являются мнимокоренные долинные травяных и травяно-моховых болот с елью, кедром и лиственницей, а также равнинные и днищ котловин, бруснично-разнотравные с кустарниковым подлеском (Атлас ..., 2004). Антропогенно измененные геосистемы представлены сосново-березовыми разнотравными; сосново-осиновыми с участием березы разнотравными и пойменно-долинными березовыми с участием ели травяно-осоковыми группами биогеоценозов. Значи-

тельные площади заняты послепожарными и послевырубочными сосновыми с примесью березы травяно-злаковыми и лиственничными разнотравными группами биогеоценозов (Атутова, 2013).

Байкальский тракт соединяет г. Иркутск с пос. Листвянка на оз. Байкал у истока р. Ангары и проходит вдоль правого её берега по таежным округам предгорьев Приморского хребта, где широко представлены подтаежные светлехвойные комплексы, а также смешанные сосново-березовые леса с примесью осины с хорошо развитым подлеском и густым разнотравьем. Вдоль него расположено множество рекреационных зон, дачных и коттеджных поселков, в теплый период года по трассе движется значительный поток туристов из России и из-за рубежа. На этой территории происходит треть заражений жителей Иркутска КЭ и четверть заражений иксодовыми клещевыми боррелиозами (ИКБ) (Мельникова и др., 2014). В иксодофауне абсолютно преобладает таежный клещ *I. persulcatus*, единично встречаются клещи *D. silvarum* и *H. concinna*.

Участки, на которых проводились регулярные наблюдения, различаются между собой составом растительных сообществ, степенью антропогенного воздействия (в т. ч. посещаемости населением) и численностью иксодовых клещей (Мельникова, 2018). Для удобства пространственной ориентировки рабочие названия участков привязаны к дистанционным столбам, в районе которых проходили наблюдения. Ближний к городу участок – 23-й км, подвергшийся в большей степени антропогенному прессу, находится на ранних этапах сукцессионного процесса (преобладание средне- и высоковозрастных березняков). На 43-м и 47-м км шире представлены коренные таежные биотопы. Участки пространственно обособлены изрезанностью рельефа (горный распадок с р. Тальцинкой), на каждом из них имеется зона организованного отдыха населения (на 23-м и 43-м км – санатории, на 47-м км – Музей деревянного зодчества под открытым небом), что определяет актуальность мониторинга очагов КЭ на данной территории.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Самое доступное для выявления экологическое свойство популяции таёжного клеща – уровень обилия имаго, а также связанные с ним особенности пространственного распределения (Таёжный клещ, 1985). Он же является интегральным показателем, характеризующим состояние популяции. В условиях Прибайкалья численность таёжного клеща отличается большой неоднородностью в пространстве (Данчинова и др., 1989). По наблюдениям Короткова (2009) даже при благоприятных экологических условиях (температурный и влажностный оптимум) *I. persulcatus* на учетных площадках распределен крайне неравномерно. При наличии «пятен» повышенной численности преобладают «пустые» квадраты, доля которых может достигать 40 %. При сходном среднем уровне численности клещей популяции имеют и сходный характер ее распределения (в пространстве или времени), который может быть выражен гистограммой, отражающей относительную частоту (в процентах) обилия этих членистоногих (Коренберг, 1979). В пессимальных для клещей условиях число типов пространственной структуры популяций невелико. Наибольшее их разнообразие (не менее 7) должно быть характерно для регионов, где численность клещей доходит до максимально возможного уровня (Коренберг и др., 2013). На рис. 1 представлены вариационные ряды показателей обилия (на ф-ч) имаго *I. persulcatus* на стационарных (23, 43 и 47-й км) и контрольном (30-й км) участках. Модальный класс на всех участках составляет 20–50 экз.

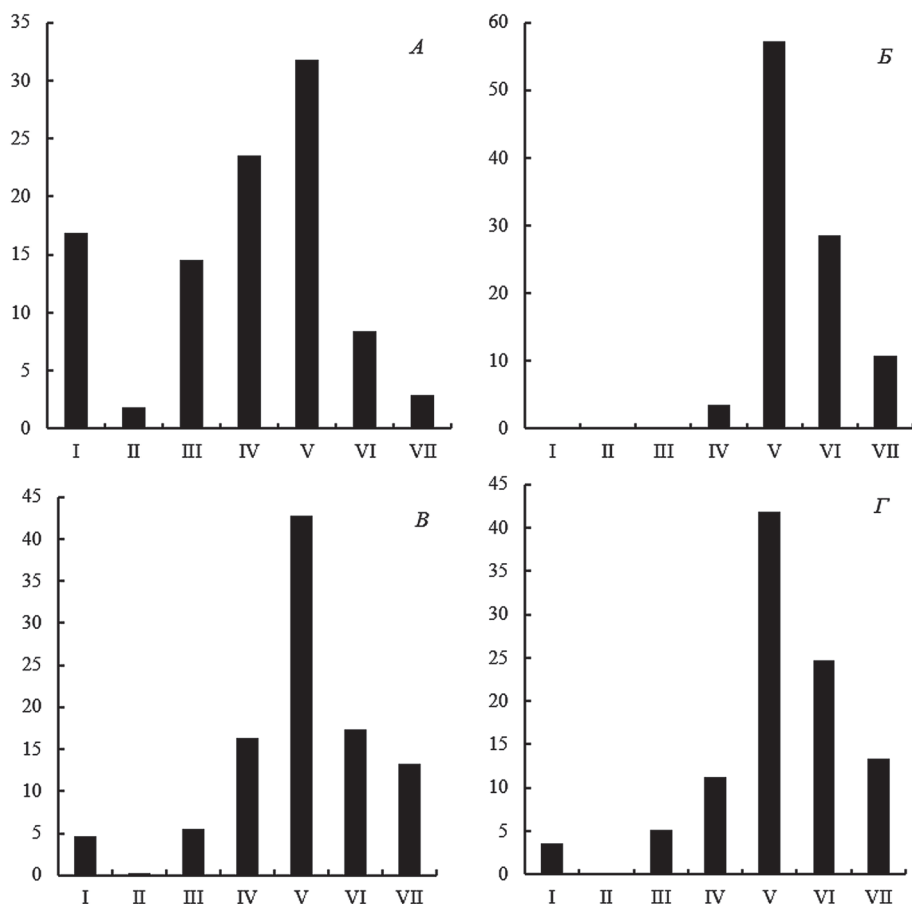
на ф-ч, но доля учётов с такой численностью варьирует. Характер распределения уровней обилия для участков 43 и 47 км примерно одинаков и сильно отличается от двух других. На 23 км более половины учётов образуют классы с нулевой и низкой численностью клещей, в то время как на контрольном 30 км таких учётов почти нет, а на 43 и 47 км их доля составляет 20–26 %. Сравнение распределений частот показателей обилия на всех участках наблюдения выявило высокую степень их неоднородности ( $\chi^2 = 214.4$ ,  $df = 18$ ,  $P < 0.001$ ), включая участки 43 и 47 км ( $\chi^2 = 11.2$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.05$ ). Обилие имаго *I. persulcatus* варьировало по участкам, по годам и в течение сезона активности. Динамика многолетней среднесезонной численности по участкам отражена на рис. 2, среднее и максимальное обилие на отдельных учетных маршрутах – в табл. 2.

На ближайшем к городу участке (23 км) с многолетним сильным антропогенным прессом численность таежных клещей почти во все годы наблюдений была достоверно ниже, чем на 43 и 47 км (среднемноголетние значения, соответственно, равняются  $25.4 \pm 1.43$ ;  $50.4 \pm 2.54$  и  $55.7 \pm 2.06$  экз. на ф-ч; 23 км vs 43 км:  $t = 8.58$ ,  $df = 583$ ; 23 км vs 47 км:  $t = 12.10$ ,  $df = 880$ ,  $P < 0.001$  в обоих случаях). Тем не менее популяция достаточно стабильна, и клещи встречаются ежегодно во всех обследуемых биотопах, в том числе по обочинам асфальтированной дороги. Обилие клещей довольно значительно различалось от маршрута к маршруту, в том числе на стационарных маршрутах 7 и 8, проходящих по разные стороны одной лесной дороги: многолетняя средняя численность на маршруте 8 статистически значимо превышала таковую на маршруте 7 ( $13.2 \pm 1.95$  против  $6.9 \pm 1.03$ ;  $t = 2.87$ ,  $df = 136$ ,  $P < 0.01$ ). Самым высоким было обилие клещей на просеках ЛЭП, где зафиксирована и максимальная на данном участке наблюдения численность – 240 экз. на ф-ч (табл. 2). Самые низкие показатели обилия наблюдались при контрольных учётах по лесу, и они были достоверно ниже таковых в антропогенно измененных биотопах (лесные дороги –  $t = 4.63$ ,  $df = 180$ ,  $P < 0.001$ ; просеки ЛЭП –  $t = 14.02$ ,  $df = 210$ ,  $P < 0.001$ ; обочины асфальтированной дороги –  $t = 5.15$ ,  $df = 66$ ,  $P < 0.001$ ).

На 23 км была хорошо выражена многолетняя цикличность с пиками численности в 2005, 2007 и 2010 гг. (среднесезонное обилие составило 30.6, 31.5, 32.4 экз. на ф-ч соответственно); следующий и самый выраженный пик наблюдали в 2017 г. (52.7 экз. на ф-ч). Минимальные значения за исследуемый период наблюдались в 2009 г. (14.6 экз. на ф-ч) и с 2013 по 2015 г. (16.3–18.3 экз. на ф-ч). В настоящее время локальная группировка находится на спаде численности.

Популяция *I. persulcatus* на 43 км характеризуется разнообразием обилия клещей на отдельных маршрутах (включая статистически значимую разницу между стационарными маршрутами 5 и 6 ( $49.6 \pm 6.12$  против  $71.2 \pm 5.45$ ,  $t = 2.63$ ,  $df = 126$ ,  $P < 0.01$ ) и самыми высокими показателями численности на учетах (до 392.0 экз. на ф-ч) (табл. 2). По нашим наблюдениям клещей много даже на открытых обочинах дорог и просеках в часы низкой их активности (с 12 до 17 ч) при температуре воздуха выше 25 °С. В какой-то мере это можно объяснить большим количеством прокормителей имаго – как диких (копытных и зайцев), так и домашних (собак и кошек) животных

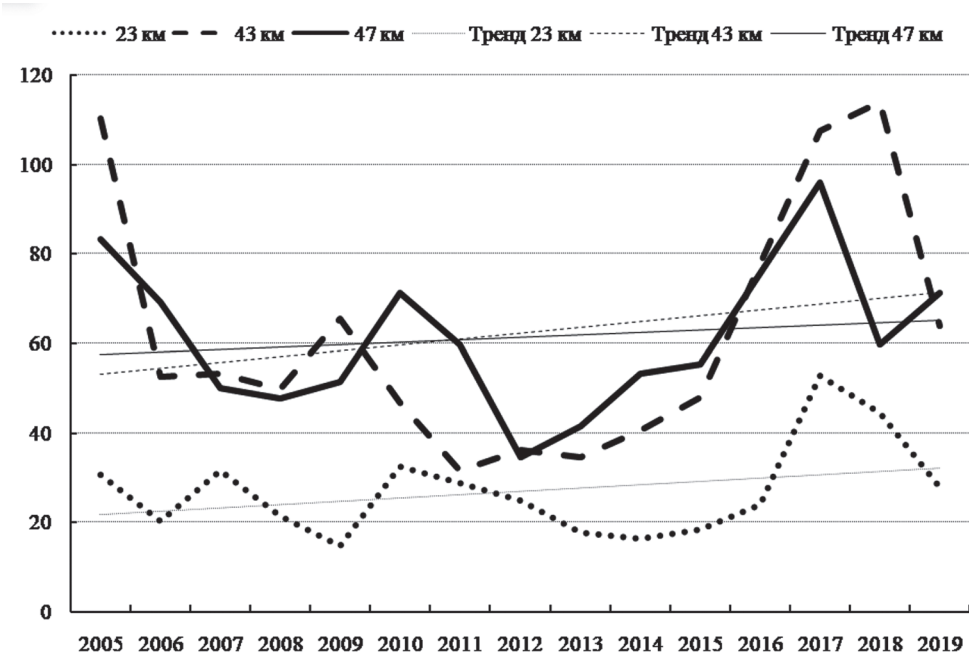
на данной территории. Выше всего численность клещей в местах свалок подроста, образованных в результате чисток просеки ЛЭП. Обилие членистоногих непосредственно в лесном массиве на данном участке, в отличие от 23 км, сопоставимо с таковым на прочих учетных маршрутах в целом. Максимальные среднесезонные показатели численности иксодид за многолетний период имели место в 2005, 2017 и 2018 гг. (110.3, 107.5 и 113.9 экз. на ф-ч соответственно), минимальные наблюдались с 2011 по 2013 гг. (31.6, 36.3 и 34.5 экз. на ф-ч соответственно). В настоящее время регистрируется снижение показателей численности клеща *I. persulcatus*.



**Рисунок 1.** Вариационные ряды показателей обилия (на ф-ч) имаго *I. persulcatus* на ключевых и контрольном участках: А, В, В и Г – 23, 30, 43 и 47 км Байкальского тракта. По оси абсцисс – классы численности клещей: I – клещи отсутствуют, II – 1–2, III – 3–7, IV – 8–19, V – 20–59, VI – 60–99, VII – 100 и более. По оси ординат – доля учетов (в %) с данной численностью.

**Figure 1.** Variational series of the *I. persulcatus* imago abundance rates (specimen for 1 flag hour) on the key and control patches: А, В, С and D – 23, 30, 43 and 47 km of the Baikalian Highway. X-axis – the ticks' abundance classes: I – lack of ticks, II – 1–2, III – 3–7, IV – 8–19, V – 20–59, VI – 60–99, VII – 100 and more. Vertical axis – percentage of the census with that abundance.

Популяция таёжного клеща на 47 км Байкальского тракта имеет стабильно высокую численность, различающуюся от маршрута к маршруту в диапазоне 47.3–80.1 экз. на ф-ч (табл. 2). В целом обилие членистоногих непосредственно в лесу было незначительно ниже, чем на лесных дорогах и просеках. Пики численности за период наблюдений пришлось на 2005, 2010 и 2017 гг. (83.1, 71.2 и 95.8 экз. на ф-ч соответственно). Абсолютный среднесезонный минимум был отмечен в 2012 г. – 34.6 экз. на ф-ч. В настоящее время наблюдается подъем численности *I. persulcatus* на данном участке (рис. 2).



**Рисунок 2.** Многолетняя динамика численности таёжного клеща на стационарных участках Байкальского тракта (2005–2019 гг.). По оси ординат – численность (экз. на ф/ч), по оси абсцисс – годы наблюдений.

Примечание: в 2016 г. на 43 и на 47 км тракта наблюдения отсутствовали, поэтому для восполнения пробелов в многолетнем ряду динамики численности указанные пропуски были заполнены средними значениями между предшествующим и последующим годом. Вероятность того, что в указанный год был всплеск или резкий спад численности на данных участках не исключается, однако численность невелика, т. к. на 23 км в 2016 г. обилие клещей не претерпевало резких скачков.

**Figure 2.** Multi-year trends of the taiga tick abundance in the key plots of the Baikalian Road (2005–2019). Vertical axis – abundance rates (specimen for 1 flag hour), X-axis – the monitoring years.

Note: There were no observations on 43 and 47 km in 2016, so, the blanks in the multi-year trend were filled with average values between previous and subsequent years. The probability of spike or sharp drop of the ticks abundance on these plots can not be excluded, but it is low taking into account, that the abundance on 23 km in 2016 did not change sharply.

**Таблица 2.** Среднегодовая и максимальная численность *I. persulcatus* на стационарных и контрольных учетных маршрутах (Иркутская область, Байкальский тракт, 2005–2019 гг.)

**Table 2.** The multi-year average and peak numbers of *I. persulcatus* on the fixed and control registration tracks (Irkutsk Region, Baikal Highway, 2005–2019)

| Участок        | Маршрут                                                             | Всего учетов по данному маршруту | Число клещей | Численность (экз. на флаго-час) |              | Дата учета с максимальной численностью | Число изолятов с данного участка |
|----------------|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------|--------------|---------------------------------|--------------|----------------------------------------|----------------------------------|
|                |                                                                     |                                  |              | Среднегодовая                   | Максимальная |                                        |                                  |
| 23 км          | Стационарный маршрут № 7                                            | 70                               | 94           | 6.9±1.03                        | 42.9         | 15.06.06                               | 0                                |
|                | Стационарный маршрут № 8                                            | 68                               | 166          | 13.2±1.95                       | 72           | 22.06.05                               | 0                                |
|                | Маршруты 7 и 8 совместно*                                           | 156                              | 347          | 10.2±1.10                       | 72           | 22.06.05                               | 0                                |
|                | ЛЭП-1                                                               | 189                              | 1924         | 41.6±2.84                       | 240          | 16.05.18                               | 7                                |
|                | ЛЭП-2                                                               | 12                               | 110          | 35.8±6.81                       | 83.1         | 28.04.14                               | 0                                |
|                | ЛЭП-3                                                               | 8                                | 212          | 44.1±9.19                       | 104          | 2.06.15                                | 0                                |
| 30 км<br>43 км | «Зеленая дорожка»                                                   | 21                               | 192          | 23.4±7.6                        | 164.3        | 7.05.18                                | 0                                |
|                | Обочины асфальтированной дороги от тракта к санаторию «Падь еловая» | 60                               | 390          | 16.8±2.48                       | 102          | 15.06.06                               | 0                                |
|                | Произвольно по лесному массиву                                      | 8                                | 4            | 2.5±1.24                        | 8            | 4.05.08                                | 0                                |
|                | Прочие учёты**                                                      | 17                               | 103          | 17.5±4.71                       | 64.4         | 20.06.08                               | 0                                |
|                | Просека ЛЭП                                                         | 36                               | 699          | 54.1±5.86                       | 144          | 26.05.15                               | 2                                |
|                | Стационарный маршрут № 5                                            | 64                               | 1101         | 49.6±6.12                       | 272          | 17.05.07                               | 10                               |
|                | Стационарный маршрут № 6                                            | 64                               | 1588         | 71.2±5.45                       | 202.7        | 15.05.18                               | 12                               |
|                | Маршруты 5 и 6 совместно*                                           | 140                              | 3098         | 61.7±4.25                       | 272          | 17.05.07                               | 22                               |
|                | Просека ЛЭП параллельная маршрутам 5 и 6                            | 42                               | 477          | 44.6±5.03                       | 160          | 29.05.09                               | 8                                |
|                | Обочины асфальтированной дороги от тракта к санаторию «Электра»     | 34                               | 366          | 31.3±6.17                       | 171.4        | 12.05.17                               | 1                                |



Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continuone

|       |                                       |     |      |            |       |          |    |
|-------|---------------------------------------|-----|------|------------|-------|----------|----|
| 47 км | Просека ЛЭП, параллельная тракту      | 5   | 184  | 89.2±21.33 | 146   | 7.05.19  | 3  |
|       | Обочины грунтовой дороги              | 89  | 1454 | 35.8±4.21  | 236   | 29.05.09 | 2  |
|       | Старая телеграфная просека            | 21  | 210  | 39.3±6.79  | 105   | 27.05.11 | 1  |
|       | Произвольно по лесному массиву        | 10  | 82   | 43.7±8.29  | 90    | 5.05.09  | 0  |
|       | Прочие учёты**                        | 30  | 1065 | 75.2±15.66 | 392   | 19.05.05 | 0  |
|       | Стационарный маршрут № 1              | 79  | 1210 | 51.7±4.10  | 164   | 5.06.19  | 6  |
|       | Стационарный маршрут № 2              | 78  | 1926 | 80.1±7.08  | 280   | 15.05.19 | 10 |
|       | Маршруты 1 и 2 совокупно*             | 177 | 3620 | 62.9±4.01  | 280   | 15.05.19 | 16 |
|       | Стационарный маршрут № 3              | 76  | 1046 | 50.1±4.83  | 232.5 | 2.06.10  | 4  |
|       | Стационарный маршрут № 4              | 74  | 992  | 48.1±3.93  | 172.8 | 26.05.06 | 6  |
|       | Маршруты 3 и 4 совокупно*             | 172 | 2576 | 51.9±3.26  | 232.5 | 2.06.10  | 10 |
|       | Обочины грунтовой дороги              | 102 | 2196 | 56.5±3.99  | 210   | 5.06.19  | 6  |
|       | Просека ЛЭП на СЗ от грунтовой дороги | 42  | 493  | 47.3±6.56  | 210   | 5.06.19  | 0  |
|       | Произвольно по лесному массиву        | 7   | 57   | 34.1±9.20  | 60    | 13.05.09 | 1  |
|       | Прочие учёты**                        | 6   | 107  | 18.8±7.04  | 45    | 15.05.06 | 1  |

Примечания. \*Значения по совокупным учётам не являются суммой двух показателей, поскольку в некоторых случаях данные учётов по двум маршрутам фиксировали объединённо. \*\*Нерегулярно проводимые учёты вне указанных маршрутов.

Среднемноголетние значения численности таёжного клеща на участках 43 и 47 км Байкальского тракта не имеют статистически достоверных различий ( $t = 1.61$ ,  $df = 755$ ,  $P > 0.05$ ). Ни на одном из участков наблюдения не прослеживаются очевидные направленные тенденции изменения обилия клещей за исследуемый период (рис. 2). Коэффициенты регрессии для 23, 43, 47 соответственно равны  $0.153 \pm 0.1018$ ,  $0.081 \pm 0.0427$ ,  $0.088 \pm 0.0766$ ,  $df = 13$ ,  $P > 0.05$  во всех случаях.

Среднемноголетнее обилие таёжного клеща на контрольном участке (30 км) оказалось близко к таковому на 43 и 47 км, составив  $54.1 \pm 5.86$  экз. на ф-ч и значительно отличалось от этого показателя на 23 км ( $P < 0.001$ ,  $df = 39$ ). В то же время многолетняя динамика численности между разными участками наблюдения хорошо коррелировала: 23 и 43 км  $r = 0.698$ ,  $P < 0.01$ ; 23 и 47 км  $r = 0.631$ ,  $P < 0.05$ ; 43 и 47 км  $r = 0.665$ ,  $P < 0.01$ ;  $df = 12$  во всех случаях. Тем не менее на 23 км невысокий среднемноголетний уровень численности сохраняется, несмотря на значительные колебания ( $CV = 122.61$ ). Амплитуда колебаний на 43 и 47 км ниже (коэффициент вариации составляет 96.07 и 82.51 соответственно), и различия по этому показателю достоверны между всеми участками наблюдения (23 км vs 43 км –  $P < 0.001$  при  $df = 838$ , 23 км vs 47 км –  $P < 0.001$  при  $df = 973$  и 43 км vs 47 км –  $P < 0.05$  при  $df = 861$ ). Согласно данным независимого исследования Вержуцкого и Вержуцкой (2015, с. 74), проведенное за три последовательных года (2012–2014 гг.) картирование плотности *I. persulcatus* в лесных массивах, прилегающих к Байкальскому тракту, показало наличие здесь, как минимум, трех группировок клещей популяционного ранга. Максимальная плотность регистрировалась на 22–24, 42–46, 54–58 и 62–63 км. Авторы предполагают «значительные различия данных группировок по многим показателям (физиологии, биохимии, экологии, особенностям поведенческого рисунка и т. д.)».

Продолжительность активности и динамика сезонной численности взрослых голодных клещей зависит от соотношения режимов их активации и скорости гибели. Пик численности взрослых *I. persulcatus* почти повсеместно на протяжении его ареала наблюдается в последней декаде мая – первой декаде июня. Вместе с тем в одном и том же лесном массиве сроки начала и окончания периода активности в разные годы не одинаковы и зависят от погодных условий конкретного года (Коренберг и др., 2013).

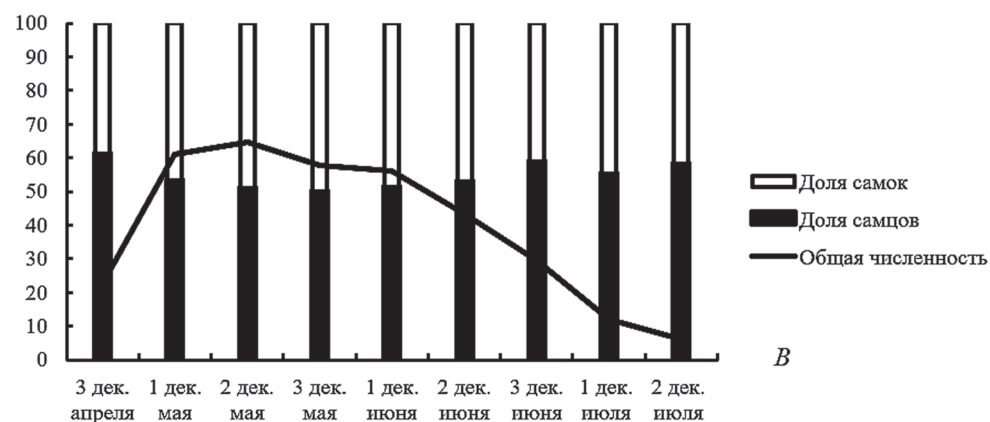
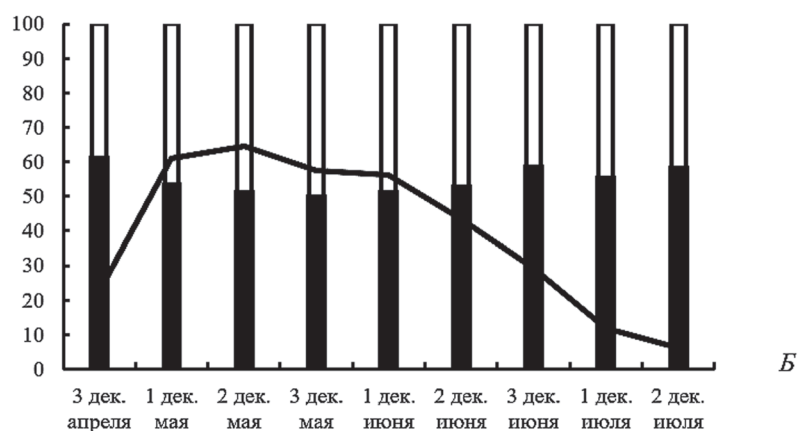
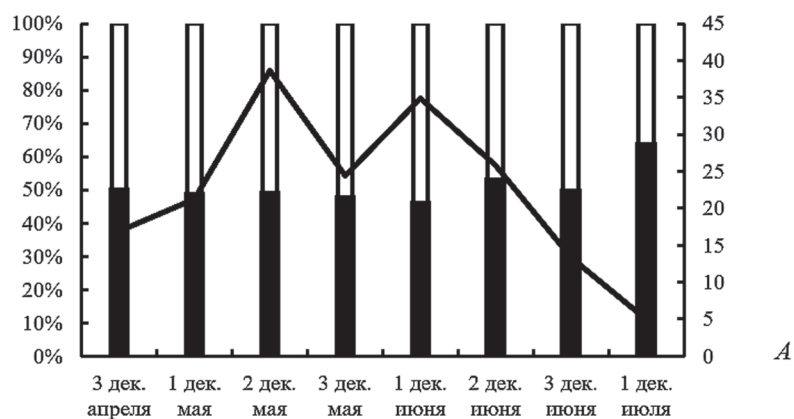
Среднемноголетний сезонный ход численности *I. persulcatus* на ключевых участках Байкальского тракта показан на рис. 3. Обилие клещей в начале сезона на всех обследуемых участках примерно одинаково, затем в динамике имеются выраженные различия. На 23 км максимальная активация клещей происходила с двумя явными сезонными подъемами: во второй декаде мая и первой декаде июня; к началу июля клещи встречались единично. На 43 км взрывной рост активности происходил уже в начале мая и держался на высоком уровне четыре последовательные декады с постепенным снижением со 2-й декады июня. На 47 км активность *I. persulcatus* росла постепенно, достигая пика в первой декаде июня с более крутым характером снижения, начиная со 2 декады июня. Своеобразие сезонного изменения обилия клещей на участках может служить доводом в пользу существования здесь самостоятельных популяций.

Имелись также различия в сроках активизации самцов и самок (рис. 3). В начале сезона при учете клещей на флаг в сборах доминировали самцы (52.3 % всей выборки), на пике сезонной численности в сборах незначительно преобладают самки, к концу сезона число самцов снова сильно увеличивалось (58.8 % в начале июля). Доля самок в сборах прямо коррелирует с численностью клещей (коэффициенты корреляции Спирмена для участков 23, 43 и 47 км составили соответственно 0.548, 0.712 и 0.838). Это может объясняться особенностями поведения самок, являющихся наиболее активными из всех стадий развития таёжного клеща (Alekseev et al., 2000).

Вероятность заражения человека КЭ в природном очаге зависит от количества имеющихся там зараженных клещей. По результатам ИФА, средняя спонтанная зараженность *I. persulcatus* на исследуемой территории составила  $1.6 \pm 0.11$  %. Колебания по годам были достаточно сильными (от 0.3 до 2.9 %), но общий тренд не претерпел существенных изменений за исследуемый период (табл. 3). Коэффициенты регрессии для 23, 43, 47 соответственно равны  $1.587 \pm 1.4233$ ,  $0.365 \pm 0.8263$ ,  $0.642 \pm 0.8958$ ,  $df = 13$ ,  $P > 0.05$  во всех случаях.

Максимальные показатели зараженности по всей обследуемой территории наблюдались в 2007 и 2018 гг. ( $2.6 \pm 0.52$  и  $2.9 \pm 0.73$  % соответственно), минимальные – в 2008 и 2017 гг. ( $0.8 \pm 0.25$  и  $0.3 \pm 0.22$  %). Доля клещей, содержащих АГ ВКЭ, существенно варьировала по годам и по участкам. Периодичность этих изменений на каждом из обследуемых участков отличалась своеобразием и не коррелировала с численностью клещей в данной локации (коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для участков 23, 43 и 47 км равнялись, соответственно, 0.016, 0.066 и 0.229). Максимальная доля клещей, содержащих АГ ВКЭ, на 23 км была выявлена в 2010 г. (2.6 % от числа исследованных), на 43 км – в 2013 и 2018 гг. (4.7 и 4.8 % соответственно), на 47 км – в 2018 г. – 5.0 %. На участках 43 и 47 км переносчики с вирусом выявлялись ежегодно, на 23 км – примерно раз в три года. Среднеголетняя вирусофорность на 43 и 47 км составила  $2.0 \pm 0.20$  и  $1.8 \pm 0.17$  % соответственно и была достоверно выше, чем на 23 км ( $0.9 \pm 0.19$  %,  $P < 0.001$  в обоих случаях). Статистически достоверных различий по доле зараженных ВКЭ клещей между участками на 43 и 47 км не наблюдалось.

На протяжении сезона доля зараженных клещей неодинакова. Данчинова (2006) отмечает, что инфицированность клещей ВКЭ максимальна в начале эпидемического сезона, затем достоверно снижается. Коренберг с соавт. (1988) считают, что степень инфицированности свежеективировавшихся взрослых *I. persulcatus* в разные периоды весенне-летнего сезона примерно одинакова. Меньшая зараженность клещей, отмечаемая во второй половине лета, по всей видимости, связана с потерей вируса давно активировавшимися и длительно живущими особями соответствующего физиологического возраста (Коренберг и др., 2013). Алексеев (2007) полагает, что число особей с высокими титрами ВКЭ возрастает к концу сезона (июль) из-за изменения их физиологического состояния под влиянием высокой температуры. Мы не обнаружили закономерности выявления АГ ВКЭ в ходе сезонной активности переносчика.



**Рисунок 3.** Сезонный ход численности и соотношения полов имаго таёжного клеща на участках наблюдения. А, Б, В – 23, 43 и 47 км соответственно.

**Figure 3.** Seasonal course of the taiga tick abundance and sex ratio on the observation plots. А, В, С – 23, 43 and 47 km, respectively.

**Таблица 3.** Многолетняя вирусофорность (в %) таёжного клеща на Байкальском тракте по результатам иммуноферментного анализа  
**Table 3.** Multi-year taiga tick infection rate (%) on the Baikalian Highway based on ELISA results

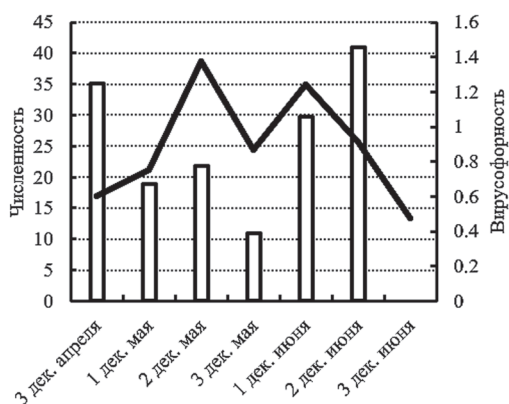
| Годы           | 23 км                                    |             | 30 км                                    |             | 43 км                                    |             | 47 км                                    |             | По всем участкам                         |             |
|----------------|------------------------------------------|-------------|------------------------------------------|-------------|------------------------------------------|-------------|------------------------------------------|-------------|------------------------------------------|-------------|
|                | Исследовано<br>/ из них<br>положительных | %± <i>m</i> | Исследовано<br>/ из них<br>положительных | %± <i>m</i> | Исследовано<br>/ из них<br>положительных | %± <i>m</i> | Исследовано<br>/ из них<br>положительных | %± <i>m</i> | Исследовано<br>/ из них<br>положительных | %± <i>m</i> |
| 2006           | 162 / 1                                  | 0.6±0.62    | н/и                                      | н/и         | 471 / 6                                  | 1.3±0.52    | 1007 / 20                                | 2.0±0.44    | 1640 / 27                                | 1.6±0.31    |
| 2007           | 224 / 1                                  | 0.5±0.45    | н/и                                      | н/и         | 402 / 14                                 | 3.5±0.91    | 304 / 9                                  | 3.0±0.97    | 930 / 24                                 | 2.6±0.52    |
| 2008           | 161 / 1                                  | 0.6±0.62    | н/и                                      | н/и         | 650 / 6                                  | 0.9±0.38    | 501 / 1                                  | 0.2±0.20    | 1312 / 8                                 | 0.6±0.21    |
| 2009           | 210 / 2                                  | 1.0±0.67    | н/и                                      | н/и         | 549 / 10                                 | 1.8±0.57    | 730 / 4                                  | 0.6±0.27    | 1489 / 16                                | 1.1±0.27    |
| 2010           | 344 / 9                                  | 2.6±0.86    | н/и                                      | н/и         | 481 / 3                                  | 0.6±0.36    | 475 / 4                                  | 0.8±0.42    | 1300 / 16                                | 1.2±0.31    |
| 2011           | 240 / 1                                  | 0.4±0.42    | н/и                                      | н/и         | 177 / 1                                  | 0.6±0.56    | 538 / 15                                 | 2.8±0.71    | 955 / 17                                 | 1.8±0.43    |
| 2012           | 160 / 3                                  | 1.9±1.07    | н/и                                      | н/и         | 312 / 5                                  | 1.6±0.71    | 296 / 9                                  | 3.0±1.0     | 768 / 17                                 | 2.2±0.53    |
| 2013           | 202 / 0                                  | 0±0.49      | н/и                                      | н/и         | 382 / 18                                 | 4.7±1.08    | 551 / 6                                  | 1.1±0.44    | 1135 / 24                                | 2.1±0.43    |
| 2014           | 159 / 2                                  | 1.3±0.88    | 74 / 1                                   | 1.4±1.34    | 334 / 8                                  | 2.4±0.84    | 414 / 9                                  | 2.2±0.72    | 981 / 20                                 | 2.0±0.45    |
| 2015           | 139 / 0                                  | 0±0.70      | 86 / 0                                   | 0±1.13      | 345 / 9                                  | 2.6±0.86    | 431 / 16                                 | 3.7±0.91    | 1001 / 25                                | 2.5±0.49    |
| 2016           | 71 / 0                                   | 0±1.35      | 253 / 3                                  | 1.2±0.68    | н/и                                      | н/и         | н/и                                      | н/и         | 324 / 3                                  | 0.9±0.53    |
| 2017           | 79 / 0                                   | 0±1.21      | 121 / 0                                  | 0±0.80      | 267 / 1                                  | 0.4±0.37    | 184 / 1                                  | 0.5±0.54    | 651 / 2                                  | 0.3±0.22    |
| 2018           | 215 / 1                                  | 0.5±0.46    | 20 / 0                                   | 0±4.35      | 231 / 11                                 | 4.8±1.40    | 60 / 3                                   | 5.0±2.81    | 526 / 15                                 | 2.9±0.73    |
| 2019           | 24 / 0                                   | 0±3.70      | н/и                                      | н/и         | 157 / 1                                  | 0.6±0.63    | 360 / 4                                  | 1.1±0.55    | 541 / 5                                  | 0.9±0.41    |
| За все<br>годы | 2390 / 21                                | 0.9±0.19    | 554 / 4                                  | 0.7±0.36    | 4758 / 93                                | 2.0±0.20    | 5851 / 101                               | 1.8±0.17    | 13553 / 219                              | 1.6±0.11    |

Примечание: н/и – не исследовали.

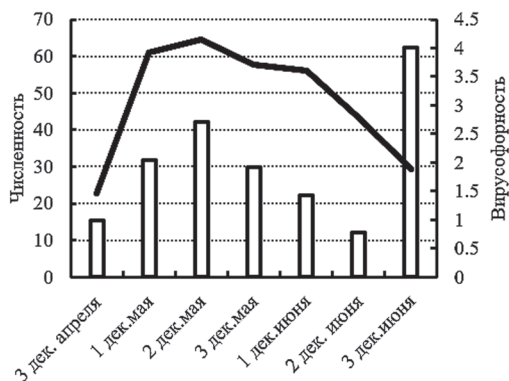
На рис. 4, видно, что максимальная доля клещей с АГ ВКЭ на каждом из стационарных участков приходится на разное время и расходится с их пиковой активностью. Наибольшая доля зараженных клещей на 23 км Байкальского тракта пришлась на конец апреля ( $1.3 \pm 0.62$  %) и середину июня ( $1.5 \pm 0.72$  %), когда активность переносчика была невелика (рис. 4А). На участке 43 км динамика сезонной численности и вирусофорности в основном совпадала, кроме 3 декады июня, когда резкое снижение активности клещей сопровождалось всплеском вирусофорности (рис. 4Б). На 47 км два анализируемых параметра находились, скорее, в противофазе (рис. 4В): наибольшая доля инфицированных клещей ( $3.1 \pm 1.53$  %) наблюдалось в 3 декаде апреля – при минимальной сезонной активности переносчика (26.8 экз. на ф-ч), и наоборот, на максимуме активности – в 1 декаде июня (86.9 экз. на ф-ч) – доля зараженных экземпляров была наименьшей за сезон ( $1.3 \pm 0.38$  %).

Ежегодная интенсивная циркуляция вируса происходит в основном в «пятнах» со стабильно высокой численностью клещей, как правило, значительно превышающей их обилие в природном очаге в целом. В то же время ключевым параметром, от которого зависит лоймопотенциал природного очага, является абсолютная численность высокоинфицированных клещей (Коренберг и др., 2013). С целью выявления таких особей, представляющих реальную опасность для посещающих очаги КЭ людей, мы провели изоляцию вируса из положительных по результатам ИФА клещевых суспензий на тепловую модель – лабораторных мышах. Кроме этого, учитывали изоляты РНК ВКЭ с секвенированием полного гена поверхностного белка Е непосредственно из клещевых суспензий. Из 219 положительных по результатам ИФА суспензий было получено 67 изолятов, что составило 30,6 %. Успешность изоляции сильно варьировала по годам и имела тенденцию к отрицательной связи с вирусофорностью ( $r_s = -0.415$ ,  $df = 12$ ) и сильную положительную корреляцию с численностью переносчика на данном маршруте ( $r_s = 0.833$ ,  $P < 0.001$ ,  $df = 24$ ).

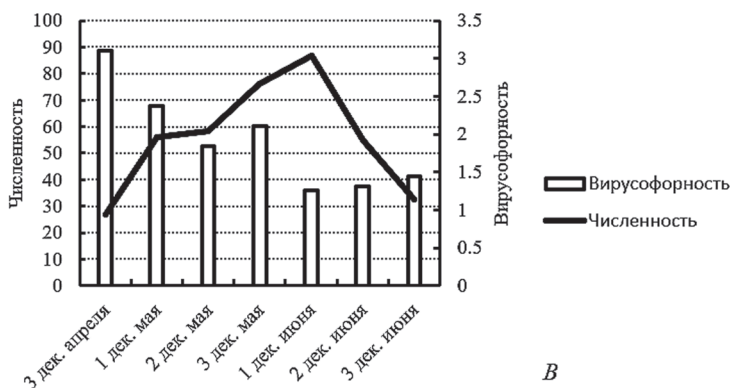
Ранее показано, что распределение зараженных ВКЭ клещей как на учетных площадках (Korenberg et al., 1992), так и вдоль линейного учетного маршрута (Ботвинкин и др., 1996) неравномерно. Эпидемиологически опасные особи клещей встречались с разной частотой не только на каждом из исследуемых участков, но и на разных маршрутах в пределах одного участка (табл. 2). За весь период исследования на участке 23 км жизнеспособный вирус выделили из трети положительных по результатам ИФА суспензий, но только из переносчиков, собранных в 2010 г. и только на одном учетном маршруте. На 43 км вирус выделялся ежегодно, и доля изолятов из положительных в ИФА суспензий составила 38.7 % с максимальным показателем в 2013 г. (15 штаммов из 18 биопроб). При этом основная часть изолятов за весь исследуемый период была получена с двух основных маршрутов (стационарные маршруты 5 и 6) и прилегающей к ним просеки ЛЭП. В совокупности эти учётные маршруты, по всей видимости, представляющие собой ядро природного очага КЭ, непосредственно примыкают к санаторию, являясь источником постоянной опасности заноса вируса



А



Б



В

**Рисунок 4.** Сезонная динамика активности таёжного клеща и его зараженности вирусом клещевого энцефалита. А – участок 23 км, Б – 43 км, В – 47 км. По основной вертикальной оси – показатели численности (в экз. на ф-час); по вспомогательной вертикальной оси – показатели вирусозоформности (%); по горизонтальной оси – декады сезона активности клещей (с 3 декады апреля по 3 декаду июня).

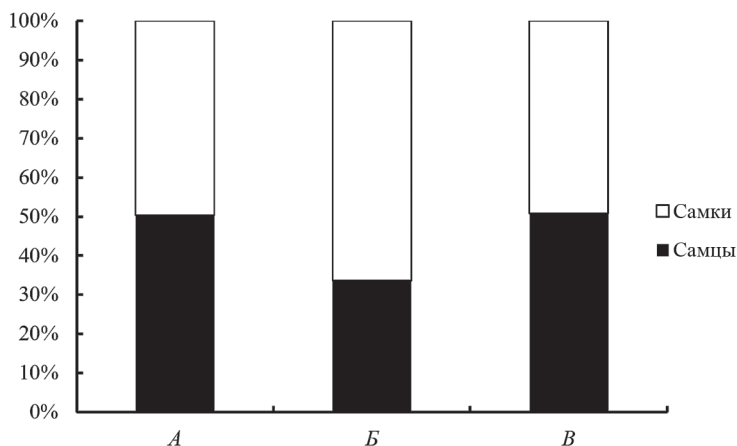
**Figure 4.** Seasonal trends of the taiga tick activity and its TBE infection rates. А, В and С – the 23, 43 and 47 km, respectively. The main vertical axis – abundance rates (specimen for 1 flag hour); subsidiary vertical axis – ticks infection rate (%); X-axis – decades of ticks seasonal activity (from the 3-d decade of April up to 3-d decade of June).



на территорию. На участке 47 км ВКЭ удалось изолировать значительно реже, чем на 43 км ( $21.8 \pm 4.11$  vs  $38.7 \pm 5.05$  % случаев соответственно,  $t = 2.60$ ,  $df = 56$ ,  $P < 0.01$ ) и не каждый год. Однако в течение последних трех сезонов успешность изоляции была 100-процентной, а изоляты удавалось получить практически со всех маршрутов. Вышеизложенное позволяет вынести предположение о разном состоянии клещевой части вирусных популяций на участках наблюдения.

Особенностью сезонной динамики является существенно более низкая по сравнению со средней величиной доля изолятов в 3 декаде мая – когда активность клещей близка к максимальной ( $15.3 \pm 4.68$  против  $30.4 \pm 3.14$  %,  $t = 2.68$ ,  $df = 72$ ,  $P < 0.01$ ).

Известно, что инокуляция ВКЭ происходит в течение нескольких минут после присасывания клеща. Кроме того, слюнные железы самцов иксодовых клещей обладают большими адъювантными свойствами в отношении ВКЭ (Алексеев, 1993). При этом самцы способны к многократному повторному присасыванию. Анализ частоты развития КЭ среди людей, подвергшихся нападению инфицированных по данным ИФА клещей, показал, что заболеваемость КЭ после укусов зараженных самцов была в 4.5 раза выше, чем после укусов зараженных самок, несмотря на то, что титры вируса в особях обоего пола статистически не различались (Пеньевская, 2010). Поэтому, несмотря на неспособность самцов таёжного клеща к длительному питанию, они представляют реальную опасность в качестве вектора ВКЭ. Как видно на рис. 5, соотношение полов среди имаго *I. persulcatus* в сборах было примерно равным (50.4 % самцов и 49.6 % самок;  $n = 19966$ ). АГ ВКЭ чаще обнаруживался у самок (65.6 против 34.4 %;  $n = 219$ ), однако вирусные изоляты достоверно чаще удавалось получать из суспензий самцов ( $45.3 \pm 5.75$  против  $23.1 \pm 3.52$  %,  $t = 3.30$ ,  $df = 283$ ,  $P < 0.001$ ); доли изолятов, полученных из самцов и самок, составили, соответственно, 50.7 и 49.3 % ( $n = 65$ ).



**Рисунок 5.** Доля (%) самцов и самок таёжного клеща в отловах (А), среди проб, положительных по результатам ИФА (Б), и в изолятах (В).

**Figure 5.** The taiga tick sex ratio in catches (A), ELISA-positive samples (B) and isolates (B).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты многолетнего мониторинга трёх стационарных участков в очаговом регионе КЭ пригородной зоны г. Иркутска свидетельствуют о стабильном состоянии популяций вируса и его основного переносчика – таёжного клеща. Показана высокая степень неоднородности исследованных участков по уровню обилия имаго *I. persulcatus*. Выявлено своеобразие многолетнего и сезонного изменения обилия переносчика на разных участках Байкальского тракта, что может служить показателем существования на них самостоятельных популяций. Вирусные популяции на участках наблюдения тоже имеют свою специфику. На ближайшем к городу участке (23 км), который в большой степени подвергается антропогенному прессу, обилие таёжного клеща как во все годы наблюдения в отдельности, так и за исследуемый период в целом было в два и более раз ниже, чем на 43 и 47 км. Вирусофорность клещей здесь тоже была значительно меньше, а изоляты удалось получить только в сезон 2010 г. и лишь с одного учётного маршрута. Расположенные недалеко друг от друга, но разделенные изрезанностью рельефа участки 43 и 47 км, имеют стабильно высокую численность переносчика на всех учётных маршрутах и практически не различаются по доле его зараженности ВКЭ. Однако жизнеспособный вирус ежегодно удавалось изолировать лишь с конкретных небольших участков на 43 км, которые, по всей вероятности, и являются ядром природного очага КЭ на обследуемой территории. Следует отметить важную роль самцов таёжного клеща в диссеминации ВКЭ. При практически равной их доле в сборах и гораздо большем количестве самок с выявленным антигеном вируса, изоляты на теплокровных животных значительно чаще удавалось получать из «самцовых» суспензий. Таким образом, многолетний мониторинг лесных массивов, примыкающих к Байкальскому тракту – направлению, активно используемому в туристических и рекреационных целях, – показал их значительную опасность с точки зрения заражения людей КЭ. Необходимо продолжить постоянный эколого-эпидемиологический контроль участков территории с доказанной эпидемиологической опасностью, а также расширить зону наблюдений на все точки, где фиксируется заражение людей трансмиссивными клещевыми инфекциями.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность бывшим и настоящим сотрудникам института М.А. Борзенко, Т.И. Борисовой, Д.Б. Вержуцкому, П.Е. Вершинину, М.О. Гориной, И.М. Морозову, А.Я. Никитину, А.В. Севостьяновой, Е.А. Сидоровой, Н.В. Яковщцу и др., в разные годы принимавшим участие в сборе клещей и пробоподготовке.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.Н. 1993. Система клещ-возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб., 203 с. [Alekseev A.N. 1993. Tick-tick-borne pathogen system and its emergent qualities. SPb., 203 p. (in Russian)].
- Алексеев А.Н. 2007. Современное состояние знаний о переносчиках клещевого энцефалита. Вопросы вирусологии 5: 21–26. [Alekseev A.N. 2007. Modern knowledge about tick-borne encephalitis vectors. Problems of virology 5: 21–26 (in Russian)].

- Атлас: Иркутская область (экологические условия развития). 2004. М., Иркутск, 90 с. [Atlas: Irkutsk Region (environmental developmental context). 2004. Moscow, Irkutsk, 90 p. (in Russian)].
- Атутова Ж.В. 2013. Современные ландшафты юга Восточной Сибири. Новосибирск, Академическое изд-во «Гео», 125 с. [Atutova Zh.V. 2013. Modern landscapes of the South of East Siberia. Novosibirsk, Academic publishing house "Geo", 125 p. (in Russian)].
- Бахвалова В.Н., Панов В.В., Чичерина Г.С. и др. 2011. Анализ параметров паразитарной системы клещевого энцефалита в окрестностях Новосибирска и их влияния на заболеваемость населения с 1980 по 2010 г. Современные аспекты природной очаговости болезней: материалы Всероссийской конф. с международным участием, посвящ. 90-летию ФБУН «Омский научно-исследовательский институт природноочаговых инфекций» Роспотребнадзора / Отв. ред. Н.В. Рудаков, В.К. Ястребов. Омск, ИЦ «Омский научный вестник»: 60–61. [Bahvalova V.N., Panov V.V., Chicherina G.S., et al. 2011. The analysis of the tick-borne encephalitis parasitic system parameters and their effect on human morbidity in Novosibirsk suburbs during 1980–2010. Modern aspects of natural focality of diseases. Omsk: 60. (in Russian)].
- Богомазова О.Л., Безгодов И.В., Успенский В.Б. и др. 2012. Результаты мониторинга природных очагов клещевых инфекций на западном побережье озера Байкал и острова Ольхон. Материалы X съезда ВНПОЭМП, М., 120 е. [Bogomazova O.L., Bezgodov I.V., Uspenskij V.B. et al. 2012. The results of tick-borne infections natural foci monitoring on the western Baikal coast and Olkhon Island. Materials of the X<sup>th</sup> Congress of the Russian Microbiologists Society. Moscow, 120 p. (in Russian)].
- Ботвинкин А.Д., Мельникова О.В., Данчинова Г.А. и др. 1996. Распределение инфицированных вирусом клещевого энцефалита клещей вдоль линейного учетного маршрута. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 24–28. [Botvinkin A.D., Mel'nikova O.V., Danchinova G.A. et al. 1996. The distribution of ticks, infected with tick-borne encephalitis virus, along the linear censuring route. Medical parasitology and parasitic diseases 3: 24–28].
- Васенин А.А. 1966. Вирусологическая и эпидемиологическая характеристика очага клещевого энцефалита в юго-западной части Иркутской области. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Томск, 23 с. [Vasenin A.A. 1966. Virological and epidemiological characteristics of the tick-borne encephalitis natural focus in southern-west part of Irkutsk region. Thesis for PhD degree. Tomsk, 23 p. (in Russian)].
- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А. 2015. Предварительные результаты изучения пространственной организации населения таёжного клеща *Ixodes persulcatus* по Байкальскому тракту (Южное Прибайкалье). Байкальский зоологический журнал 1 (16): 71–74. [Verzhutskij D.B., Verzhutskaya Yu.A. 2015. Preliminary results of the taiga tick *Ixodes persulcatus* spatial organization along Baikalsky road (Southern Pribaikalie). Baikal Zoological J. 1 (16): 71–74. (in Russian)].
- Вершинина Т.А., Вершинин А.А., Зазуля Г.Г. и др. 1991. Рекреационная, ландшафтно-эпидемиологическая характеристика пригородной зоны г. Иркутска. АН СССР СО Ин-т географии. Иркутск, Деп. в ВИНИТИ, № 4442-B91. [Vershinina T.A., Vershinin A.A., Zazulya G.G. et al. 1991. Recreational, landscape and epidemiological characteristics of the Irkutsk suburbs. The deposited Report N 4442-B91 of Institute of Geography USSR Academy of Sciences, Siberian branch. Irkutsk, 121 p. (in Russian)].
- Вирусология. Методы. 1988. Пер. с англ. Под ред. Б. Мейхи. М., Мир, 344 с. (Virology. A practical approach. 1985. Ed. by B.W.J Mahy. IRL Press, Oxford, Washington DC).
- Данчинова Г.А. 1990. Распределение иксодовых клещей в Предбайкалье. Успехи медицинской энтомологии и акарологии в СССР. Л.: 94–96. [Danchinova G.A. 1990. Prevalence of Ixodidae in Predbaikalie. The achievements of medical entomology and Acarology in the USSR. Leningrad, 94–96. (in Russian)].
- Данчинова Г.А. 2006. Экология иксодовых клещей и передаваемых ими возбудителей трансмиссивных инфекций в Прибайкалье и на сопредельных территориях. Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Иркутск, 45 с. [Danchinova G.A. 2006. The ecology of Ixodidae ticks and transmitted diseases in Pribaikalie and contiguous territories. Thesis for Dr of Science Degree. Irkutsk, 45 p. (in Russian)].

- Данчинова Г.А., Наумов Р.Л., Лопин В.В. 1989. Многолетние изменения заболеваемости населения клещевым энцефалитом в Иркутской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 62–65. [Danchinova G.A., Naumov R.L., Lopin V.V. 1989. Multy-year variations of the Irkutsk region population tick-borne encephalitis morbidity. Medical parazitology and parasitic diseases 1: 62–65. (in Russian)].
- Закс Л. 1976. Статистическое оценивание. М., Статистика, 598 с. [Zaks L. 1976. The statistical estimation. Moscow, 598 p. (in Russian)].
- Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И., Лев М.И. и др. 1988. Факторы, определяющие возможность заражения клещевым энцефалитом. Сообщение 2. Вирусоформность переносчика в среднетаежных лесах Хабаровского края. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 22–27. [Kovalevskij Yu.V., Korenberg E.I., Lev M.I. et al. 1988. Factors determining the possibility of tick-borne encephalitis infection. 2. The virus carriage of the vector in the central taiga forests of the Khabarovsk Territory. Medical parazitology and parasitic diseases 3: 22–27. (in Russian)].
- Коренберг Э.И. 1979. Биохорологическая структура вида (на примере таёжного клеща). М., Наука, 171 с. [Korenberg E.I. 1979. Biohorological structure of the species (in the case of taiga tick). Moscow, 171 p. (in Russian)].
- Коренберг Э.И., Баннова Г.Г., Ковалевский Ю.В. и др. 1988. Внутрипопуляционные различия инфицированности взрослых *Ixodes persulcatus* P. Sch. вирусом клещевого энцефалита и оценка его суммарного содержания в клещах. Вопросы вирусологии 4: 456–460. [Korenberg E.I., Bannova G.G., Kovalevskij Yu.V. et al. 1988. Intrapopulation differences of *Ixodes persulcatus* P. Sch. adult ticks infection with tick-borne encephalitis virus and estimation of the virus content. Problems of virology 4: 456–460 (in Russian)].
- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. 1981. Районирование ареала клещевого энцефалита. Итоги науки и техники: Медицинская география. ВИНТИ. М., 11, 148 с.
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М., 463 с. [Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Infections with Natural Focality transmitted by Ixodid ticks. Moscow, 463 p. (in Russian)].
- Коротков Ю.С. 2009. Экология таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930) в условиях изменения климата Евразии. Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М., 46 с. [Korotkov Yu.S. 2009. The taiga tick (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930) ecology in conditions of the chaging Eurasia climate. Thesis for Doctor of Sc. Degree. Moscow, 46 p. (in Russian)].
- Коротков Ю.С., Буренкова Л.А., Рукавишников М.Ю. и др. 2006. Вирусоформность голодных взрослых клещей *Ixodes persulcatus* в среднетаежных лесах Карелии (северо-запад Прионежья). Медицинская вирусология XXIII: 90–94. [Korotkov Yu.S., Burenkova L.A., Rukavishnikov M.Yu. et al. 2006. The density of tick-borne encephalitis virus infected unfed *Ixodes persulcatus* imago in middle taiga of Karelia (northern-west Prionezhie). Medical virology XXIII: 90–94. (in Russian)].
- Краминский В.А. 1973. Проблемы природной очаговости клещевого энцефалита в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Доклад ... докт. мед. наук. М., 94 с. [Kraminskij V.A. 1973. The problems of tick-borne encephalitis natural focality in the Eastern Siberia and the Far East. Thesis for Doctor of Sc. Degree. Moscow, 94 p. (in Russian)].
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М., Мир, 480 с. [T. Maniatis, E.F. Fritsch, J. Sambrook. 1982. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. Cold Spring Harbor, N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory, 545 p.].
- Мельникова О.В. 2018. Динамика паразитарной системы клещевого энцефалита в Прибайкалье и ее влияние на заболеваемость населения. Дис. ...докт. биол. наук. Иркутск, 294 с. [Mel'nikova O.V. 2018. The tick-borne encephalitis parasitic system dynamics in Pribaikalie and its effect on morbidity. Thesis for Doctor of Sc. Degree. Irkutsk, 294 p. (in Russian)].
- Мельникова О.В., Вершинин Е.А., Корзун В.М. и др. 2014. Применение ГИС-технологий в сравнительном анализе заболеваемости трансмиссивными клещевыми инфекциями (на примере города Иркутска). География и природные ресурсы 3: 164–172. [Mel'nikova O.V., Vershinin E.A., Korzun V.M., et al. 2014. Application of GIS technology in comparative analysis of tick-borne diseases incidence (the case of Irkutsk city). Geography and Natural Resources 3: 164–172. (in Russian)].

- Пеньевская Н.А. 2010. Оценка эффективности этиотропной профилактики инфекций, передающихся иксодовыми клещами: проблемы теории и практики. Омск, ИЦ «Омский научный вестник», 232 с. [Pen'evskaya N.A. 2010. The estimation of etiotropic prophylaxis of the tick-borne infections: theoretical and practical problems. Omsk, 232 p. (in Russian)].
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение. 1985. Л., Наука, 416 с. [Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Morphology, Systematics, Ecology, Medical importance. 1985. Leningrad, 416 p. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae (Фауна СССР. Паукообразные; IV (4)). Л., Наука, 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of subfamily Ixodinae (Fauna of USSR. Arachnoidea IV (4). Leningrad "Nauka", 396 p. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Ambliominae. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные; IV (5)). СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Ambliominae. (Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea IV (5). St. Petersburg "Nauka" Publishing house, 436 p. (in Russian)].
- Adelshin R.V., Melnikova O.V., Karan L.S., et al. 2015. Complete Genome Sequences of Four European Subtype Strains of Tick-Borne Encephalitis Virus from Eastern Siberia, Russia. Genome Announcements 3 (3). e00609-15.
- Alekseev A.N., Jensen P.M., Dubinina H.V. et al. 2000. Peculiarities of behavior of taiga (*Ixodes persulcatus*) and sheep (*Ixodes ricinus*) ticks (Acarina: Ixodidae) determined by different methods. Folia parasitologica 47: 147–153.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95–98.
- Korenberg E.I., Horáková M., Kovalevsky J.V., et al. 1992. Probability models of the rate of infection with tick-borne encephalitis virus in *Ixodes persulcatus* ticks. Folia parasitologica 39: 85–92.

## THE MULTI-YEAR MONITORING OF THE TICK–PATHOGEN SYSTEM IN NATURAL FOCI OF TICK-BORNE ENCEPHALITIS IN IRKUTSK SUBURBS

O. V. Mel'nikova, E. A. Vershinin, Yu. A. Verzhutskaya, V. M. Korzun,  
R. V. Adel'shin, Yu. N. Trushina, E. I. Andaev

**Keywords:** taiga tick *Ixodes persulcatus*, tick-borne encephalitis virus (TBEV), abundance, infection rate, isolates

### SUMMARY

During 15 seasons (2005–2019) monitoring of natural tick-borne encephalitis (TBE) foci state was held on several key plots of the popular recreational and touristic way Irkutsk–Baikal along the road 25K-011. The evidence of stable state of viral and vector populations was provided. High degree of diversity of the investigated plots by level of *Ixodes persulcatus* imago numbers and peculiarities of its multi-year and seasonal dynamics was shown. Spatial and temporal differences in ticks infection rate as well as lack of trend for the infection rate change during the observed period. The lack of correlation between multi-year abundance of the vector and its infection rate was found. The significant role of the taiga tick males in dissemination of the TBE virus has been highlighted.

УДК 578.895

**АНАЛИЗ НАХОДОК И ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ  
ИКСОДОВОГО КЛЕЩА *IXODES TRIANGULICEPS* VIRULA, 1895  
(IXODIDAE, IXODINAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ  
И НА ТЕРРИТОРИИ СОСЕДНИХ ЕВРОПЕЙСКИХ СТРАН**

© 2021 г. Д. С. Федоров<sup>а,\*</sup>, С. А. Леонович<sup>а,\*\*</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: den\_fedorov\_93@mail.ru

\*\* e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 26.03.2021 г.

После доработки 14.04.2021 г.

Принята к печати 20.04.2021 г.

В обзоре обобщены и проанализированы литературные данные о распространении и паразито-хозяйинных связях иксодового клеща *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 (Ixodidae) на Северо-Западе России и на территории сопредельных стран. Обсуждаются факторы среды обитания, основные и дополнительные хозяева, влияющие на численность клещей.

**Ключевые слова:** *Ixodes trianguliceps*, распространение, хозяева, Северо-Запад России

**DOI:** 10.31857/S0031184721030030

Интерес к исследованиям иксодовых клещей подсемейства Ixodinae вызван их важной ролью в качестве переносчиков таких трансмиссивных заболеваний, как вирусный клещевой энцефалит, клещевой боррелиоз (болезнь Лайма), бабезиоз и риккетсиозы. В природе естественными резервуарами возбудителей этих заболеваний являются дикие животные.

Хорошо изучена роль в передаче клещевых инфекций таких важных в медицинском и ветеринарном отношении видов, как европейский лесной, или собачий, клещ *Ixodes ricinus* (L., 1758) и таежный клещ *I. persulcatus* Schulze, 1930. Эти виды нападают на человека и домашних животных, заражая их возбудителями, полученными от диких животных. Инфицирование клещей возможно на личиночной и нимфальной стадиях. Некоторые патогены могут передаваться трансовариально, когда вылупившиеся из яиц личинки уже заражены патогеном.

Паразитизм клеща *I. trianguliceps* Birula, 1895 характеризуется интересной и важной особенностью. В отличие от клещей *I. ricinus* и *I. persulcatus*, он не нападает на человека и домашних животных и никак с ними не контактирует. Его жизненный цикл на всех фазах развития связан с мелкими млекопитающими (Estrada-Peña et al., 2017). Можно предположить, что этот клещ имеет определенное значение в качестве дополнительного переносчика и природного резервуара патогенов.

Ареал клеща *I. trianguliceps* на значительных пространствах совпадает с областью распространения природных очагов ряда трансмиссивных инфекций, передаваемых иксодовыми клещами. К примеру, зараженность *I. trianguliceps* боррелиями была показана для нимф, собранных с мелких млекопитающих в горно-таежных лесах Пермского края (Горелова и др., 1996). Присутствие боррелий было обнаружено примерно у 10 % исследованных особей *I. trianguliceps*, собранных с мелких млекопитающих во Франции (Doby et al., 1990). Отмечалась практически 100 % зараженность боррелиями нимф и личинок *I. trianguliceps*, что было установлено при их обследовании на территории Новгородской обл. (Григорьева, Третьяков, 1998).

Мелкие млекопитающие считаются резервуарными хозяевами для возбудителя гранулоцитарного анаплазмоза человека, вызываемого бактерией *Anaplasma phagocytophilum* (Foggie, 1949). Было установлено, что клещ *I. trianguliceps* участвует в циркуляции анаплазм на территории Европы (Matei et al., 2019). Так, *A. phagocytophilum* была выявлена у 15,2 % напивавшихся особей *I. trianguliceps* в Восточной Словакии (Blaňarová et al., 2014).

Доказаны инфицирование личинок *I. trianguliceps* простейшим *Babesia microti* (Франца, 1912) и роль этого вида клещей в распространении бабезиоза в Великобритании (Hussein, 1980). Согласно результатам, полученным при проведении ПЦР, у 11,8 % (от общего числа исследованных) личинок *I. trianguliceps*, прокормителями которых были красная и рыжая полевки, установлено наличие бабезий (Самохвалов и др., 2010).

Патогены *Anaplasma phagocytophilum* и *Babesia microti* были выделены из рыжих полевок, на которых питался *I. trianguliceps* в Центральной Финляндии (Cayol et al., 2018).

Однако вопрос о возможном участии клеща *I. trianguliceps* в носительстве вируса клещевого энцефалита остается нерешенным на протяжении длительного времени (Малюшина, Катин, 1965).

Выявление у *I. trianguliceps* опасных для человека патогенов, обнаруженных в основных переносчиках на Северо-Западе России (*I. ricinus* и *I. persulcatus*), позволило бы выяснить роль этого вида в циркуляции возбудителей в природных очагах трансмиссивных болезней.

Данный обзор обобщает информацию о находках иксодового клеща *I. trianguliceps* Birula, 1895 с целью оценки степени изученности и постановки очередных задач исследований данного вида на Северо-Западе России и на сопредельных территориях.



*Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 – треххозяинный иксодовый клещ подрода *Exorpalpiger* Schulze, 1935 (Филиппова, 1977). Это единственный широко распространенный вид подрода *Exorpalpiger* в фауне Палеарктики, чей ареал простирается от Испании и Италии на юге и западе, до Алтайского края на востоке и юга Карелии на севере. Непрерывные участки ареала *I. trianguliceps* приурочены к послеледниковым лесам от подзоны южной тайги до зоны широколиственных лесов (Филиппова, 2011). Значительная протяженность ареала *I. trianguliceps* обусловлена тем, что основными хозяевами клеща на всех активных фазах жизненного цикла являются мелкие млекопитающие, главным образом бурозубки и мышевидные грызуны (Cotton, Watts 1967; Randolph 1975a, 1975b), фоновые виды-убиквисты которых населяют лесные и лесостепные биотопы.

Клещ *I. trianguliceps* относится к видам, которые на всех фазах развития нападают на хозяина с поверхности почвы (Леонович, 2015). Следовательно, наличие хорошо развитой почвенной подстилки имеет принципиальное значение для обитания этого вида. Определение, что *I. trianguliceps* – клещ-немобионт, пастбищно-подстерегающий паразит, по старой терминологии, – на данный момент не однозначно. По некоторым данным, контакт с хозяином происходит не только на открытом пространстве, но и в ходах нор хозяев. Подробнее это будет обсуждено ниже.

Места находок *I. trianguliceps* на территории Северо-Запада России включают территорию Карелии, Санкт-Петербурга и Ленинградской обл., а также Новгородской обл. Данных об обнаружении этого клеща на территории Псковской и Вологодской областей мы не имеем. На сопредельных территориях *I. trianguliceps* отмечается в Финляндии, Норвегии, Швеции, Эстонии, Латвии и Литве.

#### НАХОДКИ *I. TRIANGULICEPS* НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ И НА ПОГРАНИЧНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

##### **Карелия**

Клещ *I. trianguliceps* был обнаружен в тасжных биотопах на юге Карелии. В окрестностях д. Малая Гомсельга (Кондопожский р-н) производили отлов мелких млекопитающих на участках естественного лесовосстановления после рубок. Четыре участка, где изучали численность *I. trianguliceps* и мелких млекопитающих, различались растительным составом (Беспятова, Бугмырин, 2014). Были показано, что на антропогенно трансформированных территориях основными хозяевами личинок и нимф *I. trianguliceps* являются обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) и рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)), а хозяином взрослых особей клещей является только рыжая полевка. Эти доминирующие виды прокармливали 94.5 % всех собранных клещей *I. trianguliceps*. В процессе лесовозобновления происходило изменение численности клеща, а также роли видов хозяев в его прокормлении. Всего авторами

было собрано 697 экз. *I. trianguliceps*. На 1-м участке (вырубка 7+ лет) было отловлено 99 клещей, на 2-м участке (вырубка 12+) – 160 экз., на 3-м участке (древесный молодняк) – 121 экз., на 4-м участке (вторичный смешанный лес 80+) – 317 особей (Беспятова, Бугмырин, 2014). Таким образом, при возобновлении лесного биотопа и формировании почвенной подстилки и листового опада происходит заселение этого биотопа мелкими млекопитающими. К тому же процессы лесовозобновления способствовали росту видового разнообразия мелких млекопитающих (Курхинен и др., 2006). В итоге численность нимф и взрослых клещей постоянно росла, достигнув пика численности во вторичном смешанном лесу. Роль основных хозяев в прокармливании разных видов клещей изменялась по мере восстановления леса в зависимости от трофности и влажности участков. Роль обыкновенной бурозубки в прокармливании личинок и нимф клещей на разных участках вторичной сукцессии от открытой вырубки до вторичного смешанного леса уменьшилась для *I. trianguliceps* почти в 10 раз. Прокармливание взрослой фазы развития *I. trianguliceps* отмечено только на рыжей полевке, значение которой как прокормителя возрастала по мере трансформации лиственного молодняка во вторичный смешанный лес (Беспятова, Бугмырин, 2015).

Было также показано, что численность *I. trianguliceps* и приуроченность отдельных популяционных групп иксодовых клещей варьировали в зависимости от типа биотопа (Беспятова и др., 2019). В более увлажненном биотопе – лиственном лесу – клещ *I. trianguliceps* находил более благоприятные условия для обитания, и численность каждой активной фазы развития на мелких млекопитающих была максимальной. Там, как и в смешанном лесу, доминировала рыжая полевка, и она и прокармливала большую часть всех активных фаз развития клеща. Таким образом, численность, видовой состав и размещение отдельных популяционных групп *I. trianguliceps*, паразитирующих на мелких млекопитающих, изменялась в зависимости от типа лесного биотопа, определявшего как состав и численность иксодовых клещей на разных фазах их развития, так и их хозяев.

Таким образом, в условиях Карелии смешанный лес является одним из типичных и наиболее благоприятных местообитаний для *I. trianguliceps*.

### Санкт-Петербург

Для оценки численности клещей на озелененных территориях Санкт-Петербурга был взят такой показатель как плотность клещей – число клещей, приходящихся на одну особь мелких млекопитающих (Tretyakov, 2009). Наибольшая численность клещей была отмечена в сборах, полученных при отлове мелких млекопитающих в Удельном парке и Ржевском лесопарке. В Удельном парке были пойманы обыкновенная бурозубка и полевая мышь (*Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)), при этом количество зверьков на 100 ловушко-суток составило 10.4 и 6.3, соответственно, а суммарная плотность клещей в итоге составила 2.18. Важную роль, которую играет полевая мышь в питании клеща

*I. trianguliceps*, автор объясняет достаточно высокой численностью этого вида грызунов в Удельном парке. В Ржевском лесопарке тот же самый показатель составил 2.55. Здесь были добыты (на 100 ловушко-суток) обыкновенная бурозубка – 5.9 зверьков, малая бурозубка (*S. minutus* L., 1766) – 1 зверек, средняя бурозубка (*S. caecutiens* Laxmann, 1788) – 0.2 зверька, рыжая полевка – 1.9 зверьков и обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* (Pallas, 1778)) – 0.2 зверька. В лесах у железнодорожной станции Морская, в окрестностях Северного и Южного кладбищ, в Шунгеровском и Юнтоловском лесопарках индекс обилия *I. trianguliceps* был гораздо ниже (Tretyakov, 2009).

Здесь в связи с вышесказанным следует добавить, что *I. trianguliceps* на этих территориях встречается совместно с другими видами рода *Ixodes*, в частности на одной и той же особи хозяина. К примеру, в Юнтоловском парке этот вид был обнаружен на одной и той же особи хозяина вместе с *I. apronophorus* Schulze, 1924 – также паразитом мелких млекопитающих; на Южном кладбище, в Шунгеровском, Ржевском, Невском лесопарках, ж.-д. пл. Морская – вместе с *I. persulcatus*. В лесу, окружающем оз. Сестрорецкий Разлив, наблюдалось совместное питание на лесной мыши сразу трех видов клещей – *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. trianguliceps* (Медведев и др., 2009).

Древесные массивы, расположенные у ж. пл. Морская и на периферии Северного и Южного кладбищ, Шунгеровский и Ржевский лесопарки, Павловский парк представляют собой обширные, местами заболоченные, сосновые леса с обильной растительностью. Для ряда лесных массивов сохраняется возможность обмена фауной с пригородными лесами и после строительства кольцевой автодороги (Tretyakov et al., 2012). Однако внутригородские Удельный и Юнтоловский лесопарки, парк «Сосновая поляна» окружены кварталами города или пригородной застройкой, и такая связь с лесами Ленинградской обл. существенно затруднена.

### Ленинградская область

Для территории Ленинградской обл. наиболее полные данные о распространении *I. trianguliceps* были собраны с 1964 по 1974 г. (Сухомлинова, 1977). В общей сложности было добыто 2070 экз. иксодовых клещей разных видов, из которых *I. trianguliceps* составлял 427 экз. (20.7 %). Этот вид был обнаружен в ходе вылова мелких млекопитающих на территории 14 из 16 обследованных районов Ленинградской обл. Исходя из данных табл. 1, представленной в работе Сухомлиновой (1977), наиболее высокое количество особей на всех стадиях жизненного цикла было добыто в Тосненском (216 экз.), Выборгском (58 экз.) и Гатчинском (41 экз.) районах. Эти территории Ленинградской обл. характеризуются наличием большой площади смешанных лесов и, как следствие, подходящими условиями для обитания мелких млекопитающих и их паразитов. Отловы продемонстрировали, что, как и на многих других близлежащих территориях, многочисленная и широко распространенная рыжая полевка – основной хозяин. С этого вида хозяев было снято 72.3 % всех клещей *I. trianguliceps*.

Данные сборов на территории лесонасаждений Санкт-Петербурга и Ленинградской обл. выявили факты совместного паразитирования двух или трех разных видов иксодовых клещей на одной особи хозяина в разных сочетаниях. Это справедливо также и для клещей, обитающих в других регионах ареала. Достаточная численность хозяев, крупные размеры тела хозяев в сравнении с размерами самих паразитов и, наконец, недолгий по сравнению с другими группами эктопаразитов период прикрепления на теле хозяина позволяют избегать конкуренции.

### Новгородская область

Чудовский р-н Новгородской обл. расположен в умеренной климатической зоне с равнинным рельефом, где преобладают низменные, преимущественно плоские, в некоторых местах заболоченные равнины. Значительная часть мест сборов клещей покрыта лесами, в которых наряду с елью и сосной широко представлены лиственные породы.

В окрестностях с. Оскуй с каждого экземпляра пойманных животных проводили сбор всех особей эктопаразитов, что позволило оценить их видовое разнообразие, численность в микросообществах и величину паразитарного груза (Балашов и др., 2003; Балашов, 2004).

Данные отлова в этой местности продемонстрировали следующее: у нимф *I. trianguliceps* активность продолжается при теплой погоде всю осень, а у личинок даже может быть круглогодичной; пики численности личинок *I. trianguliceps* на хозяевах приходятся на конец лета и осень, а у нимф – на весну и лето.

В процессе исследований были отловлены 265 особей малой бурозубки, с которых было собрано 679 экз. эктопаразитов, принадлежащих к 13 видам. Результаты отлова показали, что клещ *I. trianguliceps* – самый распространенный эктопаразит малой бурозубки. На малой бурозубке большая часть клещей (423 экз.) относилась к виду *I. trianguliceps*. Это значительно превышало количество особей таежного клеща на этом виде хозяина (Третьяков, 2017). *I. trianguliceps* также отмечался как один из основных паразитов обыкновенной бурозубки (Балашов и др., 2003). В частности, с 1284 зверьков обыкновенной бурозубки, добытых с 1999 по 2004 г., всего было снято 984 экз. *I. trianguliceps*. Большую часть из них (872 экз.) составляли личинки (Балашов, 2004). Большая же часть взрослых клещей *I. trianguliceps* была собрана с рыжей полевки. За тот же период времени исследований был отловлен 2021 экз. рыжей полевки, на котором были обнаружены 39 питающихся самок *I. trianguliceps*. Отдельные самки *I. trianguliceps* были сняты с лесной мыши (*Apodemus uralensis* (Pallas, 1811)) (Балашов, 2004).

При этом роль основных хозяев в прокармливании личинок и нимф клещей менялась в зависимости от трофности почвы и влажности разных местообитаний. Наиболее высокий показатель прокармливания личинок *I. trianguliceps* был отмечен в мезофильных

местообитаниях: в ельнике и на вырубке вблизи ельника, т.е. там, где была выявлена наиболее высокая численность обыкновенной бурозубки (Григорьева, Третьяков, 1998).

### Финляндия

В Финляндии была изучена сезонная приуроченность клещей *I. trianguliceps* и *I. ricinus* на рыжих полевках и растительности (Siukkola, 2014; Cayol et al., 2018). Полевые исследования проводились в Центральной Финляндии с мая по сентябрь на 16 участках в районе г. Йювяскюля. Все участки представляли собой лесные массивы, в большинстве из которых преобладали ели или смешанные леса с елью, сосной и березами. На двух участках в лесу преобладала сосна. Восемь участков располагались вблизи города, тогда как остальные восемь, не урбанизированных, находились вдалеке от населенного пункта. Все выбранные участки представляли собой благоприятные места для обитания рыжей полевки.

В ходе отлова рыжих полевок с пойманных грызунов были сняты в целом 961 экз. *I. trianguliceps* и 333 экз. *I. ricinus*. Большая часть полевок (52.2 %) была заражена клещом *I. trianguliceps*, небольшое количество (19.7 %) было заражено клещом *I. ricinus*. При этом нельзя точно сказать, была ли здесь численность *I. trianguliceps* выше, чем численность *I. ricinus*, поскольку последний был собран и с растительности. Но можно сделать вывод о том, что высокая численность рыжей полевки, ненарушенная почвенная подстилка и невысокий антропогенный пресс в целом создают достаточно благоприятные условия для обитания *I. trianguliceps* на данной территории.

В Восточной Финляндии, на границе с российской территорией Карелии, в районе научно-исследовательской станции Мекриярви и муниципалитета Кухмо, проводили исследования таежного клеща (Bugmyrin et al., 2011). При этом с 45 мелких млекопитающих (16 особей обыкновенной бурозубки, 24 особи рыжей полевки и одна пашенной полевки (*Microtus agrestis* (L., 1761))) было снято 13 нимф и 16 личинок иксодовых клещей, из которых 6 личинок и 11 нимф были *I. trianguliceps*. Важно подчеркнуть, что *I. trianguliceps* был известен из Финляндии и ранее (Ulmanen, 1972).

### Норвегия

В Норвегии также недавно (Mysterud et al., 2015) были исследованы виды иксодовых клещей, паразитирующие на грызунах и бурозубках. Район исследования расположен в западной части южной Норвегии, в муниципалитетах Фёрде и Аскволл в губернии Вестланн, недалеко от городка Фёрде. Здесь на южных склонах гор преобладали смешанные березово-ольховые леса с выраженным травянистым ярусом. На других участках преобладали сосна и ель.

На грызунах были обнаружены клещи *I. ricinus* и *I. trianguliceps*, названные авторами “generalist” и “specialist”, соответственно, эти определения отражают характер специализации клещей на хозяевах. В результате сборов отловлено 359 особей мелких млекопитающих. С них снято 1106 экз. клещей *I. ricinus*, а также 737 экз.

*I. trianguliceps* (40.4 %). Среди особей *I. trianguliceps* личинки составляли 91.2 %, нимфы – 8.7 %, взрослые самки – 0.1 %. Большая часть (64.9 %) личинок *I. trianguliceps* снята с обыкновенной бурозубки, которая имела наиболее высокую численность. Меньшая часть (10 %) снята с европейской мыши (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)) и рыжей полевки (9.5 %). При этом отдельные особи европейской мыши и рыжей полевки имели более высокую интенсивность заражения, чем обыкновенная бурозубка. Малая бурозубка имела значительно более низкую интенсивность заражения, чем остальные виды мелких млекопитающих.

### Литва

В работе, посвященной уточнению видового состава фауны иксодовых клещей, их распространению и хозяевам в балтийских странах (Paulauskas et al., 2010), рассмотрены находки *I. trianguliceps* в Литве. На юго-западе Литвы местами сборов являлись смешанные и лиственные леса. Особенно заслуживают внимания находки в Юрбаркском р-не. Здесь пойманные 44 особи рыжей полевки прокармливали 326 клещей, из которых 243 были личинками, а 83 – нимфами. Пойманные 23 особи желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)) прокармливали только 11 клещей, из которых 7 были личинками и 4 – нимфами. В Лаздийском р-не на 47 зверьках рыжей полевки обнаружена только одна личинка *I. trianguliceps*. С 19 особей желтогорлой мыши снято 12 клещей, из которых 11 личинок и одна нимфа, соответственно. Во время сборов на востоке Литвы (окрестности д. Скайдишкес в Вильнюсском р-не) на 205 зверьках рыжей полевки найдено 29 клещей (13 личинок, 15 нимф и одна взрослая особь). На 87 зверьках желтогорлой мыши обнаружены 6 клещей (3 личинки, 2 нимфы и одна взрослая особь). На северо-востоке Литвы (окрестности Дусетоса, Зарасайский р-н) на 37 зверьках обыкновенной полевки обнаружены 7 личинок *I. trianguliceps*. В других районах Литвы на пойманных мелких млекопитающих *I. trianguliceps* не выявлен. Клещ *I. trianguliceps* также отмечался на территории Латвии (Grīnbergs, 1966; Salmane, 2012), Эстонии (Korenberg, Lebedeva, 1969) и на большей части территории Швеции (Jaenson et al., 1994). Однако сведения о находках клеща *I. trianguliceps* в Эстонии и Латвии ограничиваются констатацией факта без конкретных сведений о сборах (см. Salmane, 2012).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Северо-Запада России разные виды бурозубок и среди них, в особенности, обыкновенная бурозубка, а также рыжая полевка служат одними из основных прокормителей личинок и нимф клеща *I. trianguliceps*. Значимую роль в питании *I. trianguliceps* играют некоторые виды лесных и полевых мышей рода *Apodemus*. Данный вывод согласуется с данными по ареалу *I. trianguliceps* в целом (Филиппова, 1977).

Согласно приведенным данным для обитания клеща *I. trianguliceps* смешанные и широколиственные леса более благоприятны, чем хвойные. Однако определяющим



фактором для поддержания стабильной численности этого вида является наличие хорошо развитой почвенной подстилки. На урбанизированных территориях, где сильно нарушен естественный слой почвы, *I. trianguliceps* найден не был.

Клещ *I. trianguliceps* считается немобионтом с точки зрения места контакта с хозяином (Филиппова, 1977; Леонович, 2019). Однако, на наш взгляд, вопрос о том, характерен ли для непаразитических стадий этого клеща гнездо-норный или открытый (пастбищный) тип обитания и, соответственно, нападения на хозяина, не следует считать окончательно решенным. Описанные в литературе случаи находок личинок и нимф в течение года (в том числе и зимой) (Арзамасов, 1963) косвенно свидетельствуют о том, что особи *I. trianguliceps* в активном состоянии могут находиться в микропорах поверхности ходов нор своих хозяев и нападать на хозяев оттуда. Так или иначе, этот вопрос требует дальнейших проверок и уточнений.

Возможно, новые данные об этом древнем виде позволят прояснить вопрос о становлении гнездо-норового паразитизма у иксодовых клещей, предки которых эволюционировали от свободноживущих немобионтов, а не от нидиколов (Леонович, 2005).

Несмотря на то, что *I. trianguliceps* известен своей специализацией на мышевидных грызунах и буроzubках (что наглядно подтверждается находками на рассмотренных выше территориях), он также был обнаружен и на не типичных для себя хозяевах. Уже ранее было известно о единичных находках клеща на птицах и даже на живородящей ящерице (Филиппова, 1977).

Обсуждая сведения о новых находках, следует упомянуть и другой единственный отмеченный случай присутствия *I. trianguliceps* на нетипичном для него хозяине. Речь идет о находке одной личинки клеща на одной особи летучей мыши – большой ночницы (*Myotis myotis* Borkhausen, 1797) – в Нижнесилезском воеводстве на юго-западе Польши (Siuda et al., 2009). Как было прокомментировано самими авторами, этот вид летучих мышей питается с земли, прежде всего, нелетающими наземными членистоногими, особенно жуками из сем. Carabidae, и, следовательно, единственный способ контакта летучей мыши с *I. trianguliceps* возможен с поверхности почвы. Справедливости ради следует сказать, что этот факт говорит в пользу мнения Филипповой (1977) о пастбищном типе обитания *I. trianguliceps*, ибо очевидно, что контакт с летучей мышью в гнезде у него маловероятен. Подобные случаи паразитизма *I. trianguliceps* на нетипичных хозяевах рассматриваются как исключение. Однако можно также предположить, каким образом может происходить постепенное расширение круга хозяев *I. trianguliceps*. В относительно стабильных условиях этот процесс, вероятно, будет происходить очень медленно, но в случае резких изменений условий своего обитания есть вероятность, что клещ со временем освоит новый круг хозяев или, как минимум, расширит его другими видами из других крупных таксономических групп – например, из числа видов птиц и рептилий или рукокрылых.



В большинстве работ, посвященных сборам эктопаразитов с мелких млекопитающих, *I. trianguliceps* просто упоминается. Его значение как потенциального переносчика, как правило, вообще не рассматривается, поскольку остается практически неизученным. В редких случаях в организме этого вида клещей выявлены только отдельные возбудители инфекций. Для выяснения роли этого уникального вида клещей в циркуляции и сохранении возбудителей в природных очагах инфекций необходимы дальнейшие исследования.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзамасов И.Т. 1963. Эктопаразиты грызунов. В кн.: Арзамасов И.Т. (ред.) Фауна и экология паразитов грызунов. Минск, Наука и техника, 138–235. [Arzamasov I.T. 1963. Ektoparazitizy grysunov. Fauna i ekologiya parazitov grysunov. Minsk, Nauka i tekhnika, 138–235. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 2004. Структура сообществ паразитических членистоногих мелких лесных млекопитающих. Паразитология 38 (6): 481–491. [Balashov Yu.S. 2004. Structure of parasitic arthropod communities in forest small mammals. Parazitologiya 38 (6): 481–491. (in Russian)].
- Балашов Ю.С., Бочков А.В., Вашенко В.С., Третьяков К.А. 2003. Структура и сезонная динамика сообщества эктопаразитов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в Ильмень-Волховской низине. Паразитология 37 (6): 443–455. [Balashov Yu.S., Bochkov A.V., Vashchonok V.S., Tretyakov K.A. 2003. Structure and seasonal dynamics of ectoparasite community of the common shrew *Sorex araneus* in the Ilmen'Volkhov lowland. Parazitologiya 37 (6): 443–455. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2014. Численность *Ixodes trianguliceps* (Acari: Ixodidae) и роль разных видов мелких млекопитающих в его прокармливании при лесовозобновлении в таежных экосистемах. Актуальные вопросы ветеринарной биологии 21 (1): 40–46. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2014. *Ixodes trianguliceps* (Acari: Ixodidae) abundances and the role of different small mammal species as its hosts in the course of reforestation in boreal ecosystems. Actual questions of veterinary biology 21 (1): 40–46. (in Russian)]
- Беспятова, Л.А., Бугмырин С.В. 2015. Иксодовые клещи (Parasitiformes: Ixodidae) мелких млекопитающих при лесовозобновлении в таежных экосистемах европейского севера. Паразитология 49 (5): 376–390. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2015. Ixodid ticks (Parasitiformes: Ixodidae) from small mammals in deforested boreal habitats in the Northern European Russia. Parazitologiya 49 (5): 376–390. (in Russian)]
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Кутенков С.А., Никонорова И.А. 2019. Численность иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) на мелких млекопитающих в лесных биотопах среднетаежной подзоны Карелии. Паразитология 53 (6): 463–473. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Kutenkov S.A., Nikonorova I.A. 2019. The abundance ixodid ticks (Acari: Ixodidae) on small mammals in forest biotopes of the middle taiga subzone of Karelia. Parazitologiya 53 (6): 463–473. (in Russian)]
- Горелова Н.Б., Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., Постик Д., Барантон Г. 1996. Изоляция боррелий от клеща *Ixodes trianguliceps* (Ixodidae) и возможное значение этого вида в эпизоотологии иксодовых клещевых боррелиозов. Паразитология 30 (1): 13–18. [Gorelova N.B., Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V., Postic D., Baranton G. 1996. Isolation of borrelia from the tick *Ixodes trianguliceps* (Ixodidae) and the significance of this species in epizootology of Ixodid tick-borne borellioses. Parazitologiya 30 (1): 13–18. (in Russian)].
- Григорьева Л.А., Третьяков К.А. 1998. Особенности паразитарной системы иксодовые клещи-боррелии-мелкие млекопитающие на Северо-Западе России. Паразитология 32 (5): 422–430. [Grigoryeva L.A., Tretyakov K.A. 1998. Peculiarity of parasitic system Ixodid ticks-Borreliia-Micromammalia in the North-West of Russia. Parazitologiya 32 (5): 422–430. (in Russian)].
- Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных ландшафтов. Москва, Наука, 208 с. [Kurkhinen Yu.P., Danilov P.I., Ivanter E.V. 2006. Mlekopitayushchie Vostochnoj Fennoskandii v usloviyah antropogennoj transformacii taezhnyh landshaftov. Moskva, Nauka, 208. (in Russian)].

- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб., Наука, 232 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites, SPb., Nauka, 232 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2015. Поисковое поведение иксодовых клещей (Ixodidae) в онтогенезе. Паразитология 49 (4): 273–288. [Leonovich S.A. 2015. Questing behavior of hard ticks (Ixodidae) in ontogenesis. Parazitologiya 49 (4): 273–288. (in Russian)]
- Леонович С.А. 2019. О типах паразитизма иксодовых клещей (Ixodidae). Паразитология 53 (5): 416–420. [Leonovich S.A. 2019. Types of parasitism of hard ticks (Ixodidae). Parazitologiya 53 (5): 416–420. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719050053>
- Малюшина Е.П., Катин А.А. 1965. О выделении вируса клещевого энцефалита из клещей *Ixodes trianguliceps* Bir. Актуальные проблемы вирусных инфекций. М. 135–136. [Malyushina E.P., Katin A.A. 1965. O vydelenii virusa kleshchevogo encefalita iz kleshchej *Ixodes trianguliceps* Bir. Aktual'nye problemy virusnyh infektsiy. M., 135–136. (in Russian)]
- Медведев С.Г., Третьяков К.А., Тронин А.А., Теплякова Т.Е., Айбулатов А.В. 2009. Кровососущие насекомые и иксодовые клещи лесонасаждений в окрестностях Санкт-Петербурга. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии 187: 199–207. [Medvedev S.G., Tretyakov K.A., Tronin A.A., Teplyakova T.E., Ajbulatov A.V. 2009. Krovososushchie nasekomye i iksodovye kleshchi lesonasazhdenij v okrestnostyah Sankt-Peterburga. Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhniceskoj akademii 187: 199–207. (in Russian)]
- Самохвалов М.В., Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.П., Морозов А.В., Кузиков И.В., Шефтель Б.П. 2010. Мелкие млекопитающие как возможные резервуарные хозяева *Babesia microti* на Среднем Урале. Зоологический журнал 89 (1): 101–105. [Samokhvalov M.V., Kovalevskii Yu.V., Korenberg E.I., Morozov A.V., Kuzikov I.V., Sheftel B.I. 2010. Small mammals as possible reservoir hosts of *Babesia microti* in the Middle Urals. Zoologicheskij zhurnal 89 (1): 101–105. (in Russian)]
- Сухомлинова. О.И. 1977. К экологии иксодовых клещей мелких млекопитающих Ленинградской области. Паразитология 11 (5): 436–441. [Sukhomlinova O.I. 1977. On the ecology of ixodid ticks from small mammals of Leningrad region. Parazitologiya 11 (5): 436–441 (in Russian)]
- Третьяков К.А. 2017. Структура и сезонная динамика сообщества эктопаразитов малой бурозубки (*Sorex minutus*) на территории Ильмень-Волховской низины. Паразитология 51 (5): 428–435. [Tretyakov K.A. 2017. Structure and seasonal dynamics of ectoparasite community on the pygmy shrew *Sorex minutus* in the North of Ilmen-Volkhov lowland. Parazitologiya 51 (5): 428–435 (in Russian)]
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л., Наука, т. 4, вып. 4, 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of the subfamily Ixodinae. Fauna of USSR, Leningrad, Nauka, V. 4, № 4, 396 pp. (in Russian)]
- Филиппова Н.А. 2011. Особенности биоразнообразия европейской фауны иксодовых клещей (Acari, Ixodidae) как переносчиков возбудителей природноочаговых болезней. Паразитология 45 (3): 161–181. [Filippova N.A. 2011. Characteristic features of biodiversity in European ixodid ticks (Acari: Ixodidae) as vectors of diseases with natural foci. Parazitologiya 45 (3): 161–181. (in Russian)]
- Blaňarová L., Stanko M., Carpi G., Miklisová D., Vichová B., Mošanský L., Bona M., Derdáková M. 2014. Distinct *Anaplasma phagocytophilum* genotypes associated with *Ixodes trianguliceps* ticks and rodents in Central Europe. Ticks and Tick-borne Diseases 5(6): 928–938. doi:10.1016/j.ttbdis.2014.07.012
- Bugmyrin S., Hokkanen T.J., Romanova L., Bespyatova L., Fyodorov F., Burenkova L., Yakimova A., Ieshko E. 2011. *Ixodes persulcatus* (Schulze 1930) (Acari: Ixodidae) in eastern Finland. Entomologica Fennica 22 (4): 268–273. doi:10.33338/ef.84556
- Cayol C., Jääskeläinen A., Koskela E., Kyröläinen S., Mappes T., Siukkola A., Kallio E.R. 2018. Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. Scientific Reports 8 (16660). doi:10.1038/s41598-018-35031-0
- Cotton M.J., Watts C.H.S. 1967. The ecology of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula (Arachnida; Acarina; Ixodoidea). Parasitology 57 (3): 525–531. doi:10.1017/S0031182000072401
- Doby J.M., Bigaignon G., Launay H., Costil C., Lorvellec O. 1990. Presence of *Borrelia burgdorferi*, agent of tick spirochaetosis, in *Ixodes (Exopalgiger) trianguliceps* Birula, 1895 and *Ixodes (Ixodes) acuminatus* Neumann, 1901 (Acari: Ixodidae) and in *Ctenophthalmus baeticus arvernus* Jordan, 1931 and *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909) (Insecta: Siphonaptera), ectoparasites of small mammals in forests in western France. Bulletin de la Société Française de Parasitologie 8 (2): 311–322.

- Estrada-Peña A., Mihalca A.D., Petney D. 2017. Ticks of Europe and North Africa. A guide to species identification. Springer International Publishing, 404 pp. doi:10.1111/mve.12410
- Grinbergs A. 1966. Zooparazitoloģiskie faktori ērču encefālīta epidemioloģijā Latvijas PSR (Zooparasitological factors of tick-borne encephalitis in Latvian SSR). Doctoral Thesis. Rīga, Latvijas Universitāte, 204 pp. (in Latvian).
- Hussein H.S. 1980. *Ixodes trianguliceps*: seasonal abundance and role in the epidemiology of *Babesia microti* infection in north-western England. Annals of Tropical Medicine and Parasitology 74 (5): 531–539. doi:10.1080/00034983.1980.11687381
- Jaenson T.G., Tälleklint L., Lundqvist L., Olsen B., Chirico J., Mejlon H. 1994. Geographical distribution, host associations, and vector roles of ticks (Acari: Ixodidae, Argasidae) in Sweden. Journal of Medical Entomology 31 (2): 240–256. doi: 10.1093/jmedent/31.2.240
- Korenberg E.I., Lebedeva N.N. 1969. Distribution and some general features of the ecology of *Ixodes trianguliceps* Bir. in the Soviet Union. Folia Parasitologica 16 (2): 143–152.
- Matei I. A., Estrada-Peña A., Cutler S., Vayssier-Taussat M., Varela-Castro L., Potkonjak A., Zeller H., Mihalca A.D. 2019. A review on the eco-epidemiology and clinical management of human granulocytic anaplasmosis and its agent in Europe. Parasites and Vectors 12 (Art. 599). doi: 10.1186/s13071-019-3852-6
- Mysterud A., Byrkjeland R., Qviller L., Viljugrein H. 2015. The generalist tick *Ixodes ricinus* and the specialist tick *Ixodes trianguliceps* on shrews and rodents in a northern forest ecosystem – a role of body size even among small hosts. Parasites & Vectors 8: 639. doi: 10.1186/s13071-015-1258-7
- Paulauskas A., Radzievskaja A., Turčinavičienė J., Ambrasienė D., Galdikaitė E. 2010. Data on some Ixodid tick species (Acari, Ixodidae) in the Baltic countries. Naujos ir retos Lietuvos vabzdžių rūšys 22: 43–51.
- Randolph S.E. 1975a. Patterns of distribution of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula on its hosts. Journal of Animal Ecology 44 (2): 451–474. doi: 10.2307/3606
- Randolph S.E. 1975b. Seasonal dynamics of a host-parasite system: *Ixodes trianguliceps* (Acarina: Ixodidae) and its small mammal hosts. Journal of Animal Ecology 44 (2): 425–449. doi: 10.2307/3605
- Salmane I. 2012. Ticks (Acari, Ixodida: Ixodidae and Amblyomidae) of Latvia. Latvijas Entomologs 51: 153–155.
- Siuda K., Stanko M., Piksa K., Górz A. 2009. Ticks (Acari: Ixodida) parasitizing bats in Poland and Slovakia. Wiadomości Parazytologiczne 55 (1): 39–45.
- Siukkola A. 2014. Seasonality of *Ixodes ricinus* and *Ixodes trianguliceps* tick on the bank vole (*Myodes glareolus*) and on vegetation in Central Finland. MSc, University of Jyväskylä, 28 pp.
- Tretyakov K.A. 2009. Small mammals and their parasites (ixodid ticks) in urban forests and parks of St. Petersburg. Estonian Journal of Ecology 58 (3): 232–239. doi: 10.3176/eco.2009.3.08
- Tretyakov K.A., Medvedev S.G., Apanaskevich M.A. 2012. Ixodid ticks in St. Petersburg: a possible threat to public health. Estonian Journal of Ecology 61 (3): 215–224. doi: 10.3176/eco.2012.3.04.
- Ulmanen I. 1972. Distribution and ecology of *Ixodes trianguliceps* Birula (Acarina, Ixodidae) in Finland. Annales Zoologici Fennici 9 (2): 111–115.

## ANALYSIS OF FINDINGS AND HOST-PARASITE RELATIONS OF THE TICK *IXODES TRIANGULICEPS* BIRULA, 1895 (IXODIDAE, IXODINAE) IN NORTHWESTERN RUSSIA AND IN NEIGHBORING EUROPEAN COUNTRIES

D. S. Fedorov, S. A. Leonovich

**Keywords:** *Ixodes trianguliceps*, distribution, hosts, Northwestern Russia

### SUMMARY

The review summarizes and analyzes the literary data on the distribution and host-parasite relations of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 (Ixodidae) in Northwestern Russia and in the adjacent European countries. The factors influencing the number of ticks and the coincidence of their distribution with the habitat of the main and additional hosts are discussed.

УДК 595.772

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
ПРЕГЕНИТАЛЬНЫХ И ГЕНИТАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ  
САМЦОВ СЛЕПНЕЙ (DIPTERA, TABANIDAE)  
ГРУППЫ *HYBOMITRA* (S. STR.) *BIMACULATA* MACQ.**

© 2021 г. В. В. Агасой\*

Псковской государственной университет,  
пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия  
\*e-mail: agasoi\_87@mail.ru

Поступила в редакцию 02.03.2021 г.  
После доработки 19.04.2021 г.  
Принята к печати 25.04.2021 г.

Приведено описание терминалий самцов слепней (Diptera, Tabanidae) группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq.: *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817), *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971), *H. bimaculata* (Macquart, 1826), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. nigricornis* (Zetterstedt, 1842) и *H. montana montana* (Meigen, 1820). Выполнен анализ различий в отношениях линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок с использованием U-критерия Манна–Уитни. Выявлены различия в строении терминалий самцов изученных видов, и на основе этих различий предложена таблица для определения самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq.

**Ключевые слова:** Diptera, Tabanidae, терминалии, самцы, группа *Hybomitra bimaculata*

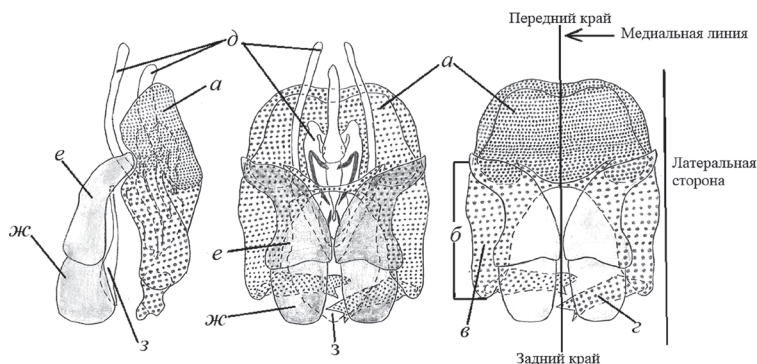
**DOI:** 10.31857/S0031184721030042

При определении таксономического положения двукрылых насекомых в качестве дополнительного критерия, позволяющего уточнить видовую принадлежность, как правило, используют особенности строения их терминалий. Не являются в этом отношении исключением и представители сем. Tabanidae. Особую сложность при проведении видовой диагностики слепней вызывает идентификация самцов. Поэтому знание особенностей строения их генитального аппарата может существенно облегчить этот процесс.

Наиболее подробно строение генитального аппарата самцов двукрылых описано в работе Синклера (Sinclair, 2000). Основные морфологические особенности генитального аппарата слепней и терминология его элементов приводятся во многих работах (Bonhag, 1951; Штакельберг, Тертерян, 1953; Hennig, 1976; McAlpine, 1981; Wood, 1991;

Sinclair et al., 1994; Rozkošný, Nagatomi, 1997; Овчинникова, 1989; и др.). В настоящей работе при описании терминалий исследованных самцов слепней нами принята терминология, используемая в монографии Синклера (Sinclair, 2000).

У самцов сем. Tabanidae генитальные сегменты втянуты внутрь брюшка и покрыты прегенитальными сегментами (тергит 8 и стернит 8). Выделяют следующие основные элементы гениталий: эпандрий (тергит 9), гипандрий (стернит 9), двухсегментные гоноподы (гонококситы, апикально несущие гоностили), параметры, эдеагус, проктигер (10-й стернит) и церки. Дорсальную часть гениталий образуют эпандрий с проктигером и церками (рис. 1), вентральную – гипандрий, слитый с гонококситами. Эдеагус окружён чехлом, образованным параметрами. Имеется пара длинных жгутиковидных склеритов, называемых эякуляторными остриями.



**Рисунок 1.** Строение терминалий Tabanidae (слева – вид сбоку, в центре и справа – вид с дорсальной стороны): *a* – гипандрий, *б* – гоноподы, *в* – гонококситы, *г* – гоностили, *д* – эдеагус, *е* – эпандрий, *ж* – церки, *з* – проктигер (10-й тергит), *и* – выемка гипандрия.

**Figure 1.** Structure of Tabanidae terminalia (left – lateral view, in the center and right – dorsal view): *a* – hypandrium, *b* – gonopods, *c* – gonocoxites, *d* – gonostyles, *e* – aedeagus, *f* – epandrium, *g* – cerci, *h* – proctiger (tergite 10), *i* – hypandrium notch.

Работ, связанных с изучением строения терминалий самцов группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Маск., в литературе немного. Лишь некоторые авторы обращались к изучению генитального аппарата самцов слепней этой группы (Шевченко, 1960; Тертерян, 1979; Trojan, 1979; Вислевская, Гапонов, 2016а, 2016б). При этом в работах описание не содержало морфометрических параметров терминалий и сопровождалось только их рисунками. В наиболее полных сводках Олсуфьева (1937, 1977), посвящённых фауне слепней, не приведено ни одного рисунка терминалий самцов изучаемой группы. Вместе с тем наибольшую сложность, в связи с крайними незначительными морфологическими различиями, вызывает видовая диагностика самцов именно группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Маск. Поэтому нами были начаты работы по изучению строения терминалий самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Маск. с целью выявления особенностей, которые могут быть использованы в качестве уточняющего диагностического признака.

Материалом настоящего исследования послужили самцы следующих видов группы *Hybomitra bimaculata*: *H. lurida* (Fallén, 1817), *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971), *H. bimaculata* (Macquart, 1826), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. nigricornis* (Zetterstedt, 1842) и *H. montana montana* (Meigen, 1820). Взрослых особей получали в лабораторных условиях из личиночных и кукольных стадий, собранных на территории Псковской обл. в 2011–2019 гг. (наши сборы), путём выведения непосредственно после сбора. Всего из собранных личинок и куколок было выведено 55 самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata*.

Следует заметить, что при выведении имаго слепней из личинок и куколок в лабораторных условиях возможны различные морфологические уродства (отклонения). В частности, по нашим наблюдениям, при содержании личинок слепней различных видов в течение месяца и более в холодильнике или при комнатной температуре, но в темноте, после выведения имаго у ряда особей (2–3 %) отмечены изменения в форме глаз или строении отдельных брюшных сегментов. Вместе с тем, при выведении слепней из личинок и куколок сразу после их сбора в нормальных условиях (комнатная температура, естественная освещённость) морфологические отклонения, в том числе и для терминалий, нами отмечены не были. Поэтому мы исходим из того, что у изученных нами самцов все исследованные особенности строения терминалий являются нормальными.

Кроме слепней, полученных нами путём выведения из личинок и куколок, в работе был использован материал фондовых коллекций Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН РАН), в количестве 25 экз. самцов.

Систематическую принадлежность слепней, полученных путём выведения, проводили по внешним морфологическим признакам (особенности строения и окраски лобного треугольника, брюшных тергитов, голени ног, линии соприкосновения глаз, концевого членика щупалец, 1-го и 3-го членики усиков, фасеток глаз) с использованием ряда монографий (Олсуфьев, 1977; Троjan, 1979). Точность видовой диагностики сверяли с материалом фондовых коллекций ЗИН РАН, определённым Н.Г. Олсуфьевым.

После определения видовой принадлежности имаго самцов, выведенных из личинок, по внешним морфологическим признакам, проводили исследования их генитального аппарата. Строение терминалий видов *Hybomitra nigricornis* и *H. montana montana* изучали лишь по материалу фондовой коллекции ЗИН РАН, так как в Псковской обл. данные виды очень редки, но достаточно часто встречаются на территории Северо-Запада России.

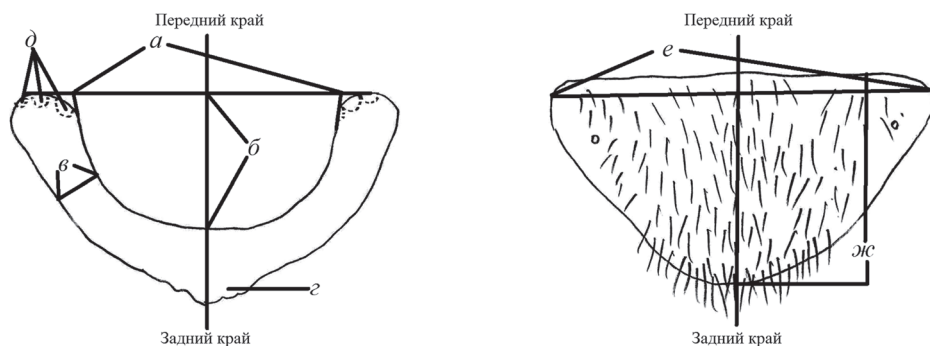
Изучение терминалий слепней, выведенных в лаборатории, проводили с использованием тотальных препаратов, приготовленных по методике, предложенной нами ранее (Агасой, 2020). Предварительно отпрепарированные части генитального аппарата аккуратно раскладывали дорсальной стороной вверх на предметном стекле и заключали в монтирующую среду Cytoseal™ 60. Затем препараты рассматривали под биноклем МБС-9 и тринокулярным микроскопом “MicMed-06” (“Tr-R4”), которые были сопряжены с цифровой камерой VEC-135 (EVS).

Генитальный аппарат слепней, полученных из фондовых коллекций ЗИН РАН, не заливали в монтирующую среду, а после препарирования изучали в капле глицерина. Это было связано с тем, что терминалии двукрылых в фондовых коллекциях ЗИН РАН традиционно хранятся в микропробирках с глицерином.



В процессе просмотра прегенитальных и генитальных сегментов каждый из их элементов фотографировался. В дальнейшем фотографии просматривали на компьютере и распечатывали. На полученных изображениях измеряли соответствующие параметры элементов терминалий и проводили анализ их характеристик. Все фотографии были сделаны при одном и том же увеличении (объектив микроскопа 4<sup>х</sup>, увеличение бинокля 2<sup>х</sup>).

Для описания особенностей строения терминалий предварительно были определены размерные параметры прегенитальных сегментов, которые в дальнейшем использовались для выявления видовых различий (рис. 2).



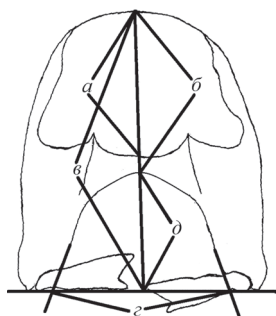
**Рисунок 2.** Прегенитальные сегменты (слева – 8-й тергит, справа – 8-й стернит):  
*a* – ширина выемки дуги, *b* – длина выемки дуги, *в* – ширина дуги, *г* – выступ тергита,  
*д* – выемки концов дуги тергита, *е* – ширина стернита, *жс* – длина стернита.

**Figure 2.** Pregenital segments (on the left – tergite 8, on the right – sternite 8):  
*a* – width of arch groove, *b* – length of arch groove, *c* – arch width, *d* – tergite protrusion,  
*e* – grooves of the ends of tergite arch, *f* – width sternite, *g* – sternite length.

При изучении генитальных сегментов за основу нами были взяты их линейные параметры, предложенные ранее (Тертерян, Саркисян, 1975).

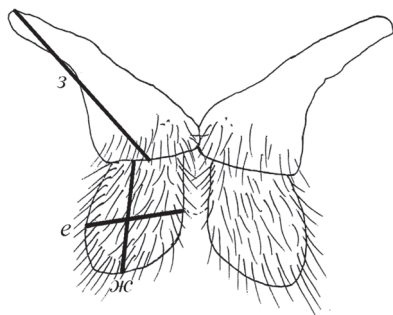
Абсолютные размеры терминалий близких видов слепней почти идентичны и, соответственно, не могут служить надёжным систематическим критерием. Поэтому, на наш взгляд, при проведении видовой диагностики правильнее использовать не абсолютные размеры частей исследуемых элементов, а их отношения. В связи с этим в качестве сравниваемых признаков были выбраны: отношение расстояния от переднего края гипандрия до заднего края гонокситного шва к расстоянию от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод ( $a/b$ ), отношение расстояния от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод к длине гипандрия ( $b/в$ ), отношение длины выемки гипандрия к расстоянию от переднего края гипандрия до основания гонопод ( $d/в$ ), отношение наибольшей ширины выемки к её длине ( $г/d$ ), отношение наибольшей ширины церки к её наибольшей длине ( $e/жс$ ), отношение наибольшей длины церки к длине эпандрия ( $жс/з$ ) (рис. 3 и 4). Все указанные размерные параметры были изучены для всех экземпляров исследованных самцов слепней. Анализ различий в отношениях линейных размеров проводили с помощью непараметрического U-критерия Манна–Уитни (Mann, Whitney, 1947).





**Рисунок 3.** Размерные параметры гипандрия (вид с дорсальной стороны):  $a$  – расстояние от переднего края гипандрия до заднего края гонококситного шва,  $b$  – расстояние от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод,  $c$  – длина гипандрия,  $d$  – наибольшая ширина выемки гипандрия,  $e$  – длина выемки гипандрия.

**Figure 3.** Dimensional parameters of hypandrium (dorsal view):  $a$  – distance from the anterior edge of hypandrium to the posterior edge of gonocoxite suture,  $b$  – distance from the anterior edge of hypandrium to the posterior edge of gonopod base,  $c$  – the length of hypandrium,  $d$  – the maximum width of hypandrium notch,  $e$  – length of hypandrium notch.



**Рисунок 4.** Размерные параметры церок с эпандрием (вид с дорсальной стороны):  $e$  – наибольшая ширина церки,  $жс$  – наибольшая длина церки,  $з$  – длина эпандрия.

**Figure 4.** Dimensional parameters of cerci with epandrium (dorsal view):  $f$  – maximum width of cerci,  $g$  – maximum length of cerci,  $h$  – length of epandrium.

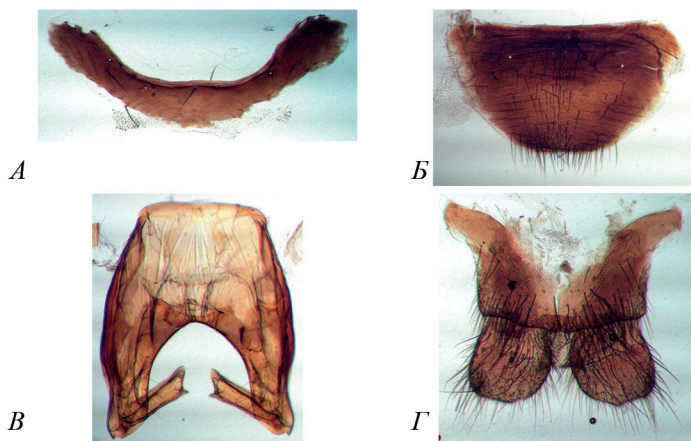
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967; 25 и 27.05.2017 (В.В. Агасой), 2 ♂; Ленинградская обл.: станция Преображенская, 02.05.1897 (Ф.Д. Плеске), 2 ♂; Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Раковичи, 02.05.1897 (Ф.Д. Плеске), 1 ♂.

Описание. Тергит 8-й в форме дуги с отношением длины его выемки к её ширине, равным 0.50–0.57 (рис. 5А). Стернит 8-й трапециевидный, с закруглёнными латеральными углами и отношением длины к ширине 0.52–0.60. Щетинки располагаются вдоль медиальной линии стернита, достигая наибольшего количества на его вершине. На латеральных краях стернита щетинки отсутствуют (рис. 5Б). Гипандрий

имеет глубокую овальную выемку, длина которой составляет 0.44–0.50 от его длины. Ширина выемки равна 0.59–0.71 от ширины гипандрия (рис. 5В). В центральной части эпандрия расположены 1–3 щетинки. Длина эпандрия составляет 1.50–2.50 от длины церок. Край эпандрия, соединяющийся с церками, густо покрыт щетинками. Церки практически квадратные, с отношением ширины к длине 0.90–1.09. Медиальные края церок закруглены. Длинные щетинки располагаются по краям церок. Наибольшее количество щетинок в вершинной части церок (рис. 5Г).



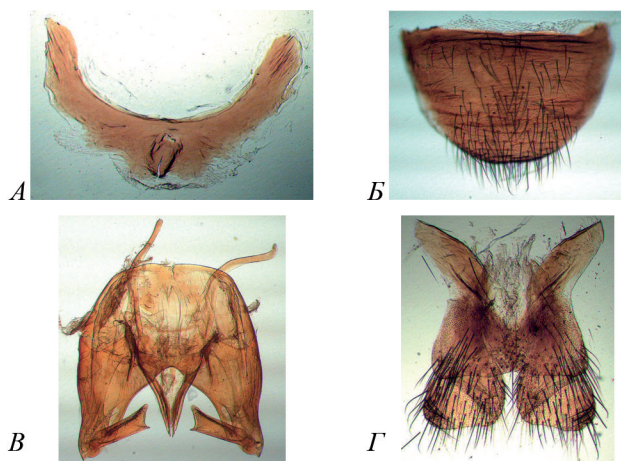
**Рисунок 5.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрий, Г – эпандрий и церки.

**Figure 5.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817) (dorsal view): А – tergite 8, Б – sternite 8, В – hypandrium, Г – epandrium and cerci.

#### *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967; 21.05.2011, 25.05.2015 (В.В. Агасой), 2 ♂; Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Раковичи, 04.05.1897 (Ф.Д. Плеске), 1 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 11.06.1929 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂, и 23, 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂.

Описание. Тергит 8-й имеет форму дуги, его задний край в центральной части имеет выступ, длина которого составляет 0.31 от ширины дуги тергита. Отношение длины выемки тергита к её ширине равно 0.46–0.48. В центре выступа 8-го тергита имеется углубление, в котором может быть сквозная перфорация. Край выемки тергита ровный, без видимых выступов или углублений (рис. 6А). Стернит 8-й имеет форму полуовала с отношением длины к ширине 0.54–0.60. Передний край стернита ровный, без выступов, углублений и скосов (рис. 6Б). Гипандрий имеет выемку, форма которой близка к треугольной. Отношение длины выемки к длине гипандрия 0.47–0.49. Ширина выемки составляет 0.61–0.67 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине равно 1.09–1.16 (рис. 6В). Щетинки эпандрия располагаются лишь в части, граничащей с церками. Длина эпандрия составляет 1.89–2.26 длины церок. Форма церок близка к квадратной с отношением ширины к длине 0.92–1.09. Латеральные и медиальные углы церок слегка скошенные (рис. 6Г).



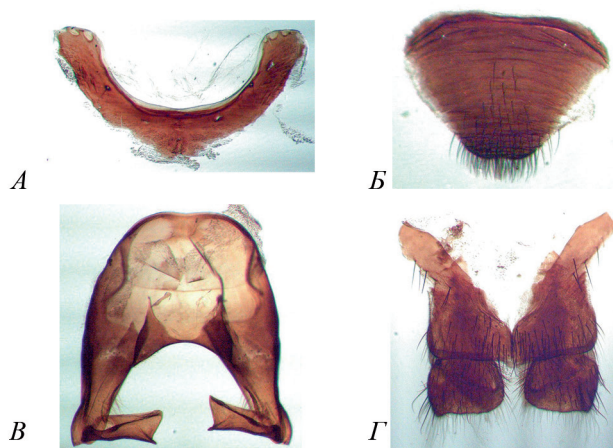
**Рисунок 6.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971) (вид с дорсальной стороны): *A* – 8-й тергит, *Б* – 8-й стернит, *В* – гипандрий, *Г* – эпандрий и церки.

**Figure 6.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971) (dorsal view): *A* – tergite 8, *B* – sternite 8, *C* – hypandrium, *D* – epandrium and cerci.

### *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967, 26 и 29.05.2017, 23.50.2018, 20.05.2019 (В.В. Агасой), 6 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂.

Описание. Тергит 8-й имеет форму дуги. Передний край выемки тергита ровный, без видимых утолщений или сужений. Задний край в медиальной части имеет выступ, длина которого составляет 0.29–0.42 от ширины дуги. Концы дуги тергита несут по 3 округлые выемки. Отношение длины выемки тергита к её ширине находится в пределах 0.47–0.65 (рис. 7А). Стернит 8-й имеет форму, близкую к треугольной с закруглёнными углами. Отношение длины стернита к его ширине составляет 0.44–0.68. Щетинки располагаются на его вершине (рис. 7Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой составляет 0.41–0.49 от длины гипандрия. Отношение ширины выемки к ширине гипандрия 0.61–0.85. Отношение ширины выемки к её длине составляет 1.08–1.58. Гипандрий имеет форму, близкую к трапецевидной (рис. 7В). В центральной части эпандрия имеется от 3 до 7 щетинок, расположенных в линию параллельно его латеральному краю. Наибольшее количество щетинок сосредоточено в части эпандрия, которая граничит с церками. Длина эпандрия составляет 2.12–2.64 длины церок. Церки имеют форму, близкую к прямоугольной, с отношением ширины к длине, равным 1.10–1.32. Латеральные углы церок немного заострённые. Щетинки равномерно располагаются по всей поверхности церок. Наиболее длинные щетинки находятся на латеральных краях и углах (рис. 7Г).

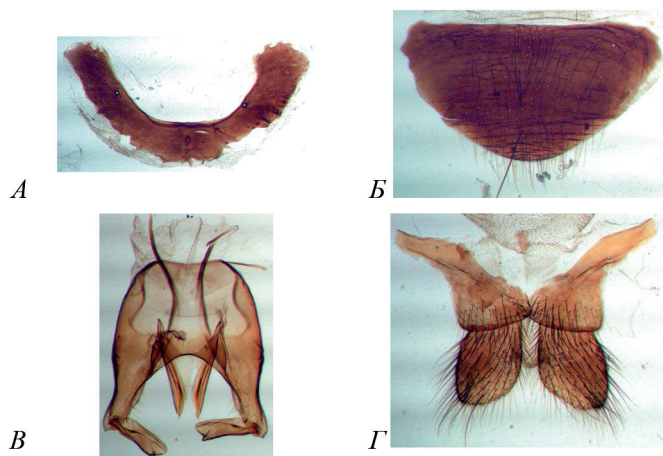


**Рисунок 7.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрий, Г – эпандрий и церки.

**Figure 7.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826) (dorsal view): А – tergite 8, Б – sternite 8, В – hypandrium, Г – epandrium and cerci.

### *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967; 01.06.2015, (В.В. Агасой), 3 ♂, 23.05. и 02, 09.06.2016, 24, 27, 28, 29.05. и 15.06.2017, 25.05. и 02.06.2018 (В.В. Агасой), 15 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 1 ♂.



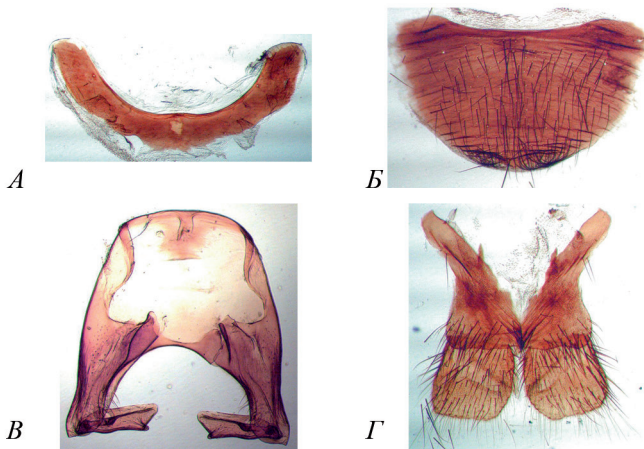
**Рисунок 8.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрий, Г – эпандрий и церки.

**Figure 8.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880) (dorsal view): А – tergite 8, Б – sternite 8, В – hypandrium, Г – epandrium and cerci.

Описание. Тергит 8-й в форме дуги. Передний край тергита без видимых утолщений или сужений. Задний край в медиальной части имеет небольшой выступ, длина которого составляет 0.13–0.40 от ширины тергита. В центре дуги 8-го тергита расположено небольшое углубление. На концах дуги тергита имеется по 3 небольшие выемки. Отношение длины выемки тергита к её ширине 0.36–0.58 (рис. 8А). Стернит 8-й имеет форму полукруга с отношением длины к ширине равным 0.40–0.61. Щетинки равномерно располагаются по поверхности стернита, но отсутствуют на его латеральных краях (рис. 8Б). Гипандрый имеет дугообразную выемку, длина которой составляет 0.42–0.50 от длины гипандрия. Отношение ширины выемки к ширине гипандрия равно 0.62–0.77. Отношение ширины выемки к её длине составляет 1.06–1.55 (рис. 8В). Щетинки на эпандрии располагаются только в части, которая граничит с церками. Длина эпандрия составляет 1.41–1.78 длины церок. Церки имеют форму удлинённого прямоугольника с отношением длины к ширине 1.13–1.36. Длинные щетинки равномерно располагаются по всей поверхности церок, кроме медиального края, где щетинки короткие. Церки с оттянутыми кзади латеральными краями (рис. 8Г).

*Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967; 14, 17, 29.06.2011 и 07, 12.07.2011, 05.07.2012, 09.07.2017 (В.В. Агасой), 10 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21 и 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂.



**Рисунок 9.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрый, Г – эпандрий и церки.

**Figure 9.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909) (dorsal view): А – tergite 8, Б – sternite 8, В – hypandrium, Г – epandrium and cerci.

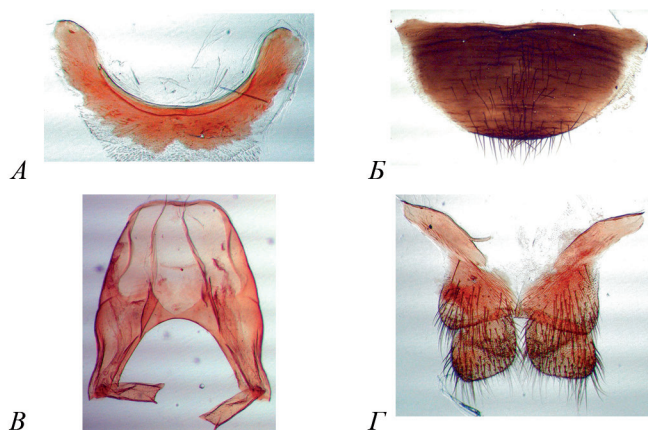
Описание. Тергит 8-й в форме дуги с отношением длины выемки к её ширине, равным 0.37–0.48. В медиальной части заднего края тергита имеется выступ, длина которого составляет 0.23–0.38 от ширины тергита. В центральной части тергита рас-



полагается углубление (рис. 9А). Стернит 8-й имеет форму, близкую к полукругу, с отношением длины к ширине, равным 0.45–0.59. Передний край стернита несёт широкую дугообразную выемку, длина которой составляет 0.08–0.12 от длины стернита. Ширина этой выемки составляет 0.55–0.67 от ширины стернита (рис. 9Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой равна 0.44–0.55 от длины гипандрия. Ширина выемки составляет 0.65–0.86 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине 1.12–1.52 (рис. 9В). Наибольшее количество щетинок сосредоточено в части эпандрия, которая граничит с церками. В центральной части эпандрия имеется от 1 до 2 щетинок, расположенных ближе к его латеральному краю. Длина эпандрия составляет 1.67–2.04 от длины церок. Форма церок близка к квадратной с отношением ширины к длине 0.83–1.04. Медиальные края церок закругленные, а их латеральные углы скошенные (рис. 9Г).

***Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960)**

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967; 26, 28.08.2011, 15.06.2015, 29.05.2017, 20 и 21.05.2019 (В.В. Агасой), 7 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 24.06.1929 (Н.Г. Олсуфьев), 1 ♂.



**Рисунок 10.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрий, Г – эпандрий и церки.

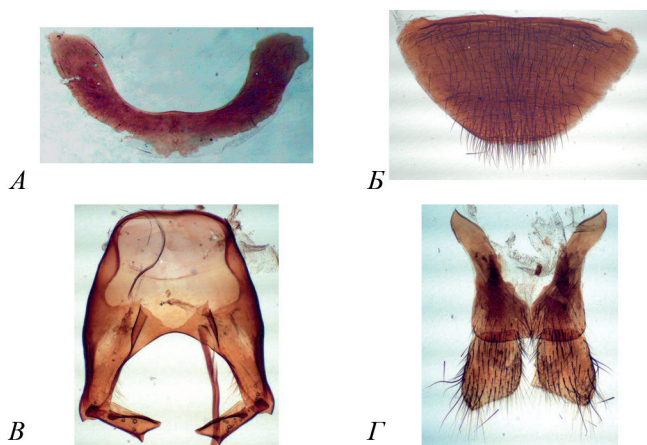
**Figure 10.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960) (dorsal view): А – tergite 8, В – sternite 8, С – hypandrium, D – epandrium and cerci.

Описание. Тергит 8-й имеет форму дуги. Его задний край изорванный и утончённый, передний край ровный и утолщён в медиальной части. В центральной и латеральной частях тергита имеется поперечная исчерченность. Отношение длины выемки тергита к её ширине равно 0.35–0.48 (рис. 10А). Стернит 8-й имеет форму полукруга. Его щетинки располагаются по медиальной линии и отсутствуют на латеральных краях. Отношение длины 8-го тергита к его ширине составляет 0.49–0.66 (рис. 10Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой составляет 0.45–0.54

от длины гипандрия, а её ширина – 0.52–0.67 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине 0.89–1.43 (рис. 10В). В центральной части эпандрия имеется 1 или 2 щетинки. Длина эпандрия составляет 2.32–2.83 от длины церок. Форма церок близка к округлой с закруглённым латеральным углом и медиальным краем. Отношение ширины церок к их длине 1.05–1.22. Щетинки равномерно покрывают всю поверхность церок. Наиболее длинные щетинки располагаются на их латеральном крае (рис. 10Г).

*Hybomitra ciureai* (Ségué, 1937)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 58.022777–28.705967; 06.06.2013, 31.05.2015, 03.06.2015, 06.06.2016, 29.05.2018, 07.06.2019 (В.В. Агасой), 7 ♂; Псковская обл., Палкинский р-н, дер. Палкино, 57.536036–28.027590, 07.06.2019 (В.В. Агасой), 2 ♂; Псковская обл., Островский р-н, дер. Грызавино, 57.321332–28.308158, 29.05.2018 (В.В. Агасой), 1 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 1 ♂; Респ. Башкортостан, г. Бирск, 1918 (Коссаковский), 1 ♂.



**Рисунок 11.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra ciureai* (Ségué, 1937) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрій, Г – эпандрій и церки.

**Figure 11.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra ciureai* (Ségué, 1937) (dorsal view): А – tergite 8, В – sternite 8, С – hypandrium, D – epandrium and cerci.

Описание. Тергит 8-й имеет форму подковы. Задний край тергита неровный, без видимых утолщений или сужений. Отношение длины выемки тергита к её ширине лежит в пределах 0.42–0.63 (рис. 11А). Стернит 8-й имеет форму, близкую к полукругу, с отношением длины к ширине, равным 0.51–0.63. Щетинки равномерно располагаются по поверхности стернита, но отсутствуют на латеральных краях (рис. 11Б). Гипандрій имеет дугообразную выемку. Отношение длины выемки к длине гипандрия 0.40–0.48. Ширина выемки составляет 0.60–0.78 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине равно 1.00–1.68 (рис. 11В). Часть эпандрия, которая граничит с церками, покрыта щетинками. В его центральной части щетинки отсутствуют. Длина

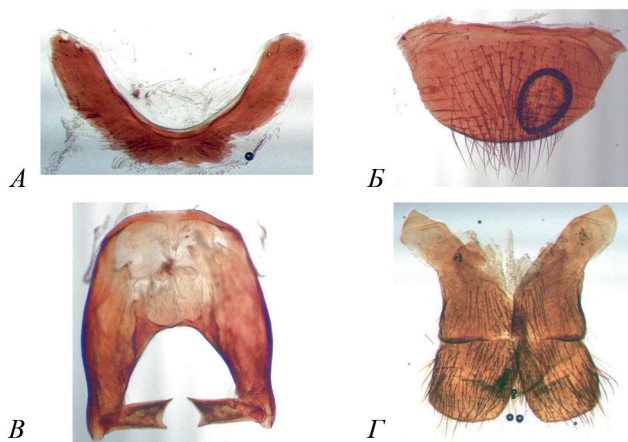


эпандрия составляет 1.69–2.14 от длины церок. Форма церок близка к квадратной, с оттянутыми кзади латеральными краями. Отношение ширины церок к их длине равно 0.90–0.96. Щетинки равномерно располагаются по всей поверхности церок. Наиболее длинные щетинки расположены по латеральным краям (рис. 11Г).

*Hybomitra nigricornis* (Zetterstedt, 1842)

Материал. Россия. Кемеровская обл., р. Федоровка, 20.07.1908 (Хворов), 2 ♂; Респ. Алтай: дол. Бухтармы, 15.07.1899 (А.Н. Казнаков), 1 ♂; Респ. Хакасия: р. Малый Кызаев, г. Абакан, 05.07.1997 (Вагнер), 1 ♂.

Описание. Тергит 8-й в форме серпа. Задний край тергита неровный, утончённый, передний (в медиальной части) утолщён. Отношение длины выемки тергита к её ширине составляет 0.53–0.62 (рис. 12А). Стернит 8-й имеет форму, близкую к полукругу, с отношением длины к ширине, равным 0.49–0.57. На заднем крае стернита имеется медиально расположенная выемка. Щетинки равномерно распределяются в медиальной части стернита и отсутствуют на его латеральных краях (рис. 12Б). Гипандрий имеет выемку вытянутой овальной формы, длина которой составляет 0.51–0.53 от длины гипандрия. Ширина выемки равна 0.63–0.70 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине 0.90–1.20 (рис. 12В). Часть эпандрия, соединяющаяся с церками, густо покрыта щетинками. Длина эпандрия составляет 1.72–1.87 от длины церок. Форма церок близка к квадратной со слегка округлым вершинным краем. Отношение ширины церок к их длине равно 0.90–1.00. Щетинки равномерно распределяются по всей поверхности церок (рис. 12Г).



**Рисунок 12.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra nigricornis* (Zetterstedt, 1842) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрий, Г – эпандрий и церки.

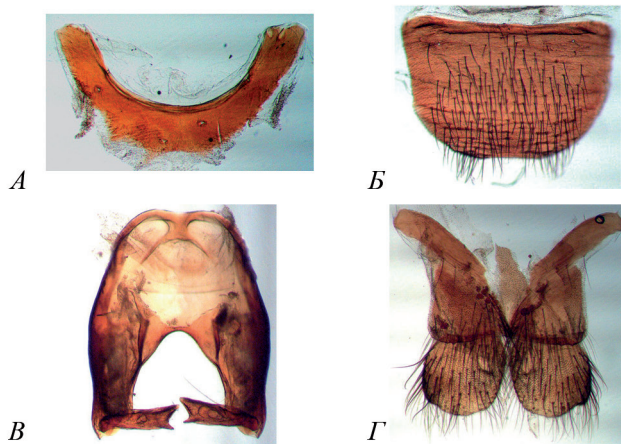
**Figure 12.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra nigricornis* (Zetterstedt, 1842) (dorsal view): А – tergite 8, В – sternite 8, С – hypandrium, D – epandrium and cerci.

*Hybomitra montana montana* (Meigen, 1820)

Материал. Россия. Ленинградская обл.: станция Сиверская, 22 и 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 3 ♂; Псковская обл., Гдовский р-н, дер. Хтины, 20.06.1896 (Ф.Д. Плеске), 2 ♂; Псковская обл., Новоржевский р-н, оз. Дубенец, 13 и 24.08.1915 (Н. Н. Кузнецов), 2 ♂.

Описание. Тергит 8-й в форме дуги с ровными краями и немного утолщённым передним краем. Отношение длины выемки тергита к её ширине составляет 0.39–0.56 (рис. 13А). Стернит 8-й имеет форму, близкую к полукругу, с отношением его длины к ширине 0.54–0.64. Основное количество щетинок располагается в вершинной и центральной частях стернита (рис. 13Б). Гипандрый имеет воронкообразную выемку, длина которой составляет 0.47–0.52 от его длины. Отношение ширины выемки к ширине гипандрия равно 0.61–0.71. В передней части гипандрия на его абдоминальной стенке имеется чашеобразное утолщение. Отношение ширины выемки к длине составляет 0.94–1.31 (рис. 13В). Длина эпандрия 1.84–2.23 от длины церок. Задняя часть эпандрия покрыта небольшим количеством щетинок. В его центральной части располагается 1 или 2 длинные щетинки. Церки более или менее округлые. Их вершина с небольшой выемкой, расположенной вблизи латерального края. Отношение сторон (ширины к длине) церок составляет 0.88–1.06. Короткие щетинки располагаются в центральной части церок. По латеральному краю имеются длинные щетинки (рис. 13Г).

Различий в строении эдеагуса у исследованных видов слепней выявить не удалось.



**Рисунок 13.** Прегенитальные сегменты и терминалии *Hybomitra montana montana* (Meigen, 1820) (вид с дорсальной стороны): А – 8-й тергит, Б – 8-й стернит, В – гипандрый, Г – эпандрий и церки.

**Figure 13.** Pregenital segments and terminalia of *Hybomitra montana montana* (Meigen, 1820) (dorsal view): А – tergite 8, В – sternite 8, С – hypandrium, D – epandrium and cerci.

Полученные отношения размерных характеристик гипандрия и церок с эпандрием были проанализированы с использованием U-критерия Манна–Уитни. Результаты приведены в табл. 1.

**Таблица 1.** Оценка значимости различий в строении генитального аппарата слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. с использованием U-критерия Манна–Уитни

**Table 1.** Estimation of the significance of differences in the structure of genital apparatus of horseflies of the *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq group. using the Mann–Whitney U-test

| Вид 1                  | Вид 2                            | Отношения размерных параметров гипандрия, церок и церок с эпандрием (рис. 4, 5) |                                             |                                             |                                             |                                             |                                             |
|------------------------|----------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|
|                        |                                  | е/ж                                                                             | ж/з                                         | а/б                                         | б/в                                         | д/в                                         | г/д                                         |
| 1                      | 2                                | 3                                                                               | 4                                           | 5                                           | 6                                           | 7                                           | 8                                           |
| <i>H. distinguenda</i> | <i>H. nitidifrons confformis</i> | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 15.5<br>Укр. (2; 5)                                       | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 0.5<br>Укр. (2; 5)       | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 10.0<br>Укр. (1; 4)   | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 14.0<br>Укр. (1; 4)   | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 7.0<br>Укр. (1; 4)    | 3. Н. О.<br>Уэмпл. = 1.5<br>Укр. (1; 4)     |
|                        |                                  | 3. Н. О.<br>Уэмпл. = 36.5<br>Укр. (28; 38)                                      | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 20.5<br>Укр. (28; 38)    | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 41.0<br>Укр. (16; 24) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 30.0<br>Укр. (16; 24) | 3. Н. О.<br>Уэмпл. = 24.0<br>Укр. (16; 24)  | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 27.5<br>Укр. (16; 24) |
|                        | <i>H. ciureai</i>                | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 8.5<br>Укр. (60; 77)                                         | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 16.5<br>Укр. (60; 77)    | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 95.5<br>Укр. (47; 62) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 78.5<br>Укр. (47; 62) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 81.5<br>Укр. (47; 62) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 75.0<br>Укр. (47; 62) |
|                        |                                  | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 15.0<br>Укр. (21; 30)                                        | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 2.5<br>Укр. (17; 26)     | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 16.5<br>Укр. (22; 31)    | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 33.0<br>Укр. (22; 31) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 32.5<br>Укр. (22; 31) | 3. Н. О.<br>Уэмпл. = 20.0<br>Укр. (13; 20)  |
|                        | <i>H. lurida</i>                 | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 33.0<br>Укр. (11; 17)                                     | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 32.0<br>Укр. (11; 17) | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 2.5<br>Укр. (6; 11)      | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 17.5<br>Укр. (6; 11)  | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 17.0<br>Укр. (6; 11)  | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 5.0<br>Укр. (6; 11)      |
|                        |                                  | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 26.5<br>Укр. (31; 42)                                        | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 8.5<br>Укр. (31; 42)     | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 23.5<br>Укр. (24; 34)    | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 42.5<br>Укр. (24; 34) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 38.0<br>Укр. (24; 34) | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 34.0<br>Укр. (22; 31) |
|                        | <i>H. bimaculata</i>             | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 49.5<br>Укр. (21; 30)                                     | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 36.0<br>Укр. (21; 30) | 3. Н. О.<br>Уэмпл. = 20.0<br>Укр. (16; 24)  | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 14.0<br>Укр. (16; 24)    | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 14.0<br>Укр. (16; 24)    | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 3.0<br>Укр. (13; 20)     |
|                        |                                  | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 17.0<br>Укр. (8; 13)                                      | 3. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 17.0<br>Укр. (8; 13)  | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 2.0<br>Укр. (6; 11)      | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 5.0<br>Укр. (6; 11)      | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 5.5<br>Укр. (6; 11)      | 3. 3н.<br>Уэмпл. = 1.0<br>Укр. (3; 7)       |
|                        | <i>H. montana</i>                |                                                                                 |                                             |                                             |                                             |                                             |                                             |
|                        | <i>H. nigricornis</i>            |                                                                                 |                                             |                                             |                                             |                                             |                                             |

Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continuation

| Вид 1                 | Вид 2                 | Отношения размерных параметров гипандрия, церок и церок с эпандрием (рис. 4, 5) |                                           |                                             |                                            |                                            |                                             |  |
|-----------------------|-----------------------|---------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------|--|
| <i>H. nitidifrons</i> | <i>H. ciureai</i>     | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 7.0<br>Укр. (1; 5)                                        | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (1; 5)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (1; 4)    | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (1; 4)   | З. 3н.<br>Уэмпл. = 1.0<br>Укр. (1; 4)      | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 5.5<br>Укр. (1; 4)    |  |
|                       | <i>H. muehlfeldi</i>  | З. 3н.<br>Уэмпл. = 1.5<br>Укр. (5; 11)                                          | З. 3н.<br>Уэмпл. = 0.0<br>Укр. (5; 11)    | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 23.5<br>Укр. (5; 11)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 30.0<br>Укр. (1; 5)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 21.0<br>Укр. (5; 11) | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 6.0<br>Укр. (5; 11)    |  |
|                       | <i>H. lundbecki</i>   | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 4.0<br>Укр. (1; 4)                                         | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 5.5<br>Укр. (0; 3)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 15.5<br>Укр. (1; 5)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 16.0<br>Укр. (1; 5)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 14.0<br>Укр. (1; 5)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (0; 3)    |  |
|                       | <i>H. lurida</i>      | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (-; 2)                                        | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 4.0<br>Укр. (-; 2)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 5.5<br>Укр. (-; 1)    | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 7.0<br>Укр. (-; 1)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 5.0<br>Укр. (-; 1)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 6.0<br>Укр. (-; 1)    |  |
|                       | <i>H. bimaculata</i>  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 5.5<br>Укр. (2; 5)                                        | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 17.5<br>Укр. (2; 5) | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 12.0<br>Укр. (2; 5)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 14.5<br>Укр. (2; 5)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 13.5<br>Укр. (2; 5)  | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 3.5<br>Укр. (1; 5)     |  |
|                       | <i>H. montana</i>     | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 13.5<br>Укр. (1; 4)                                       | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (1; 4)  | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (1; 4)    | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (1; 4)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (1; 4)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 6.0<br>Укр. (0; 3)    |  |
|                       | <i>H. nigricornis</i> | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 12.0<br>Укр. (-; 1)                                       | З. 3н.<br>Уэмпл. = 0.0<br>Укр. (-; 1)     | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 7.0<br>Укр. (-; 1)    | З. 3н.<br>Уэмпл. = 0.0<br>Укр. (-; 1)      | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 0.5<br>Укр. (-; 1)    | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 3.0<br>Укр. (-; 0)    |  |
| <i>H. ciureai</i>     | <i>H. muehlfeldi</i>  | З. 3н.<br>Уэмпл. = 25.0<br>Укр. (53; 69)                                        | З. 3н.<br>Уэмпл. = 0.0<br>Укр. (53; 69)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 89.5<br>Укр. (40; 54) | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 43.0<br>Укр. (40; 54) | З. 3н.<br>Уэмпл. = 25.5<br>Укр. (40; 54)   | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 75.0<br>Укр. (40; 54) |  |
|                       | <i>H. lundbecki</i>   | З. 3н.<br>Уэмпл. = 3.0<br>Укр. (18; 27)                                         | З. 3н.<br>Уэмпл. = 12.0<br>Укр. (15; 23)  | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 19.0<br>Укр. (18; 27)  | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 23.0<br>Укр. (18; 27) | З. 3н.<br>Уэмпл. = 9.5<br>Укр. (18; 27)    | З. Н. 3н.<br>Уэмпл. = 30.5<br>Укр. (11; 18) |  |

|                      |                                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                                    |                                                                                                                                                                                         |                                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                            |
|----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>H. lurida</i>     | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 21.0<br>Укр. (9; 16)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 6.0<br>Укр. (28; 38)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 25.5<br>Укр. (18; 27)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 26.0<br>Укр. (7; 12)       | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 20.5<br>Укр. (9; 16)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 35.0<br>Укр. (28; 38)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 40.0<br>Укр. (18; 27)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 1.0<br>Укр. (7; 12)       | <b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 4.5<br>Укр. (5; 9)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 28.0<br>Укр. (21; 30)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 25.0<br>Укр. (14; 21)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 15.0<br>Укр. (5; 9) | 3. 3н. О.<br>Уэмл. = 9.0<br>Укр. (5; 9)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 23.0<br>Укр. (21; 30)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 5.0<br>Укр. (14; 21)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 0.0<br>Укр. (5; 9)    | <b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 3.5<br>Укр. (5; 9)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 9.0<br>Укр. (21; 30)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 1.0<br>Укр. (14; 21)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 0.0<br>Укр. (5; 9) | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 11.0<br>Укр. (5; 9)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 47.5<br>Укр. (18; 27)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 9.0<br>Укр. (11; 18)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 2.0<br>Укр. (3; 6)     |
| <i>H. muehlfeldi</i> | <b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 0.5<br>Укр. (40; 54)                                                                                                                                               | <b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 0.0<br>Укр. (34; 47)                                                                                                                                              | 3. Н. О.<br>Уэмл. = 58.5<br>Укр. (53; 69)                                                                                                                                          | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 95.0<br>Укр. (53; 69)                                                                                                                                              | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 93.0<br>Укр. (53; 69)                                                                                                                                                   | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 56.0<br>Укр. (34; 47)                                                                                                                                                 |
| <i>H. muehlfeldi</i> | 3. 3н.<br>Уэмл. = 11.0<br>Укр. (22; 32)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 0.5<br>Укр. (60; 77)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 22.0<br>Укр. (40; 54)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 6.5<br>Укр. (16; 25) | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 35.0<br>Укр. (22; 32)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 0.0<br>Укр. (60; 77)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 10.5<br>Укр. (40; 54)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 19.5<br>Укр. (16; 25) | 3. Н. О.<br>Уэмл. = 23.0<br>Укр. (16; 25)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 75.0<br>Укр. (60; 77)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 63.0<br>Укр. (40; 54)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 35.0<br>Укр. (22; 32) | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 49.0<br>Укр. (16; 25)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 115.0<br>Укр. (60; 77)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 58.0<br>Укр. (47; 62)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 5.0<br>Укр. (16; 25) | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 47.0<br>Укр. (16; 25)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 110.5<br>Укр. (60; 77)<br>3. Н. О.<br>Уэмл. = 58.0<br>Укр. (47; 62)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 7.0<br>Укр. (16; 25)      | 3. Н. О.<br>Уэмл. = 19.0<br>Укр. (16; 25)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 93.0<br>Укр. (53; 69)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 15.5<br>Укр. (34; 47)<br><b>3. 3н.</b><br>Уэмл. = 5.0<br>Укр. (10; 18) |
| <i>H. lundbecki</i>  | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 13.0<br>Укр. (7; 12)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 45.5<br>Укр. (21; 30)                                                                                                     | 3. Н. О.<br>Уэмл. = 7.5<br>Укр. (6; 10)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 27.0<br>Укр. (17; 26)                                                                                                      | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 26.5<br>Укр. (7; 12)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 46.5<br>Укр. (28; 38)                                                                                            | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 23.0<br>Укр. (7; 12)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 61.5<br>Укр. (28; 38)                                                                                                 | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 24.0<br>Укр. (7; 12)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 65.5<br>Укр. (28; 38)                                                                                                      | 3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 18.0<br>Укр. (4; 8)<br>3. Н. 3н.<br>Уэмл. = 35.5<br>Укр. (15; 23)                                                                                                     |

Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continuation

| Вид 1                | Вид 2                 | Отношения размерных параметров гипандрия, черок и черок с эпандрием (рис. 4, 5) |                                                             |                                                            |                                                               |                                                             |                                                              |
|----------------------|-----------------------|---------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
| <i>H. lundbecki</i>  | <i>H. montana</i>     | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 17.0<br>Укр. (14 ;21)                                      | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 19.0<br>Укр. (13; 20)                  | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 24.5<br>Укр. (18; 27)                 | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 28.0<br>Укр. (18; 27)                   | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 31.0<br>Укр. (18; 27)                 | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 21.5<br>Укр. (9; 15)                   |
| <i>H. lundbecki</i>  | <i>H. nigricornis</i> | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 1.0</b><br><b>Укр. (5; 9)</b>                      | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 0.0</b><br><b>Укр. (4; 8)</b>  | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 22.0<br>Укр. (7; 12)                 | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 11.0<br>Укр. (7; 12)                     | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 13.0<br>Укр. (7; 12)                  | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (2; 5)                     |
| <i>H. lurida</i>     | <i>H. bimaculata</i>  | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 20.0<br>Укр. (11; 17)                                     | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 17.0<br>Укр. (11; 17)                  | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 16.0<br>Укр. (8; 13)                 | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 29.0<br>Укр. (8; 13)                    | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 28.0<br>Укр. (8; 13)                  | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (7; 12)                     |
|                      | <i>H. montana</i>     | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 27.0<br>Укр. (7; 12)                                      | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 20.5<br>Укр. (7; 12)                  | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 4.5</b><br><b>Укр. (5; 9)</b> | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (5; 9)                       | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 8.0<br>Укр. (5; 9)                     | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. =11.0<br>Укр. (4; 8)                     |
|                      | <i>H. nigricornis</i> | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 11.0<br>Укр. (2; 5)                                       | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 14.0<br>Укр. (2; 5)                   | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 10.0<br>Укр. (1; 4)                  | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 0.0</b><br><b>Укр. (1; 4)</b>    | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 0.5</b><br><b>Укр. (1; 4)</b>  | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 2.0<br>Укр. (0; 2)                      |
| <i>H. bimaculata</i> | <i>H. montana</i>     | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 27.0<br>Укр. (21; 30)                                      | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 28.0<br>Укр. (21; 30)                  | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 49.0<br>Укр. (21; 30)                | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 18.5</b><br><b>Укр. (21; 30)</b> | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 28.5<br>Укр. (21; 30)                  | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 4.0</b><br><b>Укр. (15; 23)</b> |
|                      | <i>H. nigricornis</i> | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 1.0</b><br><b>Укр. (8; 13)</b>                     | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 0.0</b><br><b>Укр. (8; 13)</b> | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 30.0<br>Укр. (8; 13)                 | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 0.0</b><br><b>Укр. (8; 13)</b>   | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 5.5</b><br><b>Укр. (8; 13)</b> | <b>З. Зн.</b><br><b>Уэмпл. = 2.0</b><br><b>Укр. (4; 8)</b>   |
| <i>H. m. montana</i> | <i>H. nigricornis</i> | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (5; 9)                                         | З. Н. О.<br>Уэмпл. = 9.0<br>Укр. (5; 9)                     | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 22.0<br>Укр. (5; 9)                  | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 11.0<br>Укр. (5; 9)                     | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 12.0<br>Укр. (5; 9)                   | З. Н. Зн.<br>Уэмпл. = 9.5<br>Укр. (2; 5)                     |

Примечания. З. Н. О. – зона неопределённости, З. Н. Зн. – зона незначимости, З. Зн. – зона значимости, Уэмпл. – расчётное значение критерия Манна-Уитни, Укр. (X1; X2) – зона критических значений. Значения, выделенные полужирным шрифтом, указывают на статистически достоверные различия в отношениях размерных параметров терминалий между исследованными видами.

Результаты проведённых исследований показали, что прегенитальные и генитальные сегменты у самцов слепней различных видов группы *Hybomitra bimaculata* имеют отличительные признаки. В частности, анализ отношений линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок позволил выявить статистически достоверные различия в их строении у исследованных видов (табл.1). На наш взгляд, показатели отношений линейных размеров элементов терминалий слепней могут быть использованы в качестве дополнительных критериев для уточнения видовой принадлежности их самцов. Помимо этого, были отмечены различия и в форме элементов генитального аппарата. На основании полученных результатов нами была составлена определительная таблица для самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata*.

Необходимо заметить, что для вида *H. lurida* разброс значений отношения длины эпандрия к длине церок оказался значительным (1.50–2.50). При этом для самцов *H. lurida*, собранных Ф.Д. Плеске (Ленинградская обл.: станция Преображенская, 02.05.1897; Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Раковичи, 02.05.1897) и представленных в фондовых коллекциях ЗИН РАН, диапазон этого показателя составил 1.50–1.72. В то же время, отношение длины эпандрия к длине церок у самцов *H. lurida*, полученных нами, оказалось в пределах 2.22–2.50.

Значительный разброс был отмечен нами и для показателя отношения ширины выемки гипандрия к длине выемки у видов *H. muehlfeldi* и *H. bimaculata*. В частности, для *H. muehlfeldi* этот показатель составил 1.06–1.55, а для *H. bimaculata* 1.08–1.65. При этом для особей *H. muehlfeldi* и *H. bimaculata*, собранных Олсуфьевым (Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21 и 24.06.1930), это отношение составило 1.06 и 1.08–1.16 соответственно. В то же время, отношение ширины выемки гипандрия к длине выемки у самцов, полученных нами для *H. muehlfeldi*, находилось в пределах 1.21–1.55, а для *H. bimaculata* – 1.36–1.65.

Указанные выше различия между видами, собранными Ф.Д. Плеске, Н.Г. Олсуфьевым, и видами, собранными нами, возможно связаны с внутривидовыми вариациями размерных отношений частей. Несомненно, что указанные различия требуют дополнительного более подробного и тщательного исследования и обоснования.

В предлагаемой нами определительной таблице для вида *H. lurida* использованы значения отношения длины эпандрия к длине церок, полученные при изучении выведенных нами самцов. Аналогично, для видов *H. muehlfeldi* и *H. bimaculata* приводятся значения отношения ширины выемки гипандрия к её длине, также для выведенных нами самцов.



# **Определительная таблица самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata***

- 1(2) Ширина задней части эпандрия приблизительно равна его ширине в центральной части. Церки имеют близкую к квадратной форму с закруглёнными медиальным и латеральным углами. Эпандрий в передней и центральной частях лишён щетинок. Выемка гипандрия по форме близка к вытянутой овальной, длина которой составляет 0.51–0.53 от длины гипандрия (рис. 12А–12Г).....***H. nigricornis*** Zetterstedt, 1842
- 2(1) Ширина задней части эпандрия заметно больше ширины его центральной части
- 3(12) В центральной части эпандрия щетинки отсутствуют
- 4(7) Церки квадратной или прямоугольной формы
- 5(6) Церки удлинённой прямоугольной формы с отношением длины к ширине 1.54–1.78. Церки с оттянутыми кзади латеральными углами и закруглёнными медиальными. Тергит 8-й в форме дуги. Его задний край в медиальной части имеет небольшой выступ, в центре которого имеется небольшое округлое углубление. Гипандрий имеет дугообразную выемку, с отношением ширины выемки к её длине 1.06–1.55 (рис. 8А–8Г) ..... ***H. muehlfeldi*** Brauer, 1880
- 6(5) Церки квадратной формы с отношением длины к ширине 0.83–1.10. Тергит 8-й подковообразной формы с неровным без видимых утолщений или сужений задним краем. Гипандрий имеет выемку вытянутой овальной формы. Стернит 8-й имеет полукруглую форму (рис. 11А–11Г).....***H. ciureai*** Séguy, 1937
- 7(4) Церки имеют округлую форму
- 8(9) В передней части гипандрия на его абдоминальной стенке имеется утолщение чашеобразной формы. Выемка гипандрия воронкообразной формы, длина которой 0.47–0.52 от его длины (рис. 13А–13Г).....***H. montana montana*** Meigen, 1820
- 9(8) В передней части гипандрия на его абдоминальной стенке утолщение отсутствует
- 10(11) На концах дуги 8-го тергита имеются 3 округлые выемки, расположенные последовательно друг за другом. Гипандрий имеет глубокую овальной формы выемку. Стернит 8-й имеет трапецевидную форму с закруглёнными углами (рис. 5А–5Г) .....***H. lurida*** Fallén, 1817

- 11(10) На концах дуги 8-го тергита округлые выемки отсутствуют. Латеральные и медиальные углы церок округлой формы. Выемка гипандрия имеет форму, близкую к треугольной с сильно закруглённой вершиной. Стернит 8-й имеет форму полуокружности (рис. 10А–10Г).....***H. lundbecki lundbecki*** Lyneborg, 1960
- 12(3) В центральной части эпандрия имеются щетинки
- 13(14) В центральной части эпандрия имеется от 4 до 7 щетинок, расположенных вдоль латерального края. Стернит 8-й имеет треугольную форму с закруглёнными углами. Щетинки располагаются в виде вытянутого треугольного, направленного вершиной к переднему краю стернита. В передней части 8-го тергита на концах дуги имеются по 3–5 округлых выемок. Гипандрий имеет выемку дугообразной формы (рис. 7А–7Г) .....***H. bimaculata*** Macquart, 1826
- 14(13) В центральной части эпандрия имеется 1–3 щетинки, расположенные ближе к латеральному краю
- 15(16) Стернит 8-й имеет форму, близкую к полукругу, и его передний край имеет широкую дугообразную выемку, длина которой составляет 0.08–0.12 от длины стернита. Тергит 8-й дугообразной формы, и на заднем крае в центральной части имеется выступ, длина которого составляет не более 0.38 от длины дуги. В центре этого выступа имеется углубление в виде борозды. Выемка гипандрия дугообразной формы (рис. 9А–9Г) .....***H. distinguenda distinguenda*** Verrall, 1909
- 16(15) Стернит 8-й имеет форму полуовала, и на его переднем крае дугообразная выемка отсутствует. Тергит 8-й дугообразной формы, и на заднем крае в центральной части имеется небольшой выступ, длина которого составляет 0.53–0.60 от длины тергита. В центральной части дуги 8-го тергита имеется крупное углубление, в котором может быть сквозная перфорация. Выемка гипандрия треугольной формы (рис. 6А–6Г) ..... ***H. nitidifrons confiformis*** Chvála et Moucha, 1971

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность О.Г. Овчинниковой и Г.М. Сулеймановой (ЗИН РАН, С.-Петербург), оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также А.А. Пржиборо (ЗИН РАН) за консультативную помощь.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агасой В.В. 2020. Модификация методики изучения строения генитального аппарата слепней (Diptera: Tabanidae). Паразитология 54 (1): 49–56. [Agasoi V.V. 2020. Modified technique to study the genital apparatus structure of horseflies (Diptera, Tabanidae). Parazitologiya 54 (1): 49–56. (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S123456780601006X>
- Вислевская Е.Ю., Гапонов С.П. 2016а. Использование дополнительных признаков для идентификации самцов близких видов слепней рода *Hybomitra* (*Hyb. muehlfeldi* Br. и *Hyb. ciureai* Seg.) Научные ведомости Белгородского государственного университета, серия Естественные науки, 11 (232), выпуск 35: 94–99. [Vislevskaya E.U., Gaponov S.P. 2016a. Use of additional characters to identify males of closely related horseflies of the genus *Hybomitra* (*Hyb. muehlfeldi* Br. and *Hyb. ciureai* Seg.). Scientific Bulletin of Belgorod State University, Series Natural Sciences, 11 (232), issue 35: 94–99. (in Russian)]
- Вислевская Е.Ю., Гапонов С.П., 2016б. К идентификации самцов близких видов слепней рода *Hybomitra* (*H. distinguenda* Verr. и *H. nitidifrons confiformis* Szil.). Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация 3: 63–67. [Vislevskaya E.U., Gaponov S.P., 2016b. On the identification of males of closely related species of the genus *Hybomitra* (*H. distinguenda* Verr. and *H. nitidifrons confiformis* Szil.), Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy 3: 63–67. (in Russian)]. <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2016/03/2016-03-11.pdf>
- Овчинникова О.Г. 1989. Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera-Orthorrhapha (Diptera). Ленинград, ЗИН АН СССР, 167 с. [Ovchinnikova O.G. 1989. Genital musculature of male Diptera Brachycera-Orthorrhapha (Diptera). Leningrad, ZIN AN USSR, 167 pp. (in Russian)]
- Олсуфьев Н.Г. 1937. Слепни (Tabanidae). Фауна СССР. Т. 7. Вып. 2, М.–Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 433 с. [Olsufiev N.G. 1937. Horseflies (Tabanidae). Fauna of the USSR. T. 7. Issue 2, M.–L., Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 433 pp. (in Russian)]
- Олсуфьев Н.Г. 1977. Слепни (семейство Tabanidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т.7. Вып. 2, Л.: Наука, 436 с. [Olsufiev N.G. 1977. Horseflies (family Tabanidae). Fauna of the USSR. Diptera insects. V. 7. Issue 2, L., Nauka, 436 pp. (in Russian)]
- Тертерян А.Е. 1979. Морфология терминалий самцов палеарктических видов слепней (Diptera, Tabanidae). Ереван: Издательство Академии наук Армянской ССР, 126 с. [Terteryan A.E. 1979. Morphology of the terminalia of male Palaearctic horsefly species (Diptera, Tabanidae). Yerevan, Publishing house of the Academy of Sciences of the Armenian SSR, 126 pp. (in Russian)]
- Тертерян А.Е., Саркисян М.К. 1975. К вопросу об использовании строения гениталий самцов в систематике слепней (Diptera, Tabanidae). Энтомологическое обозрение 54 (4): 880–889. [Terteryan A.E., Sarkisyan M.K. 1975. On the use of the structure of male genitalia in the taxonomy of horseflies (Diptera, Tabanidae). Entomological Review 54 (4): 880–889. (in Russian)]

- Штакельберг А.А., Тертерян А.Е. 1953. О морфологическом строении придатков полового аппарата самок слепней (Diptera, Tabanidae). ДАН Армянской ССР 16 (2): 53–64. [Shtakelberg A.A., Terteryan A.E. 1953. On the morphological structure of the genital appendages of female horseflies (Diptera, Tabanidae). DAN of the Armenian SSR 16 (2): 53–64. (in Russian)]
- Шевченко В.В. 1960. О таксономическом значении особенностей строения гениталий некоторых палеарктических видов слепней подсемейства Chrysopsinae (Diptera, Tabanidae). Труды Института зоологии Академии Наук КазССР 2: 157–172. [Shevchenko V.V. 1960. On the taxonomic significance of the structural features of the genitals of some Palaearctic horsefly species of the subfamily Chrysopsinae (Diptera, Tabanidae). Proceedings of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR 2: 157–172. (in Russian)]
- Bonhag P.F. 1951. The skeleto-muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). Trans. Am. ent. Soc., 77: 131–202.
- Hennig W. 1976. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A (Biologie) 283: 1–63.
- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. Annals of Mathematical Statistics, Vol. 18, 50–60.
- McAlpine J.F. 1981. Morphology and terminology. adults. In: McAlpine J.F., Petersen B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R., Wood D.M. (eds). Manual of Nearctic Diptera, Agriculture Canada, Research Branch, Vol. 1, 9–63.
- Rozkošný R., Nagatomi A. 1997. 2.26. Family Coenomyiidae. Vol. 2, 421–426. In L. Papp and B. Darvas (eds): Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera, Nematocera and Lower Brachycera. Science Herald, Budapest, 592 pp.
- Sinclair B.J. 2000. Morphology and terminology of Diptera male genitalia. In: L. Papp, B. Darvas (eds). Manual of Palaearctic Diptera, Vol. 1, 53–75.
- Sinclair B.J., Cumming J.M., Wood D.M. 1994. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Lower Brachycera. Ent. scand. 24(4) (1993): 407–432.
- Trojan P. 1979. Tabanidae Slepaki (Insecta: Diptera). Warszawa, Polska Akademia Nauk, Instytut Zoologii, 308 pp.
- Wood D.M. 1991. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera. The ground plan. Pages 255–284. In L. Weismann, I. Orszagh and A.C. Pont (eds). Proceedings of the Second International Congress of Dipterology. The Hague, 376 pp.

MORPHOLOGICAL FEATURES  
OF PREGENITAL AND GENITAL SEGMENTS  
OF MALE HORSEFLIES (DIPTERA, TABANIDAE)  
OF THE *HYBOMITRA* (S. STR.) *BIMACULATA* MACQ. GROUPS

V. V. Agasoi

**Keywords:** Diptera, Tabanidae, terminals, males, *Hybomitra bimaculata* group

SUMMARY

The terminalia of male horseflies (Diptera, Tabanidae) of the *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. Group, including *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq.: *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817), *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971), *H. bimaculata* (Macquart, 1826), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. nigricornis* (Zettstedt, 1842) and *H. montana montana* (Meigen, 1820) are described. The differences in the ratio of linear sizes of hypandria, epandria, and cerci are analyzed using the Mann–Whitney U-test. Differences in the structure of male terminalia of the species were revealed and a table for determination of males of *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. group is assumed on the basis of these differences.



**Игорь Андреевич Акимов  
(1937–2021)**

**DOI:** 10.31857/S0031184721030054

7 апреля 2021 г. ушел из жизни Игорь Андреевич Акимов, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Национальной академии наук Украины, заслуженный деятель науки и техники. Игорь Андреевич – зоолог-энциклопедист, специалист по многим направлениям акарологии, эволюционной и функциональной морфологии, экологии и эволюции животных и паразитологии. С 1987 г. он занимал должность директора Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Игорь Андреевич родился в 1937 г. в Киеве в семье учителей. Интересоваться живой природой он начал еще в детстве, и это увлечение пронес через всю жизнь.

Родители поддерживали его интерес к биологии, и спустя некоторое время он стал членом зоологического кружка Республиканской станции юных натуралистов. Станция, как потом и Дворец пионеров, служили настоящей кузницей будущих ученых. Ее воспитанниками были несколько поколений украинских биологов, среди них – М.А. Воинственский, Л.А. Смогоржевский, В.П. Шарпило и многие другие известные зоологи, которые стали впоследствии профессорами. В 1954 г. некоторые из них стали участниками Всесоюзной выставки достижений народного хозяйства. Их экспонаты были выставлены в павильоне юных натуралистов, и им, в том числе и девятикласснику Игорю Акимову, на выставке в Москве вручили медали участников ВДНХ СССР.

Будущее было определено, и в 1955 г. Игорь Андреевич поступает на биофак Киевского государственного университета (КГУ). Его учителями стали известные украинские зоологи – А.П. Маркевич, А.П. Крышталь и Б. Н. Мазурмович, которые навсегда привили ему любовь к самостоятельному мышлению. Благодаря преподавателям КГУ, еще в студенческие годы было развито умение Игоря Андреевича находить причины и следствия явлений и событий. Профессор А.П. Крышталь всячески поощрял инициативу студентов, воспитывал ответственность и обучал навыкам управления научным коллективом. Именно он доверил студенту V курса Игорю Акимову возглавить экспедицию кафедры зоологии беспозвоночных с целью сборов эктопаразитов птиц для его дипломной работы, а также для сбора прочих материалов, необходимых другим диссертантам-энтомологам.

После окончания университета Игорь Андреевич продолжил обучение в аспирантуре на кафедре зоологии беспозвоночных. Большую часть аспирантского срока молодой ученый жил и работал на учебной базе в Каневском заповеднике, среди великолепной природы Черкасской области. Там окончательно сформировались навыки самостоятельной исследовательской работы и научного мышления, были заложены основы будущей кандидатской диссертации. На базе под Каневом и в дальних экспедициях Игорь Андреевич приобретал опыт ученого и руководителя. Это пригодилось после окончания аспирантуры, когда на протяжении 1963–1966 г. он работал старшим научным сотрудником в лаборатории Арахноэнтомологии Киевского государственного университета. Впоследствии Игорь Андреевич говорил: «Университет помог мне осуществить мечту ...». Лаборатория стала центром молодых энтузиастов-исследователей. В разное время в ней работали будущие известные зоологи В.Г. Долин, Л.И. Францевич, Г.И. Щербак, С.В. Кононова, В.М. Лоскот и др.

Первая ступень в признании ученого научным сообществом – защита кандидатской диссертации – была преодолена им в 1965 г., вторая – защита докторской – в 1979 г. В 1966 г. произошла еще одно знаменательное событие – И.А. Акимов становится сотрудником Института зоологии НАН Украины. Это было начало нового этапа его научной жизни, который открыл новые возможности и широкие перспективы в изучении животного мира. В течение двух лет он был Ученым секретарем института и диссертационного совета, что ему позволило принять активное участие в творческой



жизни коллектива. По инициативе Игоря Андреевича и в результате его организационной настойчивости в 1968 г. была создана лаборатория акарологии. Это объединило творческие усилия различных специалистов в рамках единого подразделения и повысило научную отдачу коллектива, работавшего над исследованием разных сторон одной проблемы. Впоследствии лаборатория стала одним из общепризнанных центров акарологических исследований Европы. В 1978 г. лаборатория акарологии была реорганизована в самостоятельный отдел, который плодотворно работает и сегодня. Это позволило еще больше расширить и углубить исследования различных групп клещей.

И.А. Акимов принимал активное участие в многочисленных съездах, конференциях и симпозиумах по акарологии, энтомологии, паразитологии, как отечественных, так и зарубежных. Благодаря его усилиям, научные достижения украинских акарологов становились известны широкому кругу специалистов других стран. В отделе проходили стажировку коллеги из Польши, Чехии, Словакии и Испании. Сотрудники отдела, особенно молодежь, в свою очередь, начали выезжать в зарубежные страны для участия в работе научных центров. Это создавало условия для проведения совместных исследований, разработок и публикаций. Вместе со своими коллегами Игорь Андреевич продолжал и экспедиционную деятельность, как в пределах Украины, так и вне ее, собирая не только коллекционный материал на Дальнем Востоке России, в Средней Азии и других местах бывшего СССР, но и живых хищных клещей, которых привозили для создания лабораторных культур и исследования возможности использования этих акарифагов в биологическом методе борьбы с вредителями.

Знаменательным событием в жизни Игоря Андреевича стало участие в рейсе научно-исследовательского судна «Академик Вернадский» по Индийскому океану. Участники этой экспедиции в шутку называли ее «рейсом на корабле «Бигль». За полгода они побывали в Кении, на Сейшелах, Маврикии, в Шри-Ланке, на Восточном побережье Индостана, Мадагаскаре, Мальдивах, в Сингапуре, на Сокотре. Это был замечательный и незабываемый опыт.

В водовороте ежедневных организационных дел Игорь Андреевич всегда находил время для научной работы над теоретическими и прикладными проблемами зоологии и акарологии. По материалам исследований он опубликовал более 250 работ, среди которых семь монографий, объединенных в цикл «Биологические особенности практически важных групп клещей». Впервые им было выполнено углубленное обоснование эколого-физиологического направления в эволюции систем органов акароидных клещей. На этой основе он описал эколого-физиологические основы их вредоносности.

За многие годы им совместно с учениками был выполнен большой объем исследований по функциональной и эволюционной морфологии ряда групп клещей, рассмотрены теоретические вопросы проблем защиты растений от клещей-вредителей. Игорь Андреевич решал задачи борьбы с варроатозом домашних пчел, с разработкой основ защиты населения от иксодового клещевого боррелиоза, или болезни Лайма. В последние годы Игорь Андреевич возглавлял проект целевой комплексной меж-

дисциплинарной программы НАН Украины видовой идентификации нематод трихинелл с помощью молекулярных маркеров и картографирования их распространения на территории Украины в связи с их опасностью для здоровья человека и животных.

Профессор И.А. Акимов охотно передавал молодым ученым свой богатый научный и методологический опыт, накопленный за годы плодотворного творческого труда. Он подготовил двух докторов и 24 кандидата наук, благодаря чему в немалой степени была создана современная украинская школа акарологов.

Более 30 лет профессор И.А. Акимов руководил Институтом зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАН Украины. Руководящая должность не испортила этого интеллигентного и мудрого человека. Последние десятилетия были нелегкими временами для науки. Однако во многом благодаря Игорю Андреевичу институт не исчез с научной карты мира. В 1990 г. И.А. Акимов был избран членом-корреспондентом НАН Украины, а в 1997 г. стал заслуженным деятелем науки и техники Украины. Он был членом Бюро отделения общей биологии НАН Украины, заместителем председателя Национальной комиссии по вопросам Красной книги Украины, Председателем Научного совета по проблемам заповедного дела и деятельности заповедников при ВВД НАН Украины. С 1988 г. И.А. Акимов был вице-президентом Украинского энтомологического общества, а с 1998 г. – президентом Украинского научного общества паразитологов. Как главный редактор журнала «Вестник зоологии», а сейчас “Zoodiversity”, И.А. Акимов приложил много усилий для повышения уровня этого издания, популярного сегодня не только среди украинских зоологов, и предложил его новое название.

Память об Игоре Андреевиче Акимове, выдающемся ученом-исследователе и многостороннем человеке, навсегда сохранится в сердцах его коллег. Редколлегия журнала «Паразитология» выражает глубокие соболезнования родным и коллегам Игоря Андреевича.

*Редколлегия журнала «Паразитология»  
Паразитологическое общество при РАН  
e-mail: parazitologiya@zin.ru*