

СОДЕРЖАНИЕ

Том 54, № 4, 2020

Сезонная динамика активности слепней (Diptera: Tabanidae) в Псковской области <i>Агасой В. В., Прокофьев В. В., Медведев С. Г.</i>	267
Оценка возможной роли иксодовых клещей в природных очагах туляремии лесостепной зоны европейской части России <i>Кормилицына М. И., Коренберг Э. И., Михайлова Т. В., Ковалевский Ю. В., Амирханян А. В., Транквилевский Д. В., Ромашов Б. В., Квасов Д. А., Саломатина А. М.</i>	285
О распространении скребня <i>Neoechinorhynchus tumidus</i> (Еоасантосерфала: Neoechinorhynchidae) в северной Азии <i>Е. И. Михайлова</i>	298
Micro-CT as a method to visualize intramolluscan stages of Digenea <i>Kremnev G. A., Kryuchkova L. Y., Miroljubov A. A., Kalashnikova V. A., Krupenko D. Y.</i>	312
Фауна и экология кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) государственного природного заповедника «Нургуш» Кировской области <i>Панюкова Е. В., Целищева Л. Г., Пестов С. В., Колесникова А. А., Бакка С. В., Ходж Д. М., Шарахова М. В.</i>	322
Список видов иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) России <i>Н. В. Цапко</i>	341

CONTENTS

Vol. 54, No. 4, 2020

Seasonal dynamics of activity of horseflies (Diptera: Tabanidae) in Pskov Province <i>Agasoi V. V., Prokofiev V. V., Medvedev S. G.</i>	267
Evaluation of the possible role of ixodid ticks in natural tularemia foci in the forest-steppe zone of the European Russia <i>Kormilitsyna M. I., Korenberg E. I., Mikhaylova T. V., Kovalevskii Yu. V., Amirkhanyan A. V., Trankvilevsky D. V., Romashov B. V., Kvasov D. A., Salomatina A. M.</i>	285
On the distribution of the <i>Neoechinorhynchus tumidus</i> (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) in northern Asia <i>Mikhailova E. I.</i>	298
Micro-CT as a method to visualize intramolluscan stages of Digenea <i>Kremnev G. A., Kryuchkova L. Y., Mirolubov A. A., Kalashnikova V. A., Krupenko D. Y.</i>	312
Fauna and ecology of mosquitoes (Diptera: Culicidae) of “Nurgush” natural reserve, Kirov Province <i>Panyukova E. V., Tselishcheva L. G., Pestov S. V., Kolesnikova A. A., Bakka S. V., Hodge D. M., Sharakhova M. V.</i>	322
A checklist of the ticks (Acari: Ixodidae) of Russia <i>Tsapko N. V.</i>	341

УДК 595.772 (470.25)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ СЛЕПНЕЙ (DIPTERA: TABANIDAE) В ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. В. В. Агасой^{а, *}, В. В. Прокофьев^{а, *}, С. Г. Медведев^{б, **}

^а Псковский государственный университет,

пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия

^б Зоологический институт РАН,

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: veraagasojl@rambler.ru, kafzoeco@pskgu.ru

**e-mail: smedvedev@zin.ru, sgmed@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2020 г.

После доработки 10.06.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

Изучена сезонная динамика лёта слепней (Diptera, Tabanidae), принадлежащих к 30 видам из 6 родов. Результаты исследования показали, что лёт слепней в значительной степени регулируется такими абиотическими факторами, как температура и относительная влажность воздуха. Лёт слепней начинается при температуре воздуха не ниже +15 °С и относительной влажности не ниже 57 %. Отмечены видовые различия в сезонной интенсивности лёта слепней. Выявлены группы по началу лёта: весенние (конец мая), раннелетние (начало июня) и летние (начало июля). Различия в сроках вылета связываются с оптимальными условиями развития личинок и куколок слепней, зависящих от таких абиотических факторов, как температура и влажность. Предложен алгоритм расчета многолетней сезонной динамики активности лёта слепней с использованием показателей среднедекадных, среднемесячных температур и относительной влажности воздуха и суммы эффективных температур. Подобный алгоритм может использоваться для прогнозирования активности лёта слепней.

Ключевые слова: слепни, Tabanidae, Diptera, сезонная динамика, фауна, Псковская область

DOI: 10.31857/S123456780604001X

Слепни (Tabanidae) относятся к кровососущим насекомым из комплекса гнуса и имеют важное практическое значение как потенциальные переносчики возбудителей ряда инфекционных болезней, в том числе туляремии, сибирской язвы, инфекционной анемии лошадей, некоторых форм трипаносомозов и так далее (Tärnvik, 2007). В част-

ности, согласно данным эпиданамнеза, проведенного ФКУЗ «Противочумный центр» Российской Федерации (Москва), в 2005 г. переносчиками туляремии являлись преимущественно кровососущие членистоногие. При этом у 77 % больных отмечали укусы насекомых, в том числе 20 % – укусы слепней и оводов (Безсмертный и др., 2008). На территории Псковской области в 2016 и 2017 годах обнаружены мелкие млекопитающие (рыжая полевка, буроzubка, желтогорлая мышь и так далее), инфицированные туляремией (Кудрявцева и др., 2018). В 2018 г. из воды различных водоемов Псковской области, расположенных в Островском и Палкинском районах, было выделено шесть культур туляремийного микроба, а в Гдовском р-не зафиксировано заболевание туляремией (Кудрявцева и др., 2019). По данным ФКУЗ «Противочумный центр» РФ (Москва), за последние 20 лет динамика заболевания туляремией на территории России имела волнообразный характер с резким ростом каждые 8–10 лет (соответственно, в 1995, 2005 и 2013 годах) (Кудрявцева и др., 2016). Поэтому знание особенностей сезонной динамики активности слепней важно при определении трансмиссивного значения этих эктопаразитов и при планировании мер борьбы с представителями сем. *Tabanidae*, как потенциальными переносчиками опасных для человека заболеваний.

В связи с вышеизложенным в 2011 г. нами было начато комплексное исследование фауны, биологии и экологии слепней Псковской области (Агасой и др., 2019). Настоящая работа является частью этого исследования. Целью работы стало определение оптимальных условий, регулирующих сезонную активность слепней на территории Псковской области. Известно, что в качестве факторов, потенциально регулирующих интенсивность лёта слепней, выступают температура и относительная влажность воздуха (Baggos, 2001; Krčmar, 2004, 2005). Поэтому при проведении исследования мы учитывали эти факторы как способные регулировать динамику активности слепней.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводились на модельном участке в окрестностях дер. Молоди (58.022993, 28.710237) Струго-Красненского р-на Псковской области. Наблюдения выполнены в весенне-летний период с мая по август 2011–2013 г. и 2016–2019 г.

Территория Струго-Красненского р-на расположена в подзоне хвойных лесов в пределах Лужской возвышенности. Эта территория характеризуется существенными перепадами высот, что приводит к формированию здесь разнообразных растительных комплексов. В понижениях рельефа здесь формируются болотные комплексы, тогда как на склонах и возвышенных участках – соответственно боры-черничники и боры-беломошники. В окрестностях дер. Молоди произрастают мелколиственные леса, из которых преобладают березняки, растущие на наиболее дренированных участках. Здесь же располагаются суходольные луга, которые характеризуются закустаренностью ивой ломкой, залесенностью ольхой белой и заболоченностью. По краю деревни протекает р. Пскова.

Климатические условия района, в период проведения исследований, по данным метеостанции Струги-Красные, характеризуются следующими показателями: средние месячные температуры воздуха в январе -7.6°C , в феврале -8.3°C , в марте -4.6°C , в апреле $+2.8^{\circ}\text{C}$, в мае $+10.7^{\circ}\text{C}$, в июне $+14.2^{\circ}\text{C}$, в июле $+15.3^{\circ}\text{C}$, в августе $+14^{\circ}\text{C}$, сентябре $+9.5^{\circ}\text{C}$, в октябре $+4.1^{\circ}\text{C}$, в ноябре -0.7°C и в декабре -1.7°C . Количество дней с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$, в которые выпадали осадки, составляет 27–57 дней. Количество осадков за указанный период 96.7–197.6 мм. Средняя годовая сумма осадков 386 мм.

Для начала вылета слепней важное значение имеет количество тепла, необходимое для развития их преимагинальных стадий. Количественной характеристикой тепла служит сумма эффективных температур (сумма тепла). Сумма эффективных температур определяется по формуле: $C = (t - t_0) \times n$, где C – сумма эффективных температур; t – температура окружающей среды (реальная, наблюдаемая); t_0 – температура порога развития; n – продолжительность (длительность) развития в днях, часах (Павлова, 1974).

Сборы имаго проводили один или два раза в декаду традиционным методом с помощью энтомологического сачка (на учетчике за 20 мин) и ловушки типа «Манитоба» (Скуфьин, 1973) или навесной ловушки с черной шаровой мишенью для усиления притяжения (Bradley, 2019). Отлов осуществляли в 3 биотопах: на берегах стоячего эвтрофного водоема (6 385 экз.), на влажно-разнотравном лугу (6 410 экз.) и на суходольном лугу вблизи р. Пскова (740 экз.).

Стоячий эвтрофный водоем находится в мелколиственном лесу с преобладанием березы повислой, осины, ольхи серой, а в кустарниковом ярусе – крушины ломкой, ивы ломкой и лещины обыкновенной. С юго-западной стороны водоема по берегу расположены заросли ольхи серой и ивы ломкой. Прибрежная растительность представлена осоками, злаками, хвощами и рогозом. Берега водоема пологие и покрыты хорошо выраженным моховым покровом из гипновых мхов.

Влажно-разнотравный луг с восточной стороны ограничен проселочной дорогой, с западной стороны – лесной полосой, в которой преобладают береза повислая и осина, а также имеется хорошо развитый кустарниковый ярус, представленный ольхой серой, крушиной ломкой и ивой ломкой. С южной стороны луга проходит мелиоративная канава, в связи с чем участок луга, прилегающий к ней, заболочен. Микрорельеф луга характеризуется наличием пониженных участков, которые также заболочены. На заболоченных участках луга флора представлена разнотравно-злаковой ассоциацией и мхами родов атрихум, мниум и дикраниум. В местах наибольшей заболоченности встречается рогоз.

Суходольный луг вблизи р. Пскова открытый, хорошо продуваемый ветрами, расположен на возвышенности. Растительность луга представлена злаково-разнотравными ассоциациями. Древесные и кустарниковые формы на лугу отсутствуют.

Для характеристики интенсивности лёта слепней использовали шкалу, предложенную Скуфьиным (1973). Согласно этой шкале (при этом учетчик стоит на одном месте), лёт является единичным, если количество слепней, пойманных сачком за 20 мин, от 1 до 3 экз., слабым – 4–10 экз., умеренным – 11–25 экз., обильным – 26–50 экз. и массовым свыше 50 экз.

Численные соотношения видов (индекс доминирования) определяли также по методике Скуфьина (1973). Согласно этой методике, доминирующими или массовыми считаются виды,

число особей которых в сборах превышает 8 %, многочисленными видами – от 2 до 8 %, мало-численными – от 0.5 до 2 % и редкими – менее 0.5 %.

Для характеристики сезонной динамики лёта слепней использовали индекс сезонности.

Индекс сезонности рассчитывается по формуле:

$$I_c = \frac{\overline{y}_l}{\overline{y}_c}$$

где y_l – средний месячный уровень показателя в конкретный месяц за три и более года, y_c – среднегодовое значение показателя за весь период наблюдений (Громыко, 2005). Рассчитанные значения индекса сезонности сравниваются со значением 100 %. Если индекс сезонности превышает 100 % – это свидетельствует об увеличении, а если меньше 100 % – о снижении интенсивности лёта в исследуемые сроки за весь период наблюдений. Для получения более точных результатов этот индекс нами рассчитывался не только на месяц, но и на декаду.

Зависимость между количеством отловленных слепней и погодными условиями (температура и относительная влажность воздуха) в период проведения сборов определяли с помощью коэффициента корреляции (метод Пирсона). Согласно этой методике, оценка корреляционной связи проводится по значениям коэффициента корреляции. Сила связи между показателями сильная при значениях корреляционного коэффициента от ± 1.0 до ± 0.7 , средняя – от ± 0.699 до ± 0.3 и слабая – от ± 0.299 до 0 (Громыко, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты наблюдений показали, что лёт слепней в разные годы начинался и заканчивался в разные сроки. Всего в период наблюдений было отмечено 30 видов слепней, принадлежащих к 6 родам. Общее количество отловленных имаго составило 13535 особей (табл. 1 и 2).

Таблица 1. Количество особей слепней родов *Atylotys*, *Chrysops*, *Haematopota*, *Heptatoma*, собранных в окрестностях дер. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в период с 2011 по 2019 г.

Table 1. The number of *Atylotus*, *Chrysops*, *Haematopota*, *Heptatoma* horsefly specimens collected near the village Molody, Strugo-Krasnensky district, Pskov Province in 2011–2019

Год	Месяц/ Декада	Код вида											
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
2011	Ин/І	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин /ІІ	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0
	Ин/ІІІ	0	0	5	0	0	0	1	0	5	0	0	0
	Ил/І	0	0	37	1	2	3	42	3	7	65	18	0
	Ил/ІІ	0	4	13	0	0	1	13	3	4	524	65	2
	Ил/ІІІ	0	1	4	0	0	0	6	8	2	289	37	0
	Авг/І	0	1	0	0	0	0	0	2	0	70	4	0

2012	Ин/І	2	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/ІІ	0	0	31	0	0	0	9	0	4	0	3	0
	Ин/ІІІ	0	0	0	2	0	10	8	0	0	0	0	0
	Ил/І	0	1	10	4	1	0	14	0	1	42	4	1
	Ил/ІІ	0	0	0	0	0	0	3	0	0	51	4	0
	Ил/ІІІ	1	3	0	0	0	0	1	2	0	325	90	0
	Авг/І	0	0	0	0	0	0	0	0	0	161	34	0
	Авг/ІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	2	0
2013	Май/ІІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	Ин/І	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/ІІ	0	0	32	0	0	0	15	0	2	0	2	1
	Ин/ІІІ	4	0	6	2	0	0	6	1	0	28	8	2
	Ил/І	0	0	0	0	0	0	4	0	0	13	4	0
	Ил/ІІ	0	0	8	0	0	0	3	0	0	225	95	2
	Авг/І	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	9	0
2016	Ин/І	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	6
	Ин/ІІ	2	0	19	2	0	0	9	1	4	29	11	4
	Ин/ІІІ	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
	Ил/І	0	0	0	2	0	0	0	0	0	14	1	0
	Ил/ІІ	0	3	0	0	0	0	0	2	0	204	84	0
	Ил/ІІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	175	39	0
	Авг/І	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	11	0
2017	Ин/ІІ	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	2
	Ин/ІІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ил/І	0	0	5	0	0	0	3	0	0	67	0	2
	Ил/ІІ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	155	0	5
	Ил/ІІІ	2	1	18	3	0	1	34	0	0	85	38	10
	Авг/ІІ	0	0	0	1	0	0	2	0	0	201	45	5
2018	Май/ІІІ	0	0	60	0	0	0	33	0	2	0	0	22
	Ин/ІІІ	1	0	24	2	1	0	103	0	0	34	15	37
	Ил/ІІІ	1	0	0	0	0	0	1	0	2	82	34	16
	Авг/І	0	0	0	1	0	0	2	0	0	98	24	0
	Авг/ІІ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	156	34	0
2019	Май/ІІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/І	0	0	76	2	0	0	14	0	1	0	0	11
	Ил/ІІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	156	34	0
	Авг/ІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	58	21	0

Примечания. Ин – июнь, Ил – июль, Авг – август; 01 – *Atylotus f. fulvus*, 02 – *A. rusticus*, 03 – *Chrysops c. caecutiens*, 04 – *Ch. divaricatus*, 05 – *Ch. nigripes*, 06 – *Ch. relictus*, 07 – *Ch. viduatus*, 08 – *Haematopota italica*, 09 – *H. crassicornis*, 10 – *H. p. pluvialis*, 11 – *H. subcylindrica*, 12 – *Heptatoma p. pellucens*.

Таблица 2. Количество особей слепней родов *Hybomitra* и *Tabanus* собранных в окрестностях дер. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в период с 2011 по 2019 г.

Table 2. The number of *Hybomitra* and *Tabanus* horsefly specimens collected near the village Molody, Strugo-Krasnensky district, Pskov Province in 2011–2019

Год	Месяц/ Декада	Код вида																	
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18
2011	Июл	0	11	0	0	0	0	3	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0
	Июл/II	0	6	1	0	0	1	0	0	0	1	1	3	0	0	0	1	0	0
	Июл/III	0	15	0	1	0	0	5	0	1	2	4	0	0	0	5	0	12	0
	Июл/I	0	16	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	4	7	0	10	0
	Июл/II	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	2	0	0	6	18	0	32	1
	Июл/III	0	0	2	0	0	0	2	0	0	6	2	0	0	7	20	1	8	0
	Авг/I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
2012	Июл	0	33	6	4	0	0	8	17	0	2	13	0	0	0	0	0	0	0
	Июл/II	4	356	24	30	6	0	222	35	2	53	107	14	1	7	5	0	14	0
	Июл/III	0	197	16	7	1	0	8	4	1	33	6	0	1	0	7	1	7	0
	Июл/I	4	478	45	80	13	0	42	0	0	209	8	0	0	2	121	0	250	1
	Июл/II	0	31	2	8	0	0	3	0	0	15	0	0	0	0	16	0	13	0
	Июл/III	0	7	3	1	0	0	3	0	1	2	0	0	0	0	43	0	0	0
	Авг/I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
2013	Авг/II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Май/III	1	128	0	1	0	0	24	22	0	4	152	1	0	0	0	0	1	0
	Июл/I	0	105	2	0	0	0	20	20	1	3	56	1	0	0	0	0	0	0
	Июл/II	5	484	28	18	4	0	144	91	0	73	120	9	0	5	7	0	12	0
	Июл/III	5	344	12	34	9	0	11	0	0	90	0	0	0	0	38	0	64	0
	Июл/I	0	49	5	11	0	0	5	0	0	13	0	0	0	0	23	0	29	0
	Июл/II	0	9	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	25	0	37	0
	Авг/I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0

2016	Ин/Л	0	43	4	1	0	0	17	11	0	6	27	0	0	0	1	0	3	0
	Ин/П	8	524	40	64	11	0	181	23	2	155	80	14	1	0	50	0	102	0
	Ин/Ш	0	131	9	7	1	0	6	4	0	24	4	0	0	0	4	0	8	0
	Ил/Л	0	39	6	6	5	0	37	0	0	12	0	0	0	1	23	0	23	0
	Ил/П	0	5	2	1	0	1	0	0	0	3	0	0	0	1	25	0	9	1
2017	Ил/Ш	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Авг/Л	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/П	0	19	0	1	0	0	13	1	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/Ш	0	7	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
	Ил/Л	0	52	1	5	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	3	0
2018	Ил/П	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ил/Ш	3	83	9	20	0	0	2	0	1	61	0	0	0	0	36	0	83	0
	Авг/П	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	19	0	6	0
	Май/П	2	103	0	0	0	0	6	0	0	3	17	3	0	0	0	1	3	0
	Ин/Ш	6	348	13	108	15	0	9	0	0	203	3	0	0	1	59	0	82	0
2019	Ил/П	0	0	2	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	15	0	0	1
	Авг/Л	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	10	0	4	0
	Авг/П	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	4	0
	Май/П	0	12	0	0	0	0	1	1	0	0	8	1	0	0	0	0	0	0
	Ин/Л	10	297	0	3	2	2	36	2	0	27	35	4	0	1	0	0	29	0
2019	Ил/П	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Авг/П	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечания. Ин – июнь, Ил – июль, Авг – август; 01 – *Hybomitra arpadi*, 02 – *H. bimaculata*, 03 – *H. ciureai*, 04 – *H. d. distinguenda*, 05 – *H. kaurii*, 06 – *H. lapponica*, 07 – *H. l. lundbecki*, 08 – *H. lurida*, 09 – *H. m. montana*, 10 – *H. muehlfeldi*, 11 – *H. nitidifrons* c., 12 – *H. tarandina*, 13 – *Tabanus a. autumnalis*, 14 – *T. bovinus*, 15 – *T. bromius*, 16 – *T. cordiger*, 17 – *T. maculicornis*, 18 – *T. m. miki*.

Результаты наблюдений показали, что начало вылета слепней связано с повышением среднедекадных температур мая и июня. Первый лёт слепней отмечался не ранее третьей декады мая. В 2013, 2018 и 2019 г. начало лёта приходилось на третью декаду мая, в 2011, 2012 и 2016 г. – на первую декаду июня. При этом минимальная среднемесячная температура мая (далее $t_{\text{ср. м. в.}}$) составляла $+12.2^{\circ}\text{C}$, а минимальная среднедекадная температура в мае и июне (далее $t_{\text{ср. д. в.}}$) $+13.3^{\circ}\text{C}$. В 2017 г. лёт слепней начался позже, во второй декаде июня, при этом среднемесячная температура воздуха в мае составляла $+10.7^{\circ}\text{C}$, в первой декаде июня $t_{\text{ср. д. в.}}$ была равна $+12.2^{\circ}\text{C}$, во второй декаде – $+15.7^{\circ}\text{C}$. Среднедекадная относительная влажность воздуха (далее $U_{\text{в.}}$), за исключением 2013 г., в период начала лёта имаго была в пределах от 52.8 до 72.9 %, а в 2013 г. составила 82.2 % (табл. 3 и 4).

Окончание лёта слепней в 2011, 2012, 2017 и 2018 г. пришлось на вторую декаду августа при $t_{\text{ср. д. в.}}$ в пределах от $+15.7$ до $+17.9^{\circ}\text{C}$ и $U_{\text{в.}}$ – от 78.7 до 85.3 %. В 2013 и 2016 г. окончание лёта имаго наблюдали в первую декаду августа при $t_{\text{ср. д. в.}}$ от $+18.9$ до $+20.4^{\circ}\text{C}$ и $U_{\text{в.}}$ – от 73.9 до 84.4 %.

В 2019 г. характер лёта слепней отличался от предыдущих лет. Отличие заключалось в том, что он проходил с разрывами, а именно: с третьей декады мая по третью декаду июня при $t_{\text{ср. д. в.}}$ от $+15.5$ до $+20^{\circ}\text{C}$ и $U_{\text{в.}}$ от 62.4 до 69.1 %, а затем с третьей декады июля по вторую декаду августа при $t_{\text{ср. д. в.}}$ от $+14.7$ до $+19.1^{\circ}\text{C}$ и $U_{\text{в.}}$ от 70.7 до 78.6 %. При этом в первую и вторую декады июля лёт слепней не был отмечен, а $t_{\text{ср. д. в.}}$ составляла соответственно $+14.7$ и $+15.8^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{в.}}$ – 74.7 и 78.6 % (табл. 3, 4).

Общая продолжительность лёта слепней во время наблюдений колебалась от 58 до 77 дней, при этом период массового лёта составил лишь 5–15 дней.

Анализ видовых особенностей сезонной динамики активности слепней показал, что в 2011 и 2012 г. первыми вылетали 8 видов слепней из 5 родов, в 2013 г. – 10 видов из 3 родов, в 2016 г. – 11 видов из 4 родов, в 2017 г. – 8 видов из 3 родов, в 2018 г. – 12 видов из 5 родов и в 2019 г. – 5 видов принадлежащие к 1 роду.

Среди изученных видов первыми всегда вылетали *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960) и *H. nitidifrons confiformis* (Szilady, 1914). При этом для *H. bimaculata* массовый лёт отмечен в 2013 и 2018 г., обильный лёт – в 2012 и 2016 г., умеренный лёт – в 2011, 2017 и 2019 г. Для *H. nitidifrons confiformis* массовый лёт пришёлся на 2013 г., обильный – на 2016 г., умеренный – на 2012, 2017 и 2018 г., слабый – на 2019 г. и единичный – на 2011 г. Для *H. l. lundbecki* умеренный лёт отмечен в 2013 г., 2016 г. и 2017 г., слабый – в 2012 г. и 2018 г. и единичный – в 2011 и 2019 г.

Начало лёта остальных исследованных видов не всегда совпадало с началом лёта *H. bimaculata*, *H. l. lundbecki* и *H. nitidifrons confiformis*. При этом для *H. lurida* (Fallen, 1817) лёт был умеренным в 2013 и 2016 г., слабым – в 2012 г., единичным – в 2019 г.

Таблица 3. Сезонная динамика изменений температуры воздуха с 2011 по 2019 г. в дер. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области

Table 3. The seasonal dynamics of air temperature changes in the village Molody, Strugo-Krasnensky District, Pskov Province in 2011– 2019

Месяц	Декада	Температура воздуха, °C						
		2011	2012	2013	2016	2017	2018	2019
Май	I	9.0	11.5	13.3	14.1	7.1	13.3	7.4
	II	13.0	13.3	18.5	13.2	10.8	16.8	14.5
	III	14.4	14.0	16.1	16.8	14.1	17.7	15.5
	t _{ср. м. в.}	12.2	12.9	16.0	14.7	10.7	15.9	12.4
Июнь	I	20.6	13.3	20.1	14.6	12.2	14.3	19.8
	II	16.9	16.8	16.2	16.0	15.7	18.0	20.0
	III	17.1	15.6	21.0	20.7	14.4	17.0	18.1
	t _{ср. м. в.}	18.2	15.2	19.1	17.1	14.1	16.5	19.3
Июль	I	21.8	21.0	19.4	17.4	15.2	15.7	14.7
	II	20.5	16.0	18.3	18.3	15.9	22.3	15.8
	III	21.6	20.3	17.9	20.9	17.8	22.9	19.1
	t _{ср. м. в.}	21.4	19.1	18.6	18.9	16.3	20.3	16.3
Август	I	17.7	17.8	20.4	17.8	17.9	16.0	14.7
	II	17.4	15.7	16.7	15.0	18.6	18.0	17.0
	III	16.9	14.6	15.0	17.7	13.7	21.2	17.5
	t _{ср. м. в.}	17.3	16.0	17.3	16.8	16.7	18.4	16.4

Примечания. t_{ср. м. в.} – среднемесячная температура воздуха.

Таблица 4. Сезонная динамика изменений относительной влажности воздуха с 2011 по 2019 г. в дер. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области

Table 4. The seasonal dynamics of relative humidity changes in the village Molody, Strugo-Krasnensky District, Pskov Province in 2011– 2019

Месяц	Декада	Относительная влажность воздуха (U _в), %						
		2011	2012	2013	2016	2017	2018	2019
Май	I	62.2	58.0	52.7	56.4	52.9	60.8	68.1
	II	72.3	68.2	71.9	55.6	56.5	59.6	62.1
	III	70.4	70.1	82.8	68.2	68.0	52.8	72.9
	U _{ср. м. в.}	68.3	65.4	69.1	60.0	59.1	57.7	67.7
Июнь	I	58.6	66.8	65.9	57.6	71.2	57.8	62.4
	II	75.9	71.6	71.7	73.3	71.2	66.3	69.1
	III	74.9	72.3	75.2	74.4	71.2	66.5	64.8
	U _{ср. м. в.}	69.8	70.2	70.9	68.4	71.2	63.5	65.4
Июль	I	72.4	68.3	70.8	78.0	74.2	81.2	78.8
	II	75.7	80.3	72.8	77.5	80.0	69.5	74.7
	III	74.5	71.7	81.9	83.7	76.7	73.3	70.7
	U _{ср. м. в.}	74.2	73.4	75.2	79.8	77.0	74.7	74.7
Август	I	72.2	74.0	73.9	84.4	77.9	67.4	78.6
	II	85.3	81.9	79.5	84.6	78.7	79.2	77.2
	III	81.1	82.7	77.9	78.5	84.5	77.7	76.6
	U _{ср. м. в.}	79.6	79.5	77.1	82.5	80.4	74.8	77.4

Примечания. U_{ср. м. в.} – среднемесячная относительная влажность воздуха.

Массовый лёт *Chrysops caecutiens caecutiens* (L., 1758) отмечен в 2018 г., умеренный – в 2012 г., слабый – в 2016 и 2017 г., единичный – в 2011 г. Для *Ch. viduatus* (Fabricius, 1794) обильный лёт отмечен в 2018 г., единичный – в 2017 г.

Для части видов начальный лёт характеризовался как единичный. К ним относятся: *Haematopota crassicornis* (Wahlberg, 1848), *Hybomitra arpadi* (Szilady, 1923), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. tarandina* (L., 1761), *Tabanus cordiger* (Meigen, 1820), *T. bromius* (L., 1761) и *T. maculicornis* (Zetterstedt, 1842). При этом *Hybomitra tarandina* вылетала среди первых в 2011, 2013, 2018 и 2019 г., *Tabanus bromius* – в 2016 г., *Hybomitra d. distinguenda* – в 2012, 2013, 2016 и 2017 г., *Haematopota crassicornis* – в 2018 г., *Hybomitra arpadi* – в 2013 и 2018 г., *Tabanus cordiger* – в 2018 г. и *T. maculicornis* – в 2013, 2016, 2018 г.

Анализ интенсивности лёта изученных видов по декадам показал, что в период наблюдений для *Hybomitra bimaculata* наибольшая интенсивность (массовый лёт) отмечена с третьей декады мая по первую декаду июля, для *H. nitidifrons confiformis* – с третьей декады мая по третью декаду июня, для *H. d. distinguenda* и *Tabanus maculicornis* – со второй декады июня по первую декаду июля, для *T. bromius* – с третьей декады июня и в первую декаду июля, для *Chrysops viduatus* – в третьей декаде июня, для *Haematopota p. pluvialis* (L., 1758) – с первой декады июля по вторую декаду августа и *H. subcylindrica* (Pandelle, 1883) – во второй и третьей декадах июля. В остальные периоды активности интенсивность лёта может быть разной.

Для видов *Hybomitra ciureai* (Seguy, 1937) и *Heptatoma p. pellucens* (Fabricius, 1776) массовый лёт не отмечен. Для них наибольшая интенсивность лёта характеризуется как обильная, приходящаяся для *Hybomitra ciureai* на вторую декаду июня и первую декаду июля, а для *Heptatoma p. pellucens* – на третью декаду июня.

Для видов *Atylotus f. fulvus* (Meigen, 1820), *A. rusticus* (L., 1767), *Chrysops divaricatus* (Loew, 1858), *Ch. nigripes* (Zetterstedt, 1840), *Ch. relictus* (Meigen, 1820), *Haematopota italica* (Meigen, 1804), *H. crassicornis*, *Hybomitra arpadi*, *H. lapponica* (Wahlberg, 1848), *H. m. montana* (Meigen, 1820), *Tabanus a. autumnalis* (L., 1762), *T. bovinus* (L., 1758), *T. cordiger* и *T. m. miki* (Brauer, 1880) отмечался лишь слабый или единичный лёт.

Только единичный лёт зафиксирован для *Chrysops nigripes* в третьей декаде июня и первой декаде июля, для *Hybomitra lapponica* – в первой и второй декадах июня, второй декаде июля и второй декаде августа, для *H. m. montana* с первой по третью декаду июня и в третью декаду июля, для *Tabanus a. autumnalis* во вторую и третью декады июня, для *T. cordiger* в третью декаду мая, вторую и третью декады июля, третью декаду июля и *T. m. miki* с первой по третью декады июля.

Подекадный анализ индекса доминирования в период наблюдений показал, что с третьей декады мая по вторую декаду июля преобладали слепни из группы видов «*bimaculata*»: *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880) и *H. nitidifrons confiformis*. При этом *H. bimaculata* доминировал в сборах второй декады июня (2012, 2013 и 2016 г.), третьей декады июня (2013 и 2018 г.) и первой декады июля (2012 г.). Для *H. muehlfeldi* отмечен массовым видом в третьей декаде июня (2018 г.). В сборах во второй декаде июня многочисленными были виды *H. lurida* (2013 г.), *H. nitidifrons confiformis* и *H. l. lundbecki* (2012, 2013 и 2016 г.). За период со второй декады по первую декаду июля в большом количестве встречались виды *H. muehlfeldi* (2012 и 2013 г.) и *H. d. distinguenda* (2012, 2016 и 2018 г.). В июне и третьей декаде июля вид из группы «*bimaculata*» *H. m. montana* отмечен как редко встречающийся.

Слепни группы видов «*bromius*» встречались в меньшем количестве. Виды *Tabanus bromius* и *T. maculicornis* начинали лёт в первой декаде июня (2016 и 2019 г.), во второй декаде июня (2012, 2013 и 2017 г.) или в третьей декаде июня (2018 г.). Многочисленно встречались они во второй декаде июня (2016 г.), третьей декаде июня (2016 и 2018 г.) и третьей декаде июля (2017 г.). *Tabanus m. miki* единично отмечен в первой декаде июля (2012 г.), второй декаде июля (2011 г.) и третьей декаде июля (2018 г.).

Во вторую декаду июня (2012, 2013 и 2016 г.) или в третью декаду июня (2017 и 2018 г.) к уже имеющимся видам прибавляются дождёвки *Haematopota p. pluvialis*, *H. subcylindrica* и *H. italica*. При этом во второй декаде июля (2011, 2016 и 2017 г.), третьей декаде июля (2011 и 2019 г.) и во второй декаде августа (2017, 2018 и 2019 г.) в сборах массово представлен вид *H. p. pluvialis*, многочисленно – *H. subcylindrica*. *H. italica* отмечен как малочисленный вид только в третьей декаде июля 2011 г., в другие годы он редко встречающийся (табл. 5).

Слепни из группы видов «*kaurii*» (*H. arpadi*, *H. kaurii* и *H. lapponica*) в период наблюдений в сборах встречались единично. Исключение составил *H. kaurii* (Chwala et Lyneborg, 1970), который был отмечен лишь единожды как малочисленный в третью декаду июня 2019 г.

Анализ индекса доминирования видов, рассчитанного за весь период наблюдений, показал, что в соответствии со шкалой, предложенной Скуфыным (1975), к массовым относятся только два вида – *Hybomitra bimaculata* и *Haematopota p. pluvialis* (табл. 5). Расчёт индекса сезонности (далее *Ic*) показал, что сезонный фактор обуславливает увеличение численности для *Hybomitra bimaculata* – во второй декаде июня (*Ic* = 244 %), для *Haematopota p. pluvialis* – во второй (*Ic* = 330 %) и третьей (*Ic* = 380 %) декадах июля. Корреляционная связь между количеством отловленных слепней и средней температурой воздуха для *Hybomitra bimaculata* в третьей декаде мая сильная

Таблица 5. Индекс доминирования видов слепней за период с 2011 по 2019 г. в окрестностях дер. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области

Table 5. Horsefly species dominance index for the period from 2011 to 2019, near the village Molody, Strugo-Krasnensky District, Pskov Province

Вид	Индекс доминирования (количество особей)									
	Май	Июнь			Июль			Август		
	III	I	II	III	I	II	III	I	II	
<i>Aylotus f. fulvus</i>	0 (0)	0 (0)	0.01 (2)	0.04 (5)	0.01 (2)	0 (0)	0.02 (3)	0 (0)	0.01 (1)	
<i>A. rusticus</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.01 (1)	0.05 (7)	0.04 (5)	0.01 (1)	0 (0)	
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	0.44 (60)	0.75 (101)	0.65 (88)	0.26 (35)	0.38 (52)	0.16 (21)	0.16 (22)	0 (0)	0 (0)	
<i>Ch. divaricatus</i>	0 (0)	0.01 (2)	0.01 (2)	0.04 (6)	0.05 (7)	0.01 (2)	0.02 (3)	0 (0)	0.01 (1)	
<i>Ch. nigripes</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.01 (1)	0.02 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	
<i>Ch. relictus</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.07 (10)	0.02 (3)	0.01 (1)	0.01 (1)	0 (0)	0 (0)	
<i>Ch. viduatus</i>	0.24 (33)	0.10 (14)	0.27 (36)	0.88 (119)	0.47 (63)	0.14 (19)	0.31 (42)	0 (0)	0.01 (2)	
<i>Haematopota italica</i>	0 (0)	0 (0)	0.01 (1)	0.01 (1)	0.02 (3)	0.04 (5)	0.07 (10)	0.01 (2)	0 (0)	
<i>H. crassicornis</i>	0.01 (2)	0.01 (1)	0.08 (11)	0.04 (5)	0.06 (8)	0.03 (4)	0.04 (5)	0 (0)	0 (0)	
<i>H. p. pluvialis</i>	0 (0)	0 (0)	0.21 (29)	0.47 (64)	0.99 (134)	7.42 (1004)	8.22 (1112)	2.11 (285)	2.04 (276)	
<i>H. subcylindrica</i>	0 (0)	0 (0)	0.12 (16)	0.17 (23)	0.20 (27)	1.83 (248)	2.01 (272)	0.41 (56)	0.50 (68)	
<i>Heptatoma p. pellucens</i>	0.18 (25)	0.13 (17)	0.05 (7)	0.29 (39)	0.02 (3)	0.07 (9)	0.19 (26)	0 (0)	0.04 (5)	
<i>Hybomitra arpadi</i>	0.02 (3)	0.07 (10)	0.13 (17)	0.08 (11)	0.03 (4)	0 (0)	0.02 (3)	0 (0)	0 (0)	
<i>H. bimaculata</i>	1.80 (243)	3.61 (489)	10.26 (1389)	7.70 (1042)	4.68 (634)	0.33 (45)	0.66 (90)	0 (0)	0 (0)	

<i>H. ciurei</i>	0 (0)	0.09 (12)	0.69 (93)	0.37 (50)	0.42 (57)	0.03 (4)	0.12 (16)	0 (0)	0 (0)
<i>H. d. distinguenda</i>	0.01 (1)	0.06 (8)	0.83 (113)	1.16 (157)	0.75 (102)	0.08 (11)	0.16 (21)	0 (0)	0.01 (2)
<i>H. kaurii</i>	0 (0)	0.01 (2)	0.16 (21)	0.19 (26)	0.13 (18)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>H. lapponica</i>	0 (0)	0.01 (2)	0.01 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>H. l. lundbecki</i>	0.23 (31)	0.62 (84)	4.14 (560)	0.29 (39)	0.63 (85)	0.03 (4)	0.05 (7)	0 (0)	0 (0)
<i>H. lurida</i>	0.17 (23)	0.38 (51)	1.11 (150)	0.06 (8)	0.01 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>H. m. montana</i>	0 (0)	0.01 (2)	0.03 (4)	0.01 (2)	0 (0)	0 (0)	0.01 (2)	0 (0)	0 (0)
<i>H. muehlfeldi</i>	0.05 (7)	0.29 (39)	2.08 (282)	2.61 (353)	1.76 (238)	0.18 (25)	0.56 (76)	0 (0)	0.01 (2)
<i>H. nitidifrons confformis</i>	1.31 (177)	0.98 (132)	2.44 (330)	0.13 (18)	0.07 (10)	0.01 (2)	0.01 (2)	0 (0)	0 (0)
<i>H. tarandina</i>	0.04 (5)	0.05 (7)	0.30 (40)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	0 (0)	0 (0)	0.01 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>T. bovinus</i>	0 (0)	0.01 (1)	0.09 (12)	0.01 (1)	0.05 (7)	0.05 (7)	0.05 (7)	0 (0)	0 (0)
<i>T. bromius</i>	0 (0)	0.01 (1)	0.46 (62)	0.83 (113)	1.29 (174)	0.62 (84)	0.84 (114)	0.05 (7)	19 (0.14)
<i>T. cordiger</i>	0.01 (1)	0 (0)	0.01 (1)	0 (0)	0.01 (1)	0 (0)	0.01 (1)	0 (0)	0 (0)
<i>T. maculicornis</i>	0.03 (4)	0.24 (32)	0.95 (128)	1.28 (173)	2.33 (315)	0.67 (91)	0.67 (91)	0.01 (1)	6 (0.04)
<i>T. m. miki</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.01 (1)	0.01 (2)	0.01 (1)	0 (0)	0 (0)
Всего видов	14	20	26	24	26	20	24	6	1

Примечания. I–III – декады месяца.

(0.98), в первой декаде июня и третьей декаде июня средняя (соответственно 0.55 и 0.38). Для *Haematopota p. pluvialis* эта зависимость сильная во второй и третьей декадах июля (0.76) и второй декаде августа (0.9). В другие периоды лета для перечисленных видов корреляционная связь между количеством отловленных слепней и средней температурой воздуха имеет обратную направленность ($-0.15 \div -0.34$).

Корреляция между количеством отловленных особей и относительной влажностью воздуха для *Hybomitra bimaculata* слабая в первой декаде июня (0.14), средняя во второй декаде июля (0.43), а в другие периоды она отрицательная ($-0.13 \div -0.64$). Корреляционная связь между количеством слепней *Haematopota p. pluvialis* и относительной влажностью воздуха слабая в третьей декаде июня (0.12), первой декаде июля (0.09), третьей декаде июля (0.05) и второй декаде августа (0.16), а во второй декаде июля и первой декаде августа эта связь обратная ($-0.24; -0.55$).

Во второй и третьей декадах июня и первой декаде июля интенсивность лета *Hybomitra bimaculata* снижается с массового до многочисленного, а во второй декаде июля падает, и вид становится редко встречающимся. На смену ему приходит вид *Haematopota p. pluvialis*, который во второй декаде июля является многочисленным, в третьей декаде становится массовым, а затем до конца сезона своей активности – снова многочисленным (первая и вторая декады августа).

Анализ индекса доминирования для других видов показал, что максимум лета *H. nitidifrons* с. ($I_c = 301 \%$) и *H. l. lundbecki* ($I_c = 483 \%$) приходится на вторую декаду июня, *H. muehlfeldi* ($I_c = 276 \%$) – на вторую и третью декады июля, *Tabanus maculicornis* ($I_c = 337 \%$) – на первую декаду июля и *H. subcylindrica* – на третью декаду июля (I_c во второй декаде июля 265%). При этом указанные виды относятся к многочисленным. Зависимость количества особей от температуры воздуха средняя для *Hybomitra nitidifrons confiformis* в третьей декаде мая (0.57) и первой декаде июня (0.48), *Tabanus maculicornis* в третьей декаде июня (0.51) и во второй декаде июля (0.54), *Haematopota subcylindrica* в первой декаде июля (0.6) и первой декаде августа (0.66). Корреляция между численностью вида и температурой воздуха для *Hybomitra muehlfeldi* и *H. l. lundbecki* имеет определенную динамику. Сильная корреляционная связь отмечена в первой декаде июня, как для *Hybomitra muehlfeldi* (0.74), так и для *H. l. lundbecki* (0.8), средняя – в третьей декаде июня (0.43) для *Hybomitra muehlfeldi* и в третьей декаде мая (0.69) для *H. l. lundbecki*.

Виды *Atylotus f. fulvus*, *A. rusticus*, *Chrysops divaricatus*, *Ch. relictus*, *Haematopota crassicornis*, *Tabanus a. autumnalis*, *T. bovinus*, *T. cordiger* и *T. m. miki* в период наблюдений встречались единично, а индекс их доминирования оказался минимальным (менее 0.1).

Анализ зависимости лёта изученных видов слепней от среднедекадной температуры воздуха и его относительной влажности в период наблюдений показал наличие двух пиков активности. Наибольшее количество экземпляров слепней зафиксировано во второй декаде июня при $t_{\text{ср. д. в.}} +16.3^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{в.}} 72.7\%$. Второй подъем активности лёта слепней отмечен в третьей декаде июля при $t_{\text{ср. д. в.}} +24.2^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{в.}} 75.8\%$. При этом во второй декаде июня основное количество имаго принадлежит к видам группы «*bimaculata*», «*kaurii*» из рода *Hybomitra* и видам рода *Chrysops*. К этим группам слепней в третьей декаде июня прибавляются виды группы «*bromius*», которые преобладают в первой и второй декадах июля. Представители рода *Haematopota* добавляются к основной группе слепней в третьей декаде июня, когда $t_{\text{ср. д. в.}} +17.7^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{ср. м. в.}} 63.5 \div 70.9\%$ и доминируют в третью декаду июля при $t_{\text{ср. д. в.}} +20.1^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{ср. м. в.}} 73.4 \div 79.8\%$. Спад активности лёта слепней наблюдался в первой декаде августа при $t_{\text{ср. д. в.}} +18.9^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{в.}} 74.4\%$, во второй декаде августа при $t_{\text{ср. д. в.}} +17.4^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{в.}} 80.5\%$ и в третьей декаде мая при $t_{\text{ср. д. в.}} +16.4^{\circ}\text{C}$, $U_{\text{в.}} 69.5\%$ (рис. 1).

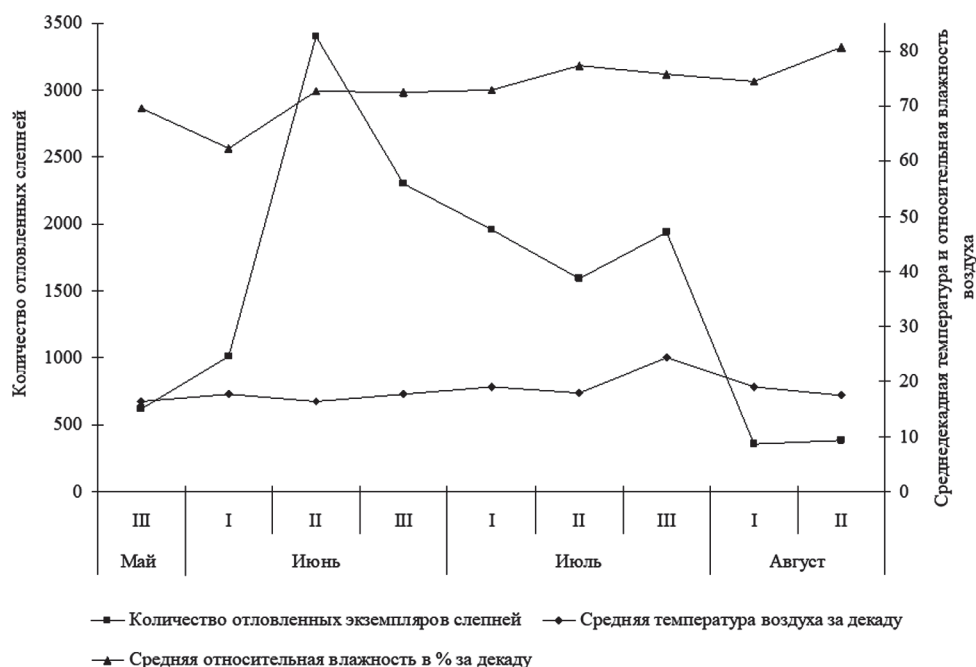


Рисунок 1. Зависимость лёта слепней от температуры и относительной влажности воздуха с 2011 г. по 2019 г. в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

Figure 1. Dependence of the horseflies' flight on temperature and relative humidity near the village Molody, Strugo-Krasnensky District, Pskov Province in 2011–2019.

Для определения сроков начала вылета слепней важное значение приобретают данные о нижних температурных порогах развития (t_0) их куколок и сумма эффективных температур (далее C). Согласно данным Лутта (1970), развитие куколок слепней в Северо-Западном регионе России прекращается или временно приостанавливается при температуре ниже +11 °С. Проведенный нами анализ суммы эффективных температур для исследованных видов показал, что первые слепни были отловлены в первой декаде июня в 2011, 2012 и 2016 г., когда C составляла 175.0, 255.71 и 1081.2 градусо-суток соответственно. В 2013, 2018 и 2019 г. вылет слепней был отмечен в третьей декаде мая при значениях C , равных 2852.1, 2125.5 и 550.3 градусо-суток соответственно.

Наиболее поздний вылет первых слепней был отмечен во второй декаде июня 2017 г., когда сумма эффективных температур имела наименьшее значение и составила 129.0 градусо-суток. Можно предположить, что это связано с низкими температурами воздуха в первой, второй декадах мая и первой декаде июня, что обусловлено, по данным метеостанции Струги-Красные, низкими ночными температурами воздуха (порядка +5 °С).

Установлено, что в окрестностях дер. Молоди первыми в третьей декаде мая вылетают весенние виды: *Chrysops viduatus*, *Haematopota crassicornis*, *Heptatoma p. pellucens*, *Hybomitra arpadi*, *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons* c., *H. tarandina*, *Tabanus cordiger* и *T. maculicornis*, при среднедекадной температуре +14 °С. В конце мая начинают появляться виды раннелетней группы, активный вылет которых продолжается в начале июня при среднемесячной температуре не ниже + 15 °С. К группе раннелетних слепней относятся *Chrysops c. caecutiens*, *Ch. divaricatus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. kaurii*, *H. lapponica*, *H. m. montana*, *Tabanus bovinus* и *T. bromius*. В начале июля к этим видам добавляются летние виды: *Atylotus f. fulvus*, *A. rusticus*, *Chrysops nigripes*, *Ch. relictus*, *Haematopota italica*, *H. p. pluvialis*, *H. subcylindrica*, *Tabanus a. autumnalis* и *T. m. miki* при среднемесячной температуре + 17 °С.

Для развития куколок летних видов дождейвок, по данным Павловой (1974), оптимальная нижняя температура составляет +15 °С. Проведенный нами анализ суммы эффективных температур показал, что слепни рода *Haematopota* первый раз были отмечены в первой декаде июля 2012 г., во второй декаде июня 2016 г. при минимальных значениях суммы эффективных температур, равных 263.6 и 260.0 градусо-суток соответственно, и характеризовались обильным лётом. Можно предположить, что это связано с увеличением среднедекадной относительной влажности воздуха в предшествующей лёту декаде, значение которой, соответственно, достигало 72.3 и 73.3 %.

С другой стороны, обильный лёт дождей отмечен во второй декаде июня 2013 и 2018 г. при более высокой сумме эффективных температур (527.1 и 479.1 градусо-суток, соответственно), чем в 2012 и 2016 г., но при более низких значениях среднедекадной относительной влажности воздуха (71.7 и 66.5 %). Поэтому можно предположить, что лёт дождей определяется сочетанием температуры и влажности воздуха. Даже при низких пороговых температурах, но повышенной влажности воздуха активность слепней рода *Haematopota* усиливается, как и при повышенных температурах, но пониженной влажности.

Массовый лёт дождей отмечен в первой декаде июля 2011 и 2017 г. и второй декаде июля 2019 г. при сумме эффективных температур 269.4, 203.4 и 1 122.4 градусо-суток и значениях среднедекадной относительной влажности воздуха 72.4, 74.2, 74.7 % соответственно. При этом, на наш взгляд, высокая интенсивность лёта обусловлена увеличением среднедекадной температуры и относительной влажности воздуха.

В заключение необходимо отметить, что предложенный алгоритм расчета многолетней сезонной динамики интенсивности лёта слепней с использованием показателей среднедекадных, среднемесячных температур, относительной влажности воздуха и суммы эффективных температур может быть использован для прогнозирования активности лёта слепней.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и частично при финансовой поддержке Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агасой В.В., Прокофьев В.В., Медведев С.Г. 2019. Биологические особенности слепней (Diptera, Tabanidae) и ландшафтное зонирование Псковской области. Паразитология 53 (5): 379–398.
- Безмертвый В.Е., Горшенко В.В., Попов В.П. 2008. К оценке эпидемической и эпизоотической ситуации по туляремии в Российской Федерации. Проблемы особо опасных инфекций 96: 8–12.
- Громыко Г.Л. 2005. Теория статистики. М., ИНФРА-М., 476 с.
- Кудрявцева Т.Ю., Попов В.П., Мокриевич А.Н., Пакскина Н.Д., Холин А.В., Мазепа А.В., Куликалова Е.С., Косилко С.А., Бирковская Ю.А., Транквиловский Д.В., Храмов М.В., Дятлов И.А. 2019. Эпидемическая активность природных очагов туляремии на территории Российской Федерации в 2018 г. и прогноз ситуации на 2019 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 32–41.
- Кудрявцева Т.Ю., Попов В.П., Мокриевич А.Н., Пакскина Н.Д., Холин А.В., Мазепа А.В., Куликалова Е.С., Транквиловский Д.В., Храмов М.В., Дятлов И.А. 2018. Туляремия: актуальные вопросы и прогноз эпидемической ситуации на территории Российской Федерации в 2018 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 22–29.

- Кудрявцева Т.Ю., Транквиловский Д.В., Мокриевич А.Н., Попов В.П., Морозова Н.С., Зароченцев М.В., Мазепа А.В., Окунев Л.П., Холин А.В., Косилко С.А., Федоров Ю.М., Храмов М.В., Дятлов И.А. 2016. Эпизоотическая и эпидемическая ситуации по туляремии в Российской Федерации в 2015 г. и прогноз на 2016 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 28–32.
- Лутта А.С. 1970. Слепни Карелии. Л., Наука, Ленинградское отделение, 304 с.
- Павлова Р.П. 1974. Влияние температуры окружающей среды на продолжительность фазы куколки слепней. Паразитология 8 (3): 243–248.
- Скуфьин К.В. 1973. Методы сбора и изучения слепней. Л., Наука, 104 с.
- Barros A.T.M. 2001. Seasonality and relative abundance of Tabanidae (Diptera) captured on horses in the Pantanal, Brazil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 96 (7): 917–923.
- Bradley A. Mullens 2019. Horse Flies and Deer Flies (Tabanidae). In: Gary R. Mullen, Lance A. Durden. Medical and Veterinary Entomology. Third edition. 327–343.
- Krčmar S. 2004. Ecological notes on *Tabanus bromius* (L.) and *Haematopota pluvialis* (L.), (Diptera: Tabanidae) of some flood areas in Croatian sections of the river Danube. Journal of Vector Ecology 29 (2): 376–378.
- Krčmar S. 2005. Seasonal abundance of horse flies (Diptera: Tabanidae) from two locations in eastern Croatia. Journal of Vector Ecology 30 (2): 316–321.
- Tärnvik Arne 2007. WHO Guidelines on Tularaemia. France, World Health Organization, 115 p.

SEASONAL DYNAMICS OF ACTIVITY OF HORSEFLIES (DIPTERA, TABANIDAE) IN PSKOV PROVINCE

V. V. Agasoi, V. V. Prokofiev, S. G. Medvedev

Keywords: horseflies, Tabanidae, Diptera, seasonal dynamics, fauna, Pskov region

SUMMARY

We studied the seasonal dynamics of summer flight of horseflies (Diptera, Tabanidae) belonging to 30 species from 6 genera. The results of the study showed that the number of horseflies is regulated mainly by abiotic factors such as temperature and relative humidity. The flight of horseflies begins at an air temperature not lower than + 15°C and relative humidity not lower than 57%. Species differences in the seasonal intensity of the summer flight of horseflies were revealed. The following groups were identified by the beginning of summer flight: spring (end of May), early summer (beginning of June) and summer (beginning of July). Differences in the timing of departure are associated with optimal conditions for the development of larvae and pupae of horseflies, depending on abiotic factors such as temperature and humidity. An algorithm is proposed for calculating the long-term seasonal dynamics of summer activity of horseflies using indicators of average weekly, average monthly temperatures and relative humidity and the sum of effective temperatures. A similar algorithm can be used to predict the activity of summer horseflies.

УДК 57.083.18:579.841.95:576.895.42

ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ТУЛЯРЕМИИ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2020 г. М. И. Кормилицына^{а, *}, Э. И. Коренберг^а,
Т. В. Михайлова^а, Ю. В. Ковалевский^а, А. В. Амирханян^а,
Д. В. Транквилевский^б, Б. В. Ромашов^с,
Д. А. Квасов^д, А. М. Саломатина^е

^а ФГБУ «Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии
им. Н.Ф. Гамалеи» Министерства Здравоохранения Российской Федерации,
ул. Гамалеи, 18, Москва, 123098 Россия

^б ФБУЗ «Федеральный центр гигиены и эпидемиологии» Роспотребнадзора,
Варшавское ш., 19А, Москва, 117105 Россия

^с ФГБУ «Воронежский государственный природный биосферный заповедник
имени В.М. Пескова»,
Воронеж, 394080 Россия

^д ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Воронежской области»,
ул. Космонавтов, 21, Воронеж, 394038 Россия

^е Центр профилактики,
ул. Мира, 3А, оф.1, Нововоронеж, 396070 Россия

* e-mail: mkormilits@mail.ru

Поступила в редакцию 12.03.2020 г.

После доработки 25.04.2020 г.

Принята к печати 12.06.2020 г.

Оценена возможная роль взрослых клещей *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1894), *D. marginatus* (Sulzer, 1776) и *Ixodes ricinus* (L., 1758), собранных с растительности в апреле–мае 2018 и 2019 г., в природных очагах туляремии лесного и пойменно-долинного типа в лесостепной зоне Воронежской области.

Ключевые слова: природная очаговость, возбудитель туляремии, типы очагов, иксодовые клещи

DOI: 10.31857/S1234567806040021

Природным очагам туляремии свойственна, как известно (Олсуфьев, Дунаева, 1970), большая устойчивость. В этом отношении показательна территория Воронежской области, где были проведены наши исследования. Ее северная часть занята лесостепными ландшафтами, а южная часть – разнотравной типчаковой степью. Туляремия известна в этой области с 1925 г. Даже после массовой вакцинации населения противотуляремийной вакциной со второй половины 40-х годов постоянно фиксировали спорадические случаи этой инфекции (Сильченко, 1961). Продолжающаяся циркуляция возбудителя туляремии (*Francisella tularensis* McCoy et Chapin) в природных очагах была неоднократно подтверждена выявлением в последние годы его антигена или антител у мелких млекопитающих – резервуарных хозяев микроба, а также спорадическими заболеваниями людей в ряде административных регионов (Мещерякова и др., 2015; Михайлова и др., 2014, 2015, 2017; Транквиловский и др., 2014, 2015, 2016; Кудрявцева и др., 2017, 2018, 2019, 2020). Эти исследования свидетельствуют о том, что в различных ландшафтных условиях Воронежской области существуют природные очаги туляремии лесного, пойменно-долинного и, возможно, луго-полевого типа согласно типизации Олсуфьева (1947).

Помимо возбудителя туляремии, к роду *Francisella* относятся также в высокой степени сходные с ним по нуклеотидной последовательности гена 16S рДНК так называемые *Francisella-like endosymbionts* (FLE), которые обнаружены за пределами России у иксодовых клещей нескольких родов, включая *Dermacentor* и *Ixodes* (National Center for Biotechnology Information, 2020). Различные виды этих родов довольно широко распространены на территории России и могут иметь существенное значение в эпизоотологии туляремии (Олсуфьев, Дунаева, 1970; Филиппова, 2011). Однако сведения о наличии или отсутствии FLE у иксодовых клещей фауны нашей страны пока отсутствуют. Между тем такие данные чрезвычайно важны как для понимания филогении туляремийного микроба, так и для совершенствования методов его лабораторной идентификации.

В связи с изложенным цель нашего исследования состоит в том, чтобы на примере территории Воронежской области оценить возможную роль иксодовых клещей в циркуляции возбудителя туляремии и наличия у них FLE в природных очагах, характерных для лесостепной зоны европейской части центральной России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В апреле–мае 2018 и 2019 г. в Воронежской области на участках четырех исследуемых природных очагов туляремии, где ранее лабораторными методами был выявлен контакт мелких мле-

копитающих с возбудителем этой инфекции (Михайлова и др., 2014, 2015, 2017; Транквилевский и др., 2014, 2017), с растительности на флаг были собраны взрослые голодные иксодовые клещи. В табл. 1 приведены условные номера и географические координаты очагов. Три из них (№ 1–3) находятся в северной, лесостепной части области, а № 4 – в южной, степной. При этом очаг № 1 расположен в Верхнехавском р-не, на территории смешанного хвойно-лиственного лесного массива вблизи с. Большая Приваловка и Биосферного природного заповедника им. В.М. Пескова; очаг № 2 – на границе Каширского и Лискинского районов вблизи г. Нововоронеж, в пойменных сырых биотопах левобережья р. Дон, включая заросли вокруг стариц, а также прибрежные заливные луга, богатые травянистой растительностью; очаг № 3 – в Новохоперском р-не на левобережья р. Савала, в пойменных слабо повышенных по отношению к урезу воды влажных биотопах сходных по характеру растительности с условиями очага № 2; очаг № 4 – в Богучарском р-не на левобережье р. Дон, в сырых пойменных биотопах.

Всего было собрано и исследовано на наличие маркеров бактерий рода *Francisella* 1176 взрослых иксодовых клещей трех видов, из которых 703 экземпляра были *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1894), 261 особь – *D. marginatus* (Sulzer, 1776), 212 особей – *Ixodes ricinus* (L., 1758). Из клещей одного вида, отловленных в конкретном очаге, формировали пробы (пулы) по 2 экземпляра. Лабораторному тестированию в общей сложности подвергнуто 588 пулов (табл. 1).

Гомогенизацию клещей каждого пула и экстракцию ДНК проводили по методике, описанной ранее (Кормилицына и др., 2016, 2019). В связи с малой чувствительностью праймерной пары Fr1530.1/Fr1281R0.1, которая была применена нами для выявления специфической ген-мишени 16s rRNA бактерий рода *Francisella* у клещей *I. trianguliceps* (Кормилицына и др., 2016), в данном исследовании для этой цели использованы праймеры NC-Fran16Sr-F/Fr1281R0.1, амплифицирующие участок гена 16S rRNA размером 218–226 п. н. Он представлен в геноме одной–тремя копиями, что увеличивает вероятность выявления положительных образцов при малом содержании в них ДНК.

Все образцы, у которых была выявлена ДНК бактерий рода *Francisella*, проверены на наличие видоспецифических участков генов-мишеней *F. tularensis* в ПЦР-ПВ с праймерами и зондами ISFtu2F/R + ISFtu2P (97 п. н.) и lpnA2F/R + lpnA2P (82 п. н.). Для подтверждения положительных результатов некоторые образцы дополнительно исследовали с парами праймеров iglCFt-F/R (226 п. н.) (Кормилицына и др., 2019). Использовали праймеры, зонды и реакционные смеси, изготовленные ЗАО «Синтол» (Россия). ПЦР в реальном времени (ПЦР-ПВ) проводили в приборе Rotor-GeneQ (QIAGEN, Германия) в лаборатории туляремии ФГБУ «Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи» Министерства Здравоохранения Российской Федерации.

При оценке возможного количества (доли) клещей с ДНК бактерий мы исходили из того, что все исследованные пулы включали по 2 особи членистоногих. Следовательно, любой ПЦР-положительный пул мог содержать одну или две особи клещей с ДНК бактерий рода *Francisella*. Если допустить, что все положительные пулы включали только по одной особи клеща с ДНК, возможная общая доля таких особей (в % от общего числа исследованных) была бы минимальной (равной числу положительных пулов), а если в каждом положительном пуле идентифицированную ДНК содержали оба клеща, общая доля таких особей в анализируемой выборке должна была быть вдвое большей, т.е. максимально возможной. Эти предельные значения приведены в таблицах. Поскольку соотношение пулов, содержавших одного или двух клещей с ДНК, было неизвестно, мы полагаем, что реальные показатели доли таких членистоногих среди исследованных могут быть между указанными минимальными и максимальными значениями. Этот способ оценки вероятной доли иксодовых клещей с ДНК возбудителя по результатам ПЦР их пулов аналогичной величины применен нами ранее (Кормилицына и др., 2019).

Статистическая обработка выполнена для уровня значимости 0.95. В качестве доверительных интервалов при расчете процентов приняты удвоенные значения предельной ошибки выборочной доли ($2m_p$). Сравнение результатов проведено по t-критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У исследованных взрослых голодных иксодовых клещей трех видов (*D. reticulatus*, *D. marginatus*, *I. ricinus*) из природных очагов туляремии лесостепной и степной зон Воронежской области с той или иной частотой выявлены специфические маркеры генома *F. tularensis* (табл. 1).

Среди клещей, собранных в природном очаге туляремии лесного типа (табл. 1, № 1), оказались два вида: *I. ricinus*, который повсеместно встречается в лесах лесостепной зоны области, расположенных южнее места нашей работы (Баркалова и др., 2012), и *D. reticulatus*, характерный как для ее зональных лесных, так и для интразональных ландшафтов. Исследование репрезентативного количества пулов (или экземпляров) клещей обоих видов показало, что у *I. ricinus* ДНК *F. tularensis* встречается достоверно ($t = 23.0 > 2.0$) реже (примерно в 20 раз), чем у *D. reticulatus*.

В природных очагах пойменно-долинного типа симбиотопично обитают клещи *D. reticulatus* и *D. marginatus*, причем доля первого из них в вылове несколько выше, чем второго. В природном очаге этого типа, расположенном в степной зоне, доля *D. marginatus* в наших сборах составляла около 20%. В табл. 1 сведения о клещах этого вида в данном очаге (№ 4) отсутствуют, поскольку по техническим причинам они не были исследованы на наличие маркеров ДНК бактерий рода *Francisella*.

Таблица 1. Результаты выявления ДНК бактерий рода *Francisella* у иксодовых клещей из природных очагов туляремии различных типов
Table 1. The results of *Francisella* DNA detection in ixodid ticks from natural tularemia foci of different types

Растительная зона, тип и № очага, географические координаты	Вид	Исследовано пулов (по 2 клеща в пуле), абс.	Из них пулов с ДНК, абс.		Возможная доля клещей с ДНК, (предельные показатели в %)	
			<i>Francisella</i>	<i>F. tularensis</i>	<i>Francisella</i>	<i>F. tularensis</i>
Лесостепь						
Лесной очаг (№ 1)	<i>I. ricinus</i>	106	4	4	2–4	2–4
51°91' N 39°73' W	<i>D. reticulatus</i>	162	159	135	49–98	43–85
Пойменно-долинный очаг (№ 2)	<i>D. reticulatus</i>	18	18	18	50–100	50–100
51°23' N 39°20' W	<i>D. marginatus</i>	2	2	2	мало данных	мало данных
Пойменно-долинный очаг (№ 3)	<i>D. reticulatus</i>	159	126	121	40–79	38–76
51°10' N 41°50' W	<i>D. marginatus</i>	129	26	26	10–20	10–20
Степь						
Пойменно-долинный очаг (№ 4)	<i>D. reticulatus</i>	12	11	8	46–92	34–67
50°01' N 40°63' W						

Таблица 2. Суммарные результаты выявления ДНК бактерий рода *Francisella* у клещей рода *Dermacentor* из трех природных очагов пойменно-долинного типа

Table 2. The total results of *Francisella* DNA detection in ticks of the genus *Dermacentor* from three natural foci of the floodplain-valley type

Вид клеща	Всего исследовано пулов (абс.)	Из них число пулов с ДНК		Возможная доля клещей с ДНК (предельные показатели в %)	
		<i>Francisella</i>	<i>F. tularensis</i>	<i>Francisella</i>	<i>F. tularensis</i>
<i>D. reticulatus</i>	189	155	147	41-82	39-78
<i>D. marginatus</i>	131	28	28	11-21	11-21

Чтобы сравнить вероятное значение двух близких видов клещей рода *Dermacentor* в пойменно-долинных очагах туляремии, мы объединили результаты их исследования, полученные в очагах № 2–4 (табл. 1), которые имеют большое биоценотическое сходство. По ориентировочному подсчету среди клещей *D. reticulatus* особей с ДНК *F. tularensis* достоверно ($t = 12.0 > 2.0$) больше (примерно в 3–4 раза), чем среди *D. marginatus* (табл. 2), хотя такую видоспецифичную ДНК содержали все положительные пулы клещей этого вида. Напротив, она не обнаружена в 24 пулах *D. reticulatus* ($15.1 \pm 5.7\%$) от числа проб с ДНК бактерий рода *Francisella* из лесного очага (№ 1), в пяти пулах ($4.0 \pm 3.5\%$) – из пойменно-долинного очага № 3, а также в трех из 11 пулов из очага № 4 (табл. 1). Суммарно в очагах пойменно-долинного типа выявлено 8 проб из 155 (т. е. $5 \pm 0.9\%$) положительных с маркерами родоспецифичной ДНК, но отрицательных в отношении специфичного фрагмента гена *F. tularensis* (табл. 2). По данным Козорезова и др. (2017), при исследовании пулов клещей из природных очагов Воронежской области туляреминый антиген возбудителя у *D. reticulatus* обнаруживался чаще, чем у *D. marginatus*, что согласуется с нашими результатами, представленными выше.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже было отмечено, в ландшафтно-климатических условиях северной части Воронежской области распространены стойкие природные очаги туляремии двух типов: лесного (зональные) и пойменно-долинного (интразональные). По всей видимости, они характерны для всей лесостепной зоны европейской части России. Нельзя исключить существования природных очагов луго-полевого и пойменно-болотного типов, хотя совокупность необходимых для этого биотических и абиотических условий представляется в этой зоне весьма ограниченной.

В лесостепной зоне в природных очагах туляремии лесного типа потенциальными хранителями и переносчиками *F. tularensis*, как показывают наши данные, могут быть иксодовые клещи двух видов (*D. reticulatus* и *I. ricinus*), но их возможные роли в эпизоотическом процессе сильно различаются. В этом отношении эти очаги гораздо более сходны с центрально-европейскими очагами лесного типа (Gurycová et al., 1995; Hildebrandt et al., 2011; Gehringer et al., 2013; Genchi et al., 2015), чем с восточноевропейскими, где клещи данных видов отсутствуют, а потенциалом участия в эпизоотическом процессе обладают *I. trianguliceps* и *I. persulcatus* (Олсуфьев, Дунаева, 1970; Кормилицына и др., 2016, 2019).

Даже при массовом бактериологическом исследовании клещей *I. ricinus*, отловленных в природе, от них не всегда удастся получить хотя бы единичный изолят туляре-

мийного микроба (Олсуфьев, 1947; Петров, 1968; Олсуфьев, Дунаева, 1970) или же выявить *F. tularensis* иным способом, особенно у взрослых особей (Hildebrandt et al., 2011). Экспериментально инфицированные этим микробом *I. ricinus* в процессе метаморфоза чаще освобождаются от него, чем клещи рода *Dermacentor*, и поэтому «... реже передают возбудителя туляремии восприимчивым животным. Для *F. tularensis*, по-видимому, создаются неблагоприятные условия существования в клеще с сильно продолжительным циклом развития, что свидетельствует о меньшей адаптации туляремийных бактерий к организму *I. ricinus*, особенно к взрослой его фазе» (Петров, 1968, с. 428).

Изложенные результаты экспериментальных и полевых исследований, а также данные о мизерном числе взрослых голодных клещей этого вида с наличием маркеров ДНК возбудителя туляремии, полученные нами в лесостепной части Воронежской области, позволяют считать *I. ricinus* случайным хозяином бактерий *F. tularensis*. Мы предполагаем, что контактам переносчиков с возбудителем может способствовать одновременное паразитирование предимагинальных фаз *I. ricinus* и *D. reticulatus* на высоко восприимчивых к инфекции мелких млекопитающих. Это часто происходит, например, с клещами *I. persulcatus* и *I. trianguliceps* (в фауне Воронежской области эти виды отсутствуют, Негроров, 2005) в восточноевропейских южнотаежных природных очагах иксодовых клещевых боррелиозов (Ковалевский и др., 2013; Korenberg et al., 2015), сочетанных с паразитарной системой лесного туляремийного очага (Кормилицына и др., 2016, 2019).

Известно, что в природных очагах нескольких различных типов на территориях Палеарктики и Голарктики с умеренным климатом важное участие в циркуляции туляремийного микроба принимают иксодовые клещи рода *Dermacentor* (Олсуфьев, 1953, 1987; Олсуфьев, Дунаева, 1970; Hubálek, Halouzka, 1997; Hubálek, Rudolf, 2017; Whitten et al., 2019; Zelner, Huntley, 2019 и др.). Этому способствуют способность клещей к восприятию бактерий и их трансфазовой передаче в ходе метаморфоза (Петров, Дунаева, 1955; Олсуфьев, Петров, 1967; Петров, 1968), а также непродолжительность полного цикла развития и смены генераций (Gurycová et al., 1995). Так, у *D. reticulatus* и *D. marginatus*, например, развитие от яйца до взрослой особи может происходить в течение одного вегетационного периода (Rubel et al., 2016).

Оба этих вида – важные хранители и переносчики возбудителя в природных очагах туляремии (Олсуфьев, Дунаева, 1970), в том числе, как показывают представленные нами данные, и на стыке лесостепной и степной зон европейской части России. Однако эта роль ограничена особенностями их ареалов и территориального распределения.

Так, для более влаголюбивого клеща *D. reticulatus* южные пределы существования его плакорных популяций в европейской части России, с которыми в значительной мере связана локализация природных очагов туляремии лесного типа, существенно ограничиваются затененными биотопами смешанных хвойно-лиственных насаждений лесостепной зоны. Но, как показывают наши сборы, клещи этого вида остаются многочисленными в условиях интразональных ландшафтов, где они, вероятно, обеспечивают функционирование природных очагов пойменно-долинного типа. По долинам рек клещ *D. reticulatus* заходит в степную зону (Филиппова, 1997), где могут существовать природные очаги туляремии. Это отмечается и на территории Воронежской области. Но в таких очагах видовой состав клещей-переносчиков и видовой состав резервуарных хозяев возбудителя в значительной степени отличаются от видовых составов переносчиков и хозяев в типичных очагах степного типа (Олсуфьев, Дунаева, 1970) и сходны с видовыми составами в пойменно-долинных очагах примыкающей лесостепной зоны.

Клещ *D. marginatus* является более ксерофильным по сравнению с *D. reticulatus*. Ареал этого вида охватывает всю степную зону (Филиппова, 1997). Интразональные пойменно-долинные биотопы, по которым он проникает в лесостепь, в значительной мере ограничивают северные рубежи его ареала. Экспериментально установлено, что клещ *D. marginatus*, как и *D. reticulatus*, способен при кровососании воспринимать *F. tularensis* от резервуарных хозяев и с утратой некоторого количества бактерий передавать этот микроб от личинок до взрослых особей в процессе метаморфоза. При переходе зараженных нимф в половозрелую фазу количество бактерий сокращается в клеще от 10 до 1000 раз (Петров, Дунаева, 1955; Олсуфьев, Петров, 1967; 1968). Наши данные позволяют предполагать, что в европейской части лесостепной зоны *D. marginatus* может быть важным сочленом туляремийной паразитарной системы очагов пойменно-долинного типа, но этот вид принимает несколько меньшее участие в эпизоотическом процессе, чем *D. reticulatus*. Это предположение, видимо, можно распространить и на очаги туляремии иных типов, паразитарные системы которых включают иксодовых клещей обоих видов. В природных очагах Центральной Европы среди клещей *D. marginatus*, исследованных молекулярно-биологическим или иными методами, было меньше положительных, чем среди *D. reticulatus* (Hubálek et al., 1996; Wicki et al., 2000; Sréter-Lancz et al., 2009 и др.).

Положительные результаты ПЦР-РВ с родоспецифичными праймерами при отсутствии в тех же образцах ДНК *F. tularensis* позволяют предположительно объяснять их

наличием FLE. Они были констатированы только в пробах клещей *D. reticulatus* из лесного и двух пойменно-долинных природных очагов, один из которых находился в лесостепной, а второй – в степной зоне. Соотношение между числом клещей с FLE и ДНК *F. tularensis*, по нашим результатам, в целом составляло примерно 1:10 и было близко к полученному при исследовании клещей этого вида в Венгрии (Kreizinger et al., 2013). При этом оно существенно отличалось от данных, полученных при выявлении 16s rRNA фрагмента генома FLE другими исследователями: 50.4 % в Польше (Wójcik-Fatla et al., 2015) и 79 % во Франции (Michelet et al., 2013). Взрослые клещи *D. reticulatus*, собранные в различных районах Португалии и Испании, содержали или ДНК *F. tularensis*, или ДНК FLE в большем количественном соотношении (de Carvalho et al., 2011, 2016). По предположению авторов, эти различия обусловлены различиями популяций клещей из разных географических областей. Нам не удалось обнаружить FLE у взрослых клещей *I. ricinus*, хотя известно, что очень немногие из них могут содержать этих эндосимбионтов (Wójcik-Fatla et al., 2015). Как справедливо отмечают авторы данной публикации, все эти «нестыковки» могут объясняться различиями в применяемых методиках ПЦР, а также разницей в количестве тестируемых клещей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение иксодовых клещей на наличие ДНК *F. tularensis* может быть информативным направлением мониторинга за состоянием природных очагов туляремии. Выявленные нами у *D. reticulatus* образцы с ДНК бактерий рода *Francisella* при отсутствии в тех же образцах ДНК *F. tularensis* позволяют предположить, что у клещей присутствуют эндосимбионты группы FLE. Их детальная идентификация и дальнейшие исследования важны для понимания филогении туляремийного микроба и совершенствования методов лабораторной диагностики. Для изучения FLE прежде всего необходима разработка новых молекулярно-биологических методов с высокой чувствительностью, позволяющих обнаруживать специфическую ДНК этих микроорганизмов при ее небольшом количестве в клеще.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалова Л.Д., Ромашова Н.Б., Транквиловский Д.В., Бахметьева Ю.О., Чубирко М.И. 2012. К вопросу распространения очагов иксодовых клещевых боррелиозов на территории Воронежской области. Здоровье населения и среда обитания 234 (9): 30–34.
- Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И., Горелова Н.Б., Нефедова В.В. 2013. Экология клеща *Ixodes trianguliceps* и его роль в природных очагах иксодовых клещевых боррелиозов Среднего Урала. Зоологический журнал 92 (5): 505–516.

- Козорезов А.В., Попова Т.И., Гайдукова Е.П., Степкин Ю.И., Квасов Д.А. 2017. Обзор эпизоотической и эпидемиологической ситуации по природно-очаговым инфекциям в Воронежской области в 2016 г. Современные проблемы общей и прикладной паразитологии и эпизоотологии. Воронеж. 126–133.
- Кормилицына М.И., Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., Мещерякова И.С. 2016. Первая молекулярно-генетическая идентификация возбудителя туляремии у клещей *Ixodes trianguliceps* Bir. в России. Молекулярная генетика, микробиология и вирусология 34 (2): 67–70.
- Кормилицына М.И., Коренберг Э.И., Михайлова Т.В., Ковалевский Ю.В., Транквилевский Д.В. 2019. Возможное участие таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 в циркуляции возбудителя туляремии в природных очагах лесного типа. Паразитология 53 (3): 209–219.
- Кудрявцева Т.Ю., Попов В.П., Мокриевич А.Н., Мазепа А.В., Окунев Л.П., Холин А.В., Куликалова Е.С., Храмов М.В., Дятлов И.А., Транквилевский Д.В. 2017. Эпидемиологический и эпизоотологический анализ ситуации по туляремии в Российской Федерации в 2016 г., прогноз на 2017 г. Проблемы особо опасных инфекций 2: 13–18.
- Кудрявцева Т.Ю., Попов В.П., Мокриевич А.Н., Пакскина Н.Д., Холин А.В., Мазепа А.В., Куликалова Е.С., Транквилевский Д.В., Храмов М.В., Дятлов И.А. 2018. Туляремия: актуальные вопросы и прогноз эпидемической ситуации на территории Российской Федерации в 2018 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 22–29.
- Кудрявцева Т.Ю., Попов В.П., Мокриевич А.Н., Пакскина Н.Д., Холин А.В., Мазепа А.В., Куликалова Е.С., Косилко С.А., Бирковская Ю.А., Транквилевский Д.В., Храмов М.В., Дятлов И.А. 2019. Эпидемическая активность природных очагов туляремии на территории Российской Федерации в 2018 г. и прогноз ситуации на 2019 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 32–41.
- Кудрявцева Т.Ю., Попов В.П., Мокриевич А.Н., Холин А.В., Мазепа А.В., Куликалова Е.С., Транквилевский Д.В., Храмов М.В., Дятлов И.А. 2020. Эпизоотолого-эпидемиологическая ситуация по туляремии на территории Российской Федерации в 2019 г. и прогноз на 2020 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 21–32.
- Мещерякова И.С., Транквилевский Д.В., Квасов Д.А., Михайлова Т.В., Кормилицына М.И., Демидова Т.Н., Степкин Ю.И., Жуков В.И. 2015. Оценка современной эпизоотической активности природных очагов туляремии в Воронежской области с помощью иммуно-серологического и молекулярно-генетического исследования основных носителей возбудителя. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии 1: 11–17.
- Михайлова Т.В., Мещерякова И.С., Транквилевский Д.В., Кормилицына М.И., Демидова Т.Н. 2014. Характеристика природных очагов туляремии на Северо-Востоке Воронежской области. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 58–60.
- Михайлова Т.В., Мещерякова И.С., Демидова Т.Н., Кормилицына М.И., Квасов Д.А., Степкин Ю.И., Транквилевский Д.В. 2015. Особенности биотопического распределения различных видов мелких млекопитающих и их роль в поддержании природных очагов туляремии в Северо-Восточной части Воронежской области. Журнал эпидемиология и вакцинопрофилактика 3: 57–61.
- Михайлова Т.В., Демидова Т.Н., Кормилицына М.И., Квасов Д.А., Козорезов А.В., Транквилевский Д.В. 2017. Эпизоотическая активность и эпидемическое проявление природных очагов туляремии в Воронежской области. Журнал эпидемиология и вакцинопрофилактика 92 (1): 16–21.
- Негров О.П. (отв. ред.) 2005. Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области. Воронеж, ВГУ. 825 с.
- Олсуфьев Н.Г. 1947. О ландшафтных типах туляремийных очагов средней полосы РСФСР. Зоологический журнал 26 (3): 255–261.

- Олсуфьев Н.Г. 1953. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе Европейской части РСФСР. М. Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии 8: 49–98.
- Олсуфьев Н.Г. 1987. Клещ *Dermacentor pictus* Herm. и антропогенное действие на его популяцию, а также связанный с ним лугополевой очаг туляремии. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 16–20.
- Олсуфьев Н.Г., Дунаева Т.Н. 1970. Природная очаговость, эпидемиология и профилактика туляремии. М., Медицина, 272 с.
- Олсуфьев Н.Г., Петров В.Г. 1967. Кровососущие членистоногие и *Francisella tularensis*. В кн. Биологические взаимоотношения кровососущих членистоногих с возбудителями болезней человека. М., Медицина, 200–218.
- Петров В.Г. 1968. *Dermacentor marginatus* Sulz. и *Ixodes ricinus* L. как хранители и переносчики возбудителя туляремии. Паразитология 2 (5): 424–429.
- Петров В.Г., Дунаева Т.Н. 1955. Зависимость инфицирования иксодовых клещей от особенностей течения туляремии у животных-доноров. М. Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии IX: 153–162.
- Сильченко В.С. 1961. Природноочаговые инфекции в Воронежской области. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии 5: 15–18.
- Транквилевский Д.В. 2016. Об инфицированности мелких млекопитающих возбудителями зоонозов в Российской Федерации. Здоровье населения и среда обитания 283 (10): 53–56.
- Транквилевский Д.В., Квасов Д.А., Мещерякова И.С., Михайлова Т.В., Кормилицына М.И., Демидова Т.Н., Ананьина Ю.В., Савельева О.В., Малкин Г.А., Мутных Е.С., Коротина Н.А., Дзагурова Т.К., Простаков Н.И., Сурков А.В., Куропат С.А., Клепиков О.В., Стёпкин Ю.И., Чубирко М.И., Жуков В.И. 2014. Вопросы организации мониторинга природных очагов инфекций опасных для человека. Планирование, проведение и анализ результатов полевых наблюдений. Здоровье населения и среда обитания 257 (8): 38–43.
- Транквилевский Д.В., Удовиков А.И., Попов В.П., Захаров К.С., Попов Н.В., Безсмертный В.Е. 2015. Состояние численности грызунов и эпидемиологическая обстановка по туляремии на территории Российской Федерации во втором полугодии 2014 и прогноз на 2015 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 30–35.
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. *Amblyomminae*. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т. IV, вып. 5. СПб., Наука, 436 с.
- Филиппова Н.А. 2011. Особенности биоразнообразия европейской фауны иксодовых клещей (Acari, Ixodidae) как переносчиков возбудителей природноочаговых инфекций. Паразитология 45 (3): 161–181.
- de Carvalho I., Santos N., Soares T., Zé-Zé L., Nuncio M.S. 2011. *Francisella*-like endosymbiont in *Dermacentor reticulatus* collected in Portugal. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 11: 185–188.
- de Carvalho I., Toledo A., Carvalho C.L., Barandika J.F., Respicio-Kingry L.B., Garcia-Amil C., García-Pérez A.L., Olmeda A.S., Zé-Zé L., Petersen J.M., Anda P., Nuncio M.S., Escudero R. 2016. *Francisella* species in ticks and animals, Iberian Peninsula. Ticks and Tick-borne Diseases 7 (1): 159–165.
- Gehring H., Schacht E., Maylaender N., Zeman E., Kaysser P., Oehme R., Pluta S., Splettstoesser W.D. 2013. Presence of an emerging subclone of *Francisella tularensis holarctica* in *Ixodes ricinus* ticks from south-western Germany. Ticks and tick-borne diseases 4 (1–2): 93–100.
- Genchi M., Prati P., Vicari N., Manfredini A., Sacchi L., Clementi E., Bandi C., Epis S., Fabbri M. 2015. *Francisella tularensis*: no evidence for transovarial transmission in the tularemia tick vectors *Dermacentor reticulatus* and *Ixodes ricinus*. PLoS One 10 (8): e0133593. doi: 10.1371/journal.pone.0133593.

- Gurycová D., Kocianová E., Výrosteková V., Reháček J. 1995. Prevalence of ticks infected with *Francisella tularensis* in natural foci of tularemia in western Slovakia. *European Journal of Epidemiology* 11 (4): 469–474.
- Hildebrandt A., Franke J., Schmoock G., Pauliks K., Krämer A., Straube E. 2011. Diversity and coexistence of tick-borne pathogens in central Germany. *Journal of Medical Entomology* 48 (3): 651–655.
- Hubálek Z., Tremblé F., Halouzka J., Juricová Z., Hunady M., Janík V. 1996. Frequent isolation of *Francisella tularensis* from *Dermacentor reticulatus* ticks in an enzootic focus of tularaemia. *Medical and Veterinary Entomology* 10: 241–246.
- Hubálek Z., Halouzka J. 1997. Mosquitoes (Diptera: Culicidae), in contrast to ticks (Acari: Ixodidae), do not carry *Francisella tularensis* in a natural focus of tularemia in the Czech Republic. *Journal of Medical Entomology* 34: 660–663.
- Hubálek Z., Rudolf I. 2017. *Francisella tularensis* prevalence and load in *Dermacentor reticulatus* ticks in an endemic area in Central Europe. *Medical and Veterinary Entomology* 31 (2): 234–239.
- Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V., Gorelova N.B., Nefedova V.V. 2015. Comparative analysis of the roles of *Ixodes persulcatus* and *I. trianguliceps* ticks in natural foci of ixodid tick-borne borrelioses in the Middle Urals, Russia. *Ticks and Tick-borne Diseases* 6 (4): 316–321.
- Kreuzinger Z., Hornok S., Dán A., Hresko S., Makrai L., Magyar T., Bhide M., Erdélyi K., Hofmann-Lehmann R., Gyuranecz M. 2013. Prevalence of *Francisella tularensis* and *Francisella*-like endosymbionts in the tick population of Hungary and the genetic variability of *Francisella*-like agents. *Vector Borne Zoonotic Diseases* 13 (3): 160–163.
- Michelet L., Bonnet S., Madani N., Moutailler S. 2013. Discriminating *Francisella tularensis* and *Francisella*-like endosymbionts in *Dermacentor reticulatus* ticks: valuation of current molecular techniques. *Veterinary Microbiology* 163 (3–4): 399–403.
- National Center for Biotechnology Information. 2020. Taxonomy Browser. Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi> (01 июня 2020)
- Rubel F., Brugger K., Pfeffer M., Chitimia-Dobler L., Didyk Y.M., Leverenz S., Dautel H., Kahl O. 2016. Geographical distribution of *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* in Europe. *Ticks and Tick-borne Diseases* 7 (1): 224–233.
- Sréter-Lancz Z., Széll Z., Sréter T., Márialigeti K. 2009. Detection of a novel *Francisella* in *Dermacentor reticulatus*: a need for careful evaluation of PCR-based identification of *Francisella tularensis* in Eurasian ticks. *Vector Borne and Zoonotic Diseases* 9: 123–126.
- Whitten T., Demontigny C., Bjork J., Foss M., Peterson M., Scheffel J., Neitzel D., Sullivan M., Smith K. 2019. Prevalence of *Francisella tularensis* in *Dermacentor variabilis* ticks, Minnesota, 2017. *Vector Borne Zoonotic Diseases* 19 (8): 596–603.
- Wicki R., Sauter P., Mettler C., Natsch A., Enzler T., Pusterla N., Kuhnert P., Egli G., Bernasconi M., Lienhard R., Lutz H., Leutenegger C.M. 2000. Swiss Army survey in Switzerland to determine the prevalence of *Francisella tularensis*, members of the *Ehrlichia phagocytophila* genogroup, *Borrelia burgdorferi* sensu lato, and tick-borne encephalitis virus in ticks. *European journal of clinical microbiology and infectious diseases* 19: 427–432.
- Wójcik-Fatla A., Zając V., Sawczyn A., Cisak E., Sroka J., Dutkiewicz J. 2015. Occurrence of *Francisella* spp. in *Dermacentor reticulatus* and *Ixodes ricinus* ticks collected in eastern Poland. *Ticks and Tick-borne Diseases* 6 (3): 253–257.
- Zelner B., Huntley J.F. 2019. Ticks and tularemia: do we know what we don't know? *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 9: 146. doi: 10.3389/fcimb.2019.00146

EVALUATION OF THE POSSIBLE ROLE OF IXODID TICKS
IN NATURAL TULAREMIA FOCI IN THE FOREST-STEPPE ZONE
OF THE EUROPEAN RUSSIA

M. I. Kormilitsyna, E. I. Korenberg, T. V. Mikhaylova,
Yu. V. Kovalevskii, A. V. Amirkhanyan, D. V. Trankvilevsky,
B. V. Romashov, D. A. Kvasov, A. M. Salomatina

Keywords: natural foci, the causative agent of tularemia, types of foci, ixodid ticks

SUMMARY

1756 adult individuals of ticks *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1894), *D. marginatus* (Sulzer, 1776) and *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) collected from vegetation in April–May 2018 and 2019 in natural foci of tularemia in forest and floodplain-valley types of the forest-steppe zone of the European Russia (Voronezh region) were investigated. Ticks (2 individuals in a pool) were studied by RT-PCR for the presence 16S rRNA gene fragment (amplicon size 218–226) in the *Francisella* genome. All positive samples were checked using species-specific primers and probes complementary to a fragment of the *lpnA* gene and the *ISFtu2*-element. *Francisella* DNA content in *I. ricinus* ticks from the forest biotope was found almost 20 times less than in *D. reticulatus*. The amount of *Francisella* DNA in *D. reticulatus* ticks collected in all studied floodplain-valley foci was more than 5 times greater than in *D. marginatus*. All positive tick pools of *D. marginatus* ticks were identified as *Francisella tularensis*, in contrast to *D. reticulatus*, which contained not only the DNA of *F. tularensis*, but also the unidentified DNA of *Francisella* genus bacteria. 15 % of them were found in *D. reticulatus* ticks from a forest-type focus and 5 % – in three floodplain-valley biotopes (in total). This may indicate the presence of endosymbionts of the FLE group in ticks of *D. reticulatus*. Thus, *D. marginatus* may be an important joint of the tularemia parasitic system of foci of the floodplain-valley type, however, these ticks take a slightly lesser part in the epizootic process than *D. reticulatus* in the European part of the forest-steppe zone. Adult forest ticks *I. ricinus* are occasional hosts of bacteria *F. tularensis*.

УДК 576.895.133(571)

**О РАСПРОСТРАНЕНИИ СКРЕБНЯ
NEOECHINORHYNCHUS TUMIDUS
(EOACANTHOSEPHALA: NEOECHINORHYNCHIDAE)
В СЕВЕРНОЙ АЗИИ**

© 2020 г. Е. И. Михайлова*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия
*e-mail: emmodus@gmail.com

Поступила в редакцию 02.06.2020 г.

После доработки 10.06.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

На материале двадцатилетних исследований на Северо-Востоке России рассмотрены вопросы, касающиеся валидности, экологии и зоогеографии скребня *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949. В работе представлены данные о зараженности скребнем арктических гольцов рода *Salvelinus* в ряде горных озер этого региона. Описаны находки *N. tumidus* в сиговых рыбах (Coregonidae) из озер других горных районов Южной и Западной Сибири. Рассмотрены палеогеографические реконструкции обширных озерных бассейнов в Сибири, дающие представление о вероятной среде обитания и возможностях для расселения предковых форм лососевидных рыб, которые в настоящее время служат облигатными дефинитивными хозяевами *N. tumidus* в азиатском ареале. На основании имеющихся сведений о путях формирования изолированных популяций арктических гольцов и сигов в континентальных горных районах высказано предположение о связи современного ареала скребня с распространением таких популяций рыб в Северной Азии.

Ключевые слова: скребни, *Neoechinorhynchus tumidus*, арктические гольцы, сиговые рыбы, горные озера, Сибирь, Северо-Восток России

DOI: 10.31857/S1234567806040033

В настоящее время не существует общего представления об ареале скребня *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949, который, согласно опубликованным данным, является обычным паразитом пресноводных рыб в северных районах Голарктики (Петроченко, 1956; Екимова, 1976; Bauer, 1970; Arai, 1989; Hoffman, 1999). При

первоописании этот скребень был представлен как типовой вид рода *Neoechinorhynchus* в Северной Америке, специфичный для лососевидных рыб. Хотя у этих рыб скребень *N. tumidus* был обнаружен только в двух северных озерах, авторы описания вида предположили, что он должен быть широко распространен вместе со своими хозяевами (Van Cleave, Bangham, 1949). И действительно, в дальнейшем *N. tumidus* был найден в отдельных местообитаниях на Аляске и в канадских штатах Юкон, Саскачеван, Альберта и Онтарио, а также во всех крупных озерах, входящих в систему Великих Озер (Arai, 1989; Hoffman, 1999).

Первые находки *N. tumidus* на территории России были сделаны В.И. Петровичем. Он обнаружил этот вид в собственных сборах скребней из р. Печоры, а также среди материалов 70-й Союзной гельминтологической экспедиции на р. Обь (Петрович, 1956). Изучение коллекционного материала этой экспедиции, сохранившегося в Центральном гельминтологическом музее Всероссийского научно-исследовательского института экспериментальной ветеринарии имени К.И. Скрябина (ВНИИП им. К.И. Скрябина) (Москва), показало, что собранные черви относятся к недавно описанному виду *N. baueri* Mikhailova et Atrashkevich, 2019. Для выяснения видовой принадлежности скребней, встречающихся у рыб в р. Печора, требуются новые исследования. В 60-е и 70-е годы прошлого века появились публикации, в которых *N. tumidus* указан в составе гельминтофауны рыб, исследованных в некоторых районах Сибири и Северо-Востока России. Эти работы в полной мере отражены в Каталоге паразитов пресноводных рыб Северной Азии (Пугачев, 2004).

Изучая морфологию скребней от сиговых рыб, Трофименко (1969) выявил признак, четко отделяющий *N. tumidus* от других известных на то время видов рода *Neoechinorhynchus*. В качестве мест обитания этого скребня, помимо бассейна нижнего Енисея, он указал также оз. Телецкое и озера Чарской котловины в Забайкалье. Поскольку в собственных сборах Трофименко (1969) обнаружил только один экземпляр *N. tumidus*, очевидно, что он исследовал имевшиеся, но утраченные ныне коллекционные материалы. Последовавшая позднее ревизия (Скрябина, 1978) привела к исключению вида из списка фауны паразитов рыб СССР (Бауер, Скрябина, 1987). Изучение новых находок скребней в рыбах на территории Магаданской области (Атрашкевич и др., 2005) позволило восстановить валидность вида *N. tumidus* для фауны России (Михайлова, 2010; Атрашкевич и др., 2016).

Продолжающиеся исследования на Северо-Востоке России, новые гельминтологические сборы коллег из сибирских регионов расширяют представления об ареале *N. tumidus* в Северной Азии. Данные, полученные нами в последние годы, дают возможность подвести некоторые итоги и рассмотреть вопросы, касающиеся зоогеографии этого вида скребней. Таким образом, основная цель настоящей работы заключается в анализе и обобщении разрозненных литературных сведений о находках *N. tumidus* и в оценке масштаба его распространения в Северной Азии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основанием для работы послужил материал, который был собран в течение двадцати лет с 1999 по 2019 г. в ходе собственных исследований, выполненных на территории Магаданской области в озерах Хадды, Синее, Лыдистое, Энгтери и Утиное. На Чукотке материал для вскрытия собран Ю.В. и Ю.Н. Хохловыми в оз. Гыттыкай, Д.В. Лебедевым в оз. Голубом, М.Б. Скопцом в оз. Липчиквыгытгын. Кроме того, выборки скребней из оз. Баунт были предоставлены Д.Р. Балдановой, из оз. Кутарамакан – К.В. Поляевой и Ю.К. Чугуновой. Материалы от арктических гольцов из озер Малый, Момонтай и Большой Дарпир были предоставлены сотрудником Института биологических проблем севера (ИБПС) ДВО РАН В.В. Поспеховым. Были изучены также тотальные препараты скребней от сига из оз. Большое Леприндо, хранящиеся в коллекции Института общей и экспериментальной биологии (ИОЭБ) СО РАН. Обработка и исследование гельминтологических материалов проводились согласно общепринятым методам. Для демонстрации зараженности исследованных рыб использованы традиционные показатели экстенсивности инвазии (ЭИ), интенсивности инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО). Сведения о положении озер над уровнем моря и их площади получены при помощи электронного ресурса <https://www.google.com.eg/intl/ru/earth/>. Для характеристики глубины озер использованы данные, опубликованные на сайте ИБПС ДВО РАН, и результаты собственных измерений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первые изученные нами особи *N. tumidus* в количестве 101 экз. были собраны Г.И. Атрашкевичем от гольцов рода *Salvelinus* в июле 1999 г. из оз. Хадды, расположенного на Охотско-Колымском водоразделе в районе истоков рек Кулу и Иня. Эта находка представлялась уникальной, поскольку во всех предыдущих сборах скребней от рыб на Северо-Востоке России этот вид отсутствовал. Результаты наших дальнейших исследований изменили это представление и показали, что скребня *N. tumidus* можно отнести к обычным паразитам жилых популяций арктических гольцов, населяющих озера Колымского нагорья. В настоящее время почти все горные озера на территории Магаданской области являются труднодоступными, но благодаря усилиям коллег из ИБПС ДВО РАН известно уже 9 озер в Колымском нагорье, где установлено существование инвазии *N. tumidus*. Как правило, эти озера располагаются в межгорных впадинах и занимают понижения рельефа, оставшиеся после деградации ледников при последнем плейстоценовом потеплении. Известна история одного из таких водоемов, где проводились наши работы. Так, оз. Энгтери непрерывно существовало на протяжении всего голоцена, а его возраст превышает 12.5 тыс. лет (Минюк и др., 2007). В табл. 1 приведены сведения о местоположении и размерах озер, в которых обнаружен скребень *N. tumidus*.

Во всех указанных озерах обитают популяции арктического гольца *Salvelinus alpinus complex*, который служит облигатным дефинитивным хозяином скребня *N. tumidus*.

Кроме арктического гольца, в состав ихтиоценоза этих озер могут входить восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasii*, речной голец *Phoxinus phoxinus*, сибирский усатый голец *Barbatula toni* и колымский подкаменщик *Cottus kolymensis*. *N. tumidus* обнаружен только у арктического гольца и в небольшом количестве у хариуса. Для характеристики параметров инвазии облигатного дефинитивного хозяина использованы отдельные выборки скребней от арктических гольцов, пойманных в этих озерах в разные годы (табл. 2).

Показатели зараженности достаточно высоки во всех представленных в табл. 2 выборках. Во всех случаях повторных сборов материала на некоторых из озер присутствие инвазии подтверждалось. В июле 2016 г. в оз. Лыдистое кроме карликовых гольцов, параметры инвазии которых представлены в табл. 2, были пойманы два экземпляра крупной формы, зараженность каждого из них существенно превышала показатели, полученные для гольцов из других местообитаний. В самце было найдено 548 экз. скребней, в самке – 569 экз. Из самого крупного в Магаданской области оз. Малый (табл. 1) осенью 2015 г. и зимой 2016 г. были получены дополнительные выборки гольцов, в количестве 40 и 24 экз. соответственно. В обеих выборках ЭИ составляла 100 % при ИО 40.0 и 47.3. В результате семи непродолжительных гельминтологических экспедиций на оз. Энгтери в летние сезоны 2011–2019 г. было выловлено и вскрыто 296 экз. гольцов. За эти годы зараженность гольцов *N. tumidus* в оз. Энгтери колебалась в следующих пределах: ЭИ от 82.5 до 100 %, а ИО – от 4.4 до 11.2.

Инвазия *N. tumidus* в арктических гольцах обнаружена и в некоторых местообитаниях на Чукотке (табл. 2). Одно из них – оз. Голубое (67°39' с.ш., 169°25' в.д.), расположенное на северном склоне Илирнейского кряжа, относится к бассейну р. Лелюеем, впадающей в Восточно-Сибирское море. Озеро Липчиквыгытгын (67°01' с.ш., 167°56' в.д.) находится в верховьях Малого Анюя в северных отрогах Анюйского хребта. Показатели инвазии гольцов, пойманных в этих озерах (табл. 2), несомненно, указывают на их массовое заражение скребнем.

Полученные нами данные о зараженности арктических гольцов в местообитаниях Северо-Востока России свидетельствуют о главной роли этих рыб в поддержании инвазии скребня *N. tumidus*. Это вид был встречен и в других лососевидных рыбах, обитающих симпатрично с гольцами в некоторых озерах. Однако в них паразит обнаружен в незначительном количестве. Из 20 хариусов, пойманных в августе 2008 г. в оз. Хадды, были заражены две рыбы с интенсивностью 2 экз. каждая. В двух из 9 вальков *Prosopium cylindraceum*, добытых в оз. Липчиквыгытгын, было найдено по 1 экз. скребня. Из оз. Гытгыкай (63°25' с.ш., 176°34' в.д.), расположенного на севере Корякского нагорья, в нашем распоряжении были кишечники от четырех сигов-пыжьянов *Coregonus lavaretus pidschian*, в одном из которых найден 1 экз. *N. tumidus*.

Таблица 1. Географические и размерные характеристики озер в Колымском нагорье, в которых обнаружена инвазия *N. tumidus*

Table 1. Geographical coordinates and dimensions of lakes in the Kolyma upland where the infection of *N. tumidus* was discovered

Озеро	Координаты	Административный район	Высота над ур. м., м	Площадь, км ²	Максим. глубина, м
Хадды	61°43'с.ш.145°55'в.д.	Охотский	980	3.55	30
Мак-Мак	59°57'с.ш.152°06'в.д.	Ольский	630	1.21	26
Синее	61°03'с.ш.148°17'в.д.	Тенькинский	910	0.22	30
Льдистое	61°00'с.ш.148°35'в.д.	Тенькинский	860	0.45	25
Энгтери	61°10'с.ш.153°54'в.д.	Омсукчанский	890	0.31	22
Утиное	61°09'с.ш.153°51'в.д.	Омсукчанский	875	0.18	–
Малык	63°31'с.ш.147°55'в.д.	Сусуманский	960	24.02	–
Момонтай	63°42'с.ш.148°08'в.д.	Сусуманский	1015	16.03	105
Б. Дарпир	64°10'с.ш.148°00'в.д.	Момский	800	13.23	66

Таблица 2. Зараженность скребнем *N. tumidus* арктических гольцов в озерах Колымского нагорья (1–8) и Чукотки (9, 10).

Table 2. Degree of infestation of *N. tumidus* in arctic char from the lakes of the Kolyma upland (1–8) and Chukotka (9, 10).

№	Озеро	<i>S. alpinus</i> (N)	Дата вылова	ЭИ± <i>m</i> %	ИИ экз.	ИО
1	Мак-Мак	52	4.04.2008	67±6	1–153	15.4
2	Синее	9	1–8.07.2009	56±16	1–63	26.4
3	Льдистое	30	7–9.08.2011	90±5	1–13	3.4
4	Энгтери	50	19–21.06.2012	96±3	1–21	4.8
5	Утиное	29	21.07.2017	97±3	2–73	18,8
6	Малык	10	15.10.2014	100	26–192	52.8
7	Момонтай	15	31.10–2.11.2018	93±7	6–38	19.1
8	Б. Дарпир	17	31.07–7.08.2018	82±9	1–23	6.4
9	Голубое	9	07.2010	100	44–227	201.3
10	Липчиквыгтыгын	10	07.2018	90±9	1–20	8.6

Примечание. *N* – количество рыб в выборке, *m* – ошибка репрезентативности.

Note. *N* – number of fish in the sample, *m* – coverage error.

Также получены достоверные данные о существовании инвазии в Забайкалье и на северо-западе Красноярского края. Принадлежность скребней к виду *N. tumidus* установлена нами по 9 экземплярам от сигов, пойманных в оз. Баунт (55°12' с.ш., 112°59' в.д.). Озеро представляет собой наиболее крупный водоем Ципо-Ципиканской озерно-речной системы, расположенной в северо-западной части Витимского плоскогорья. Скребни *N. tumidus* идентифицированы нами также в сборах от сиговых рыб из оз. Кутарамакан (68°40' с.ш., 91°39' в.д.), расположенного на плато Путорана –

83 экз. скребней от двух сигов и 38 экз. от шести вальков. В выборках из озер Баунт и Кутарамакан присутствуют особи скребней разного возраста, в т.ч. и зрелые самки, что свидетельствует об облигатности отношений паразита и хозяина. Основанием для идентификации является строение корней апикальных и медианных хоботковых крючьев (Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, Атрашкевич, 2019). Приведенные фотографии образцов *N. tumidus* из озер Баунт (рис. 1а, 1б) и Кутарамакан (рис. 1в, 1г) демонстрируют закругленную форму корневых пластинок этих крючьев и отсутствие у них передних выростов.

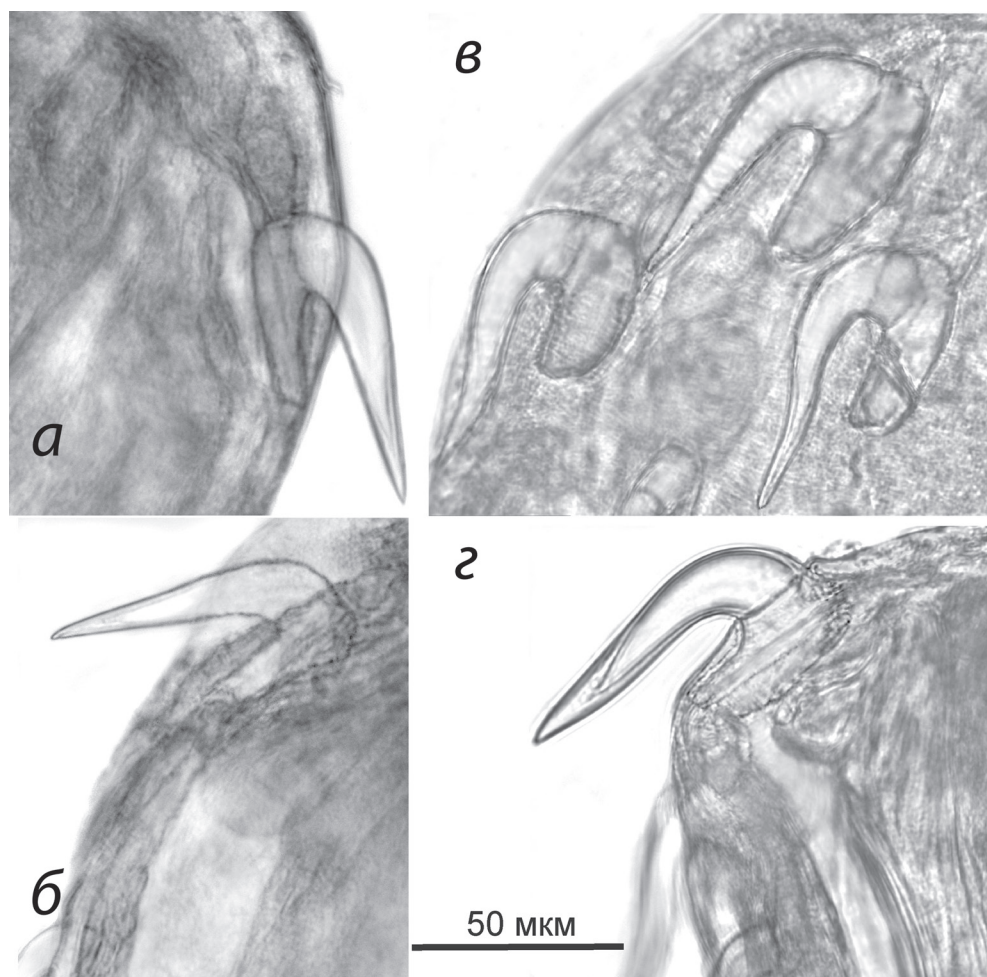


Рисунок 1. Апикальные и медианные крючья *N. tumidus* от сигов (а, б, г) и валька (в): а – апикальный крючок (оз. Баунт), б – медианный крючок (оз. Баунт), в – апикальный и два медианных крючка (оз. Кутарамакан), г – апикальный крючок (оз. Кутарамакан).

Figure 1. Anterior and middle proboscis hooks of *N. tumidus* in the common whitefish (а, б, г) and the round whitefish (в).

В коллекционных материалах из одного из озер Чарской котловины, где работал Пронин (1966), также были найдены экземпляры *N. tumidus* (рис. 2). К этому виду нами отнесены скребни от сигов, пойманных в оз. Большое Леприндо в декабре 1963 г.

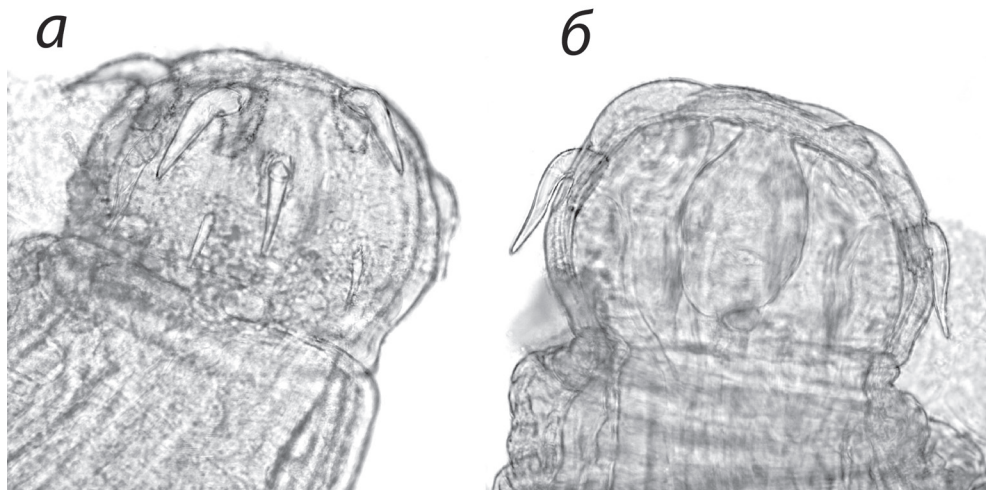


Рисунок 2. Хоботок самца (а) и хоботок самки (б) *N. tumidus* от сига из оз. Б. Леприндо.

Figure 2. Proboscis of male (a) and proboscis of female (б) of *N. tumidus* in the common whitefish from the Lake B. Leprindo.

ОБСУЖДЕНИЕ

В современных условиях скребень *N. tumidus* повсеместно биотопически приурочен к озерам. Будучи впервые обнаружен в двух озерах в Висконсине и Саскачеване (Van Cleave, Bangham, 1949), этот вид и в дальнейшем на территории Северной Америки регистрировался в озерах, как в ледниковых – на Аляске (Schmidt, 1965) и истоках Юкона (Arthur et al., 1976), так и во всех крупных водоемах акватории Великих Озер (Arai, 1989; Hoffman, 1999; Muzzall, Madenjian, 2013). В качестве облигатных дефинитивных хозяев во всех местообитаниях отмечены исключительно лососевидные рыбы, в том числе и интродуцированная в оз. Гурон кокани *Oncorhynchus nerka* (Collins, Dechtiar, 1974; Hoffman, 1999). Однако наиболее часто скребень встречается у относящихся к планктофагам американских сигов *Coregonus clupeaformis* и *C. arthedi* (Parasites of fishes..., 1988; Faisal et al., 2011).

Ледниковые озера, расположенные в нагорьях северо-востока Азии, большей частью остаются неисследованными в гельминтологическом отношении. Тем не менее, полученные для региона данные о зараженности рыб скребнем *N. tumidus* показывают, что его инвазия характерна для арктических гольцов, населяющих горные озера. Можно полагать, что в дальнейшем этот вид скребня будет обнаружен еще во многих других

горных водоемах Северо-Востока, поскольку эти местообитания представляют собой зону, в современных условиях благоприятную для существования жилых форм гольцов, и входят в их ареал (Алексеев, 2016). Кроме фактов обнаружения *N. tumidus* у гольцов в озерах, находящихся в горных массивах Колымского бассейна и Чукотки, его инвазия установлена в водоемах южной части Сибири. Наши данные по определению скребней в материале из оз. Баунт, любезно предоставленном Д.Р. Балдановой, согласуются с опубликованными ранее. В озерах Орон и Капылючикан (современное название Большое и Малое Капылюши), вместе с оз. Баунт составляющих Ципо-Ципиканскую озерно-речную систему Забайкалья, Вознесенская (1976) обнаружила *N. tumidus* у баунтовского сига и сига-пыжьяна. Уровень зараженности был не высок: ЭИ 3.7 и 16.2 % соответственно, а средняя ИИ 3 экз. (Вознесенская, 1976). Вероятно, вследствие низкой численности паразита, он не был найден при повторных исследованиях в этих же озерах (Пронин и др., 2015). Сообщения о находке *N. tumidus* в двух озерах Чарской котловины (Пронин, 1966) и в Телецком озере (Титова, 1965) можно считать подтвержденными работой Трофименко (1969), которому принадлежит описание отличительной особенности в анатомии этого вида. Титова (1965) отметила высокую зараженность телецкого сига в исследованной популяции: ЭИ составляла 68 % при интенсивности, достигавшей 24 экз. Результаты нашего определения скребней от сигов из оз. Б. Леприндо служат дополнительным подтверждением фактов обнаружения *N. tumidus* в Чарской котловине. О существовании инвазии *N. tumidus* на северо-западе Сибирской платформы в районе Норильских озер изначально известно также из работы Трофименко (1969), обнаружившего этого скребня у щуки *Esox lucius* в бассейне оз. Кета. Изучив морфологические признаки экземпляров скребней, собранных К.В. Поляевой и Ю.К. Чугуновой в водоемах плато Путорана, мы с уверенностью можем отнести неоэхиноринхов от сиговых рыб из оз. Кутарамакан к виду *N. tumidus*. Этот же вид скребня зарегистрирован и в оз. Собачьем (Поляева, Романов, 2016).

Сообщение о находках *N. tumidus* в сиговых рыбах из р. Колымы (Губанов и др., 1967) позднее было опровергнуто (Трофименко, 1969). К настоящему времени нами показано, что речных сигов-бентофагов инвазирует другой скребень – *N. baueri*, ранее относимый к виду *N. crassus* Van Cleave, 1919 (Михайлова, Атрашкевич, 2019). Экология именно этого вида связана с речными биотопами (Атрашкевич, Орловская, 1986; Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, 2018, 2019), и определения скребней как *N. tumidus* от рыб из Колымы и других рек Северной Азии, отмеченные в сводке Пугачева (2004), следует считать ошибочными.

Жизненный цикл *N. tumidus* протекает в озерных биотопах, и наиболее вероятными его промежуточными хозяевами, по нашему мнению, являются планктонные ракообразные, относящиеся к веслоногим ракам (Михайлова, 2018; Михайлова, Атрашкевич, 2019), которые играют заметную роль в питании озерных рыб. Известно, что массовое

развитие различных групп копепод характерно для олиготрофных озер, к которым принадлежат холодноводные горные водоемы. Представления о том, что исходные формы сиговых и гольцов берут свое начало из подобных водоемов горных областей Евразии (Шапошникова, 1976; Сычевская, 1988, 1989; Алексеев, 2016), согласуются с приобретением ими адаптаций к питанию планктоном. Среди гольцов, ныне обитающих в ледниковых озерах в бассейне Колымы и на Чукотском полуострове, выявлены формы, питающиеся преимущественно планктоном (Гудков, 1993; Гудков и др., 2003). В районах богатого развития планктона сформировались сиги с большим количеством жаберных тычинок, образующих хороший цедильный аппарат (Шапошникова, 1976). В настоящее время в озерах Баунтовской (Ципо-Ципиканской) системы при отсутствии арктических гольцов нишу планктофагов занимают разные формы многотычинковых пыжьяновидных сигов (Самусенок, 2017). В других озерах Забайкалья существуют специализированные планктоноядные формы мелких и карликовых гольцов (Самусенок, 2000; Алексеев, 2016). Описанные виды и формы гольцов из озер плато Путорана достигают крупных размеров и, в основном, являются хищниками (Заделенов и др., 2017); обособление планктоноядных форм в этих озерах более характерно для сигов (Романов, 1983; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Очевидно, что современный ареал *N. tumidus*, который можно представить по местам его обнаружения в Сибири и на Северо-Востоке, связан с историей происхождения и расселения его облигатных дефинитивных хозяев. Ископаемые остатки древнейших лососевидных, относящиеся к палеогену, известны по находкам в Северной Азии и на западе Северной Америки. Условия их захоронения и таксономические особенности свидетельствуют о том, что лососевидные первично были обитателями горных водоемов и затем на протяжении неогена оставались типично пресноводными рыбами (Сычевская, 1988). В равнинных отложениях неогена Евразии их остатков практически нет, из чего следует, что их расселение произошло недавно и связано с расширением ареала (Сычевская, 1989). Общеприняты представления о существовании во внутренних районах Сибири обширных озерных бассейнов, заполнение которых зависело от стадии развития оледенений, неоднократно происходивших в плейстоцене. Подпруживание поверхностного стока мощными сплошными ледниками, занимавшими ледовитоморский шельф, создавало условия для изменения общего направления континентального стока и сообщения озерных бассейнов друг с другом. В максимум оледенения озера и протоки Трансибирской системы стока простирались от хребта Черского до Альп. Главными элементами этой системы в Сибири были Лено-Вилуйское, Енисейское и Мансийское подпрудные озера (Гросвальд, 1999). Сибирскими геологами найдены и исследованы геоморфологические признаки местоположения этих озер. Установлено, что при начавшемся последнем плейстоценовом потеплении в Енисейский озерный

бассейн по району Нижней Тунгуски талые воды поступали из Лено-Вилуйского приледникового бассейна. Переполнив Туруханскую низину, эти воды нашли выход на западе в Мансийское озеро. Кроме того, существовала связь этого озера с северным подпрудным бассейном при отступании ледника из долины Енисея (Казьмин, Волков, 2015). В течение последних 150 тыс. лет на юге Восточной Сибири озера появлялись и исчезали; при помощи картографической модели показано, что их распространение на территории временами достигало грандиозных масштабов (Леви и др., 2015).

Таким образом, приведенные реконструкции демонстрируют обстоятельства, при которых озерные рыбы могли существовать и иметь широкие возможности для расселения. Представляется вероятным, что изначально формирование скребня *N. tumidus*, становление его жизненного цикла и паразитарной системы проходило в континентальных озерных бассейнах, где обитали лососевидные предки современных дефинитивных хозяев скребня. Молекулярно-генетические исследования озерных гольцов из горных районов в бассейнах Индигирки, Колымы и Забайкалья показывают, что непосредственными предками современных арктических гольцов континентальных горных районов Сибири были не проходные, а жилые формы сибирских палеоозер (Алексеев, 2016). Согласно выводам Г.Х. Шапошниковой интенсивное формообразование и расселение сегов, начавшееся в четвертичное время, тоже связано с обширными сибирскими водоемами (Шапошникова, 1976). Эти выводы получили подтверждение при изучении родственных взаимоотношений сеговых рыб Сибири новейшими методами генетики. Найдены молекулярные признаки южно-сибирской линии пыжьяно-видных сегов, сохранившейся в озерах бассейна верховьев Оби и Енисея и давшей начало северным популяциям нижнего Енисея (Балдина, 2010). Кроме того, показана генетическая связь сегов из озер Алтая с восточно-сибирскими сегоми из бассейна Лены (Бочкарев и др., 2017).

Другой вид скребня – *N. baueri*, близкородственный *N. tumidus* и тоже распространенный в северных районах Азии, массово инвазирует сеговых рыб. Однако исследование жизненного цикла *N. baueri* показало, что его паразитарная система сложилась в иных экологических условиях и наибольшей численности этот вид достигает в низинных биотопах приустьевых участков рек Ледовитоморского бассейна (Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, 2019). Его промежуточные хозяева, остракоды, многочисленны в бентосе этих биотопов, а дефинитивными хозяевами преимущественно служат бентоноядные виды речных сегов: чир и пыжьян. Главным различием в анатомии этих двух видов скребней являются более мощные корни апикальных и медианных хоботковых крючьев у *N. baueri*, что очевидно усиливает его прикрепительный аппарат. Можно предполагать, что необходимость укрепления фиксации скребня в стенке кишечника возникла в связи с изменением питания окончательного хозяина – с переходом на

более грубую пищу. Относительно недавняя морфологическая и экологическая дивергенция внутри рода *Coregonus* была связана с проникновением в низинные биотопы и освоением новых ниш (Сычевская, 1988). Также и внутри вида *Coregonus lavaretus* образовалось множество озерных и речных форм, обладающих различными трофическими адаптациями. По данным Шапошниковой (1974, 1976), типичным бентофагом пыжьяна сделало слабое развитие планктона в речных условиях. Вполне вероятно, что существенные изменения в экологии сигов привели к обособлению вида *N. baueri*, а невысокий уровень его отличия от *N. tumidus*, обнаруженный в митохондриальном геноме (Malyarchuk et al., 2014), возможно, объясняется его молодостью.

Последнее потепление четвертичного периода в итоге привело к сокращению площади озер и деградации озерно-речной сети в горных районах. Арктические гольцы там, где это было возможно, поднимались в освобождающиеся от ледников долины с холодноводными озерами и формировали в них изолированные популяции (Алексеев, 2016). Образование реликтовых популяций сигов, существующих в водоемах на юге Сибири, также связано с событиями послеледниковой эпохи при потеплении, начавшемся на рубеже плейстоцена и голоцена (Мамонтов, 2000; Бочкарев, Зуйкова, 2008).

Таким образом, предположение о том, что скребень *N. tumidus* происходит из древних озерных водоемов, согласуется с его находками в современных изолированных популяциях гольцов и сигов. Местобитания паразита, разбросанные по горным водоемам от Чукотки и бассейна Колымы до Забайкалья и Западной Сибири, видимо, представляют собой часть обширного в прошлом ареала, сократившегося в той же степени, что и ареалы его облигатных дефинитивных хозяев, населявших приледниковые озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН за помощь в экспедиционных работах и сборе материалов для изучения; а также глубокую признательность коллегам Д.Р. Балдановой (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, Россия), Ю.К. Чугуновой и К.В. Поляевой (Красноярский филиал ВНИРО, Красноярск, Россия), передавшим для исследования экземпляры червей из своих коллекций, и М.Б. Скопцу (Хабаровск, Россия), собравшему гельминтологический материал на Чукотке.

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии» № AAA-A17-117012710031-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири. Дис. ... докт. биол. наук. М., 546 с.
- Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. 2016. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики. Паразитология 50 (4): 263–290.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 1986. К экологии скребней пресноводных рыб Чукотки. В кн.: Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Тез. докл. XI Всесоюз. симпози. «Биологические проблемы Севера». (Якутск, 1986). Якутск, Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, т. 4, с. 120.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В. 2005. Паразитические черви животных Тайгской губы. В кн.: Черешнев И.А. (отв. ред.). Биологическое разнообразие Тайгской губы Охотского моря. Владивосток, Дальнаука, 175–251.
- Балдина С.Н. 2010. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (р. *Coregonus*) Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. М., 172 с.
- Бауер О.Н., Скрабина Е.С. 1987. Тип скребни – Acanthocephales. В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. 311–339.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2008. Современный взгляд на проблему систематики, дифференциации и происхождения симпатрических сигов Телецкого озера. Электронный ресурс: <http://e-lib.gasu.ru/konf/biodiversity/2008/1/11.pdf>
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Соловьев М.М. 2017. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus pidschian* sensu lato, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны. Экологическая генетика 15 (2): 31–43.
- Вознесенская Н.Г. 1976. Гельминтофауна озер Орон и Капылючкан Ципо-Ципиканской озерной системы. В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, 43–49.
- Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея: монография. Красноярск, Сиб. федер. ун-т, 303 с.
- Гросвальд М.Г. 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. Опыт геоморфологического анализа палеогидрологических систем материка. М., Научный мир, 120 с.
- Губанов Н.М., Новиков А.С., Трофименко В.Я. 1967. К изучению гельминтофауны рыб бассейнов рек Колымы и Яны. В: Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. (Деп. № 162–67). М. 6–17.
- Гудков П.К. 1993. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* из некоторых озер Чукотского полуострова. Вопросы ихтиологии 33 (5): 618–625.
- Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Морфо-экологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона. Вопросы ихтиологии 43 (5): 618–625.
- Екимова И.В. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, 50–68.
- Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Матасов В.В. 2017. Гольцы Таймырского полуострова (обзор). Рыбоводство и рыбное хозяйство 12: 19–28.
- Казьмин С.П., Волков И.А. 2015. Подтопление долин Сибири времени последнего континентального оледенения и его дегляциации. Вестник ВГУ. Серия: Геология 2: 125–127.
- Леви К.Г., Мирошниченко А.И., Козырева Е.А., Кадетова А.В. 2015. Модели эволюции озерных бассейнов Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. Известия Иркутского государственного университета. Серия «Геоархеология. Этнология. Антропология» 11: 55–85.
- Мамонтов А.М. 2000. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири. Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Ч. 5. Якутск, Якутский гос. Университет, 127–146.
- Минюк П.С., Ложкин А.В., Андерсон П.М., Соломаткина Т.Б., Пахомов А.Ю., Борходоев В.Я. 2007. Комплексное исследование осадков оз. Энгтери, Северо-Восток России. Вестник СВНЦ ДВО РАН 4: 2–13.

- Михайлова Е.И. 2010. О значении признака, предложенного В. Я. Трофименко для разграничения видов *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 и *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae). В кн.: Биоразнообразие и экология паразитов. Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVI. М., Наука, с. 146–153.
- Михайлова Е.И. 2018. Новые данные о циклах развития близких видов скребней *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 и *N. baueri* sp. n. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) на Северо-Востоке Азии. В кн.: Современная паразитология – основные тренды и вызовы. Материалы VI съезда Паразитологического общества. СПб., с. 162.
- Михайлова Е.И. 2019. Особенности экологии скребня *Neoechinorhynchus baueri* Mikhailova et Atrashkevich, 2019 (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) в центре и на периферии ареала. Вестник СВНЦ ДВО РАН 1: 83–90.
- Михайлова Е.И., Атрашкевич Г.И. 2019. *Neoechinorhynchus baueri* sp. n. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) – паразит пресноводных рыб Северной Азии. Паразитология 53 (1): 40–53.
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 435 с.
- Поляева К.В., Романов В.И. 2016. Эколого-фаунистический обзор паразитов лососевидных рыб озера собачьего (плато Путорана). Российский паразитологический журнал 37 (3): 281–290.
- Пронин Н.М. 1966. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский Север). В кн.: Вопросы географии и биологии. Чита, 120–159.
- Пронин Н.М., Бурдуковская Т.Г., Батуева М.Д.-Д., Дугаров Ж.Н., Сондуева Л.Д., Самусенок И.В. 2015. Паразитофауна сиговых рыб рода *Coregonus* из водоемов Ципо-Ципиканской системы. Вопросы ихтиологии 55 (5): 603–610.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Тр. Зоол. ин-та РАН. 304. СПб., Изд-во Зоол. ин-та РАН, 250 с.
- Романов В.И. 1983. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера. В кн.: Вопросы географии Сибири, вып. 14. Томск, Изд-во Томского ун-та. 73–88.
- Самусенок В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 186 с.
- Самусенок И.В. 2017. Эколого-систематическая характеристика сиговых рыб Баунтовских озер (Северное Забайкалье). Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 86 с.
- Скрябина Е.С. 1978. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР. Паразитология 12 (6): 512–521.
- Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых в свете исторического развития лососевидных (Salmonoidea). В кн.: Биология сиговых рыб. (Сб. научных трудов ИЭМЭЖ). М., Наука, 17–28.
- Сычевская Е.К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М., Наука, 144 с.
- Титова С.Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, 172 с.
- Трофименко В.Я. 1969. Гельминтофауна пресных вод Азиатской Субарктики. Дис. ... канд. биол. наук. М., 313 с.
- Шапошникова Г.Х. 1974. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза. Вопросы ихтиологии 14 (5): 749–768.
- Шапошникова Г.Х. 1976. История расселения сигов рода *Coregonus*. В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., Наука, 54–67.
- Arai H.P. 1989. Acanthocephala. In: L. Margolis and Z. Kabata (eds). Guide to the parasites of fishes of Canada. Part III. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 107, 95 p.
- Arthur J.R., Margolis L., Arai H.P. 1976. Parasites of fishes of Aishihik and Stevens Lakes, Yukon Territory, and potential consequences of their interlake transfer through a proposed water diversion for hydroelectric purposes. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 33 (11): 2489–2499.

- Bauer O.N. 1970. Parasites and diseases of USSR coregonids. In: C.C. Lindsey and C.S. Woods (eds). Biology of coregonid fishes. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg, 267–278.
- Collins, J.J., A.O. Dechtiar. 1974. Parasite fauna of Kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) introduced into Lake Huron. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 31 (11): 1818–1821.
- Faisal M., Fayed W., Nour A., Brenden T. 2011. Spatio-temporal dynamics of gastrointestinal helminthes infecting four lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks in northern Lakes Michigan and Huron, U.S.A. Journal of Parasitology 97 (5): 760–774.
- Hoffman G.L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. Comstock Publishing Associates, 539 p.
- Malyarchuk B., Derenko M., Mikhailova E., Denisova G. 2014. Phylogenetic relationships among *Neoechinorhynchus* species (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from North-East Asia based on molecular data. Parasitology International 63 (1): 100–107.
- Muzzall P.M., Madenjian C.P. 2013. Parasites of Bloater *Coregonus hoyi* (Salmonidae) from Lake Michigan, U.S.A. Comparative Parasitology 80 (2): 164–170.
- Parasites of fishes in the Canadian waters of the Great Lakes. 1988. Nepszy S.J. (ed.). Great Lakes Fishery Commission Technical Report 51. Ann Arbor, Michigan. 108 p.
- Schmidt G.D. 1965. A collection of Acanthocephala from fishes of George Lake, Central Alaska. Canadian Journal of Zoology 43 (4): 651.
- Van Cleave H.J., Bangham R.V. 1949. Four new species of the acanthocephalan family Neoechinorhynchidae from fresh-water fishes of North America, one representing a new genus. Journal of Washington Academy of Science 39 (12): 398–409.

ON THE DISTRIBUTION OF THE *NEOECHINORHYNCHUS TUMIDUS* (EOACANTHOCEPHALA: NEOECHINORHYNCHIDAE) IN NORTHERN ASIA

E. I. Mikhailova

Keywords: Acanthocephala, *Neoechinorhynchus tumidus*, arctic charrs, coregonid fish, mountain lakes, Siberia, Northeastern Russia

SUMMARY

On the basis of twenty years of research in the Northeastern Russia, the issues concerning the validity, ecology, and zoogeography of *N. tumidus* van Cleave et Bangham, 1949 are discussed. This paper presents data on the infection of arctic charrs of the genus *Salvelinus* by acanthocephalans in several mountain lakes of this region. Findings of *N. tumidus* in whitefish (Coregonidae) from lakes of other mountain regions of southern and Western Siberia are described. Paleogeographic reconstructions of vast lake basins in Siberia are considered. These hypotheses give an idea of probable habitats of ancestral forms of salmonid fish which currently serve as obligatory definitive hosts of *N. tumidus* in their Asian range. On the basis of the available data on the ways of formation of isolated populations of arctic char and whitefish in continental mountain areas, it is suggested that the modern range of the acanthocephalan *N. tumidus* is related to the distribution of such fish populations in Northern Asia.

УДК 595.122.2; 59.087

MICRO-CT AS A METHOD TO VISUALIZE INTRAMOLLUSCAN STAGES OF DIGENEA

© 2020 G. A. Kremnev^{a,*}, L. Y. Kryuchkova^b, A. A. Miroljubov^c,
V. A. Kalashnikova^a, D. Y. Krupenko^a

^aDepartment of Invertebrate Zoology, Saint Petersburg University,
Universitetskaya emb. 7–9, Saint Petersburg, 199034 Russia

^bResearch Centre for X-ray Diffraction Studies, Saint Petersburg University

^cZoological Institute, Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya emb. 1, Saint Petersburg, 199034 Russia

* e-mail: glistoved69@gmail.com, st022767@student.spbu.ru

Received 26.03.2020

Received in revised form 19.05.2020

Accepted 22.05.2020

X-ray micro-computed tomography (micro-CT) is a non-destructive method widely used for visualization of three-dimensional structures. Application of micro-CT for comparative morphology is limited due to low x-ray contrast of soft animal tissues, but staining can increase image quality for such specimens. We suggest that micro-CT may be used for rough visualization of branched sporocysts of Digenea within intact hosts, and tested this approach on sporocyst of *Leucochloridium paradoxum*. Two infected mollusks were treated following two different protocols. One specimen was scanned in ethanol; the other was dried before scanning. Anatomical features of the host were better visible on microtomographic sections of the dried specimen. Regardless of the sample preparation, full-grown and underdeveloped broodsacs of the sporocyst were visible, but we could not trace its central part. We suggest how the micro-CT protocol can be modified for better results on branched digenean sporocysts.

Keywords: micro-CT, phosphotungstic acid, critical point drying, Digenea, *Leucochloridium paradoxum*, sporocyst, metacercariae, Gastropoda, *Succinea putris*

DOI: 10.31857/S1234567806040045

X-ray micro-computed tomography (micro-CT) is a non-destructive method applicable for visualization of three-dimensional structures, widely used in the studies on various free-living (e.g. Parapar et al., 2018; Marcondes Machado et al., 2019) and parasitic (e.g. Noever et al., 2016; Martín-Vega et al., 2018; O'Sullivan et al., 2018) invertebrates. However, the application of this method for comparative morphology is limited due to low x-ray contrast of soft animal tissues (Metscher, 2009). Staining with phosphotungstic acid (PTA) and IKI (1 % iodine metal + 2 % potassium iodide in water) with subsequent scanning in ethanol is the main tool to increase contrast and quality of micro-CT images for such specimens (Metscher, 2009). Staining could be combined with incubation in dimethyl sulfoxide (Marcondes Machado et al., 2019) or freeze-drying after staining (Noever et al., 2016) for better results.

In micro-CT studies of digeneans authors used basic protocols (Lee et al., 2007; Martín-Vega et al., 2018) and critical point drying after staining (Bulantová et al., 2016). This method was successfully adopted to determine the localization of metacercariae and juvenile adults within the second or definitive host organs (Lee et al., 2007; Bulantová et al., 2016; Martín-Vega et al., 2018). Nevertheless, all these works focused on the hermaphroditic generation of digeneans while parthenogenetic generations (sporocysts and rediae) have so far been neglected. In a few digenean taxa sporocysts have branched bodies with modular organization, where each module is different in terms of function and morphology (Galaktionov et al., 2014). This makes them quite hard to study with traditional approaches like dissecting from host tissues or histological sections with subsequent 3D reconstruction. Though histological techniques provide essential information on the internal structure and tissue organization, this method is time consuming and gives sections in one plane only. Micro-CT does not reveal the histological structure but it provides sections of three planes, it is relatively fast and easy, and may be used for rough visualization of branched digenean sporocysts within the host body and for estimation of branch numbers. Micro-CT also could be applied to determine the host/parasite volume ratio, as was demonstrated for Rhizocephala (Nagler et al., 2017). We tested this approach on sporocysts of *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835 (Brachylaimoidea: Leucochloridiidae). The sporocyst of this species is well-known for its colored broodsacs and extremely branched body composed of functionally and morphologically different regions: a central part, broodsacs with infective metacercariae, narrowed stalks connecting the broodsacs with the central part and underdeveloped broodsacs with developing metacercariae (Pojmanska, Machaj, 1991; Ataev et al., 2013; Ataev, Tokmakova, 2015). Our study is a first attempt to apply micro-CT for intramolluscan stages of Digenea.

MATERIAL AND METHODS

Two specimens of amber snails, *Succinea putris* L., 1758, infected with *L. paradoxum* (referred here and onwards as S1 and S2) were collected at the Yuzno-Primorskij park of Saint-Petersburg in September 2017 and 2018. Sporocysts were visible through thin transparent shell of the hosts. Shells of mollusks were crushed and a small puncture was made in the mantle to provide a better infiltration by fixative and contrasting solutions. Samples remained intact without any dissection of the host. Infected mollusks were fixed in Zenker’s solution with 100 % acetic acid (10:1). After 2 h fixation and 2 h rinsing in water, specimens were incubated in 70 % ethanol with iodine for 1 h and stored in 70 % ethanol for one week.

Contrasting protocol was generally adopted from studies of Metscher (2009) and Marcondes Machado et al. (2019). S1 was stained in 0.3 % ethanol solution of phosphotungstic acid (PTA) for 12 h, rinsed in 70 % ethanol for one hour to remove PTA, transferred to 96 % ethanol and stored in it for three days inside a 1.5 ml plastic tube. S2 was stained in mixture of 0.3 % PTA with 3 % dimethyl sulfoxide (DMSO) (10:1) for one week (Table 1). Next, S2 was gradually dehydrated through 70 %, 96 % ethanol, 96 % ethanol-acetone (3:1, 1:1, 1:3) and pure acetone (1 h in each liquid), and dried using a critical point dryer (CPD) (Hitachi HCP-2). Both samples were scanned using a microtomography scanner (Bruker SkyScan 1172). S1 was scanned twice in a 1.5 ml plastic tube filled with 96 % ethanol under slightly different scanning parameters (referred here and onwards as S1-1 and S1-2, Table 1). S2 was scanned once in a 1.5 ml plastic tube under a single set of scanning parameters (Table 1). Obtained data was processed using CTVox® and DataViewer® software packages (Bruker Micro-CT).

Table 1. Sample preparation and key parameters used for scanning

Sample	Contrasting	Dried in CPD	Acceleration voltage, kV	Source current, uA	Filter	Resolution, µm	Frame averaging for one scanning	Exposure, ms
S1-1	12 h in 0.3 % PTA	-	74	100	No	4.3	3	460
S1-2	12 h in 0.3 % PTA	-	74	108	No	2.5	5	470
S2	1 w in 0.3 % PTA with 3 % DMSO	+	58	161	Al 0.5 mm	3.03	3	1050

Sample rotation angle for all samples was 0.2 grade.

RESULTS AND DISCUSSION

In total we received three datasets, two for the first sample (S1–1, Fig. 1*A*; 2; S1–2, Fig. 1*B*; 3) and one for the second (S2, Fig. 4). S2 was overexposed, possibly due to extensive staining of the albumin gland by PTA (Fig. 4). Therefore, a microtomography scanner filter was applied to S2 during scanning to increase the contrast of other tissues (Table 1). We visualized all datasets with DataViewer® to generate three planes of microtomographic sections (Figs 2–4). Bright spots were observed in all datasets (Fig. 1–4), which are likely a scanning artifact. 3D reconstructions in CTVox® were performed only for S1–1 and S1–2 (Fig. 1). A 3D reconstruction for the S2 dataset is not shown here since the scanned wall of a plastic tube (Fig. 4) made it impossible to receive a high resolution image in CTVox®. This artifact possibly appeared due to the scanning parameters of S2, including filter.

3D reconstructions of both S1–1 (Fig. 1*A*) and S1–2 (Fig. 1*B*) give a general picture of the hosts morphology: head, foot, tentacles, lung and kidney are visible. Of the sporocyst, only broodsacs containing infective metacercariae could be clearly identified (Fig. 1). The resolution of S1–2 was higher than in S1–1, resulting in a better 3D reconstruction from S1–2 (Fig. 1*B*).

Microtomographic sections were more informative than 3D reconstructions (Figs 2–4). Anatomy of the snail was recognizable to different extents between the samples. On S1–1 the lung, kidney, digestive gland and its ducts were visible, but other organs were not (Fig. 2). On S1–2 sections, other parts of the digestive system including crop and parts of the intestine were visible, as well as the lung, kidney and urinary duct (Fig. 3). The only part of reproductive system that could be distinguished on S1–2 was the hermaphrodite gland (Fig. 3). Sections of the S2 dataset provided the most detailed overview of snail anatomy

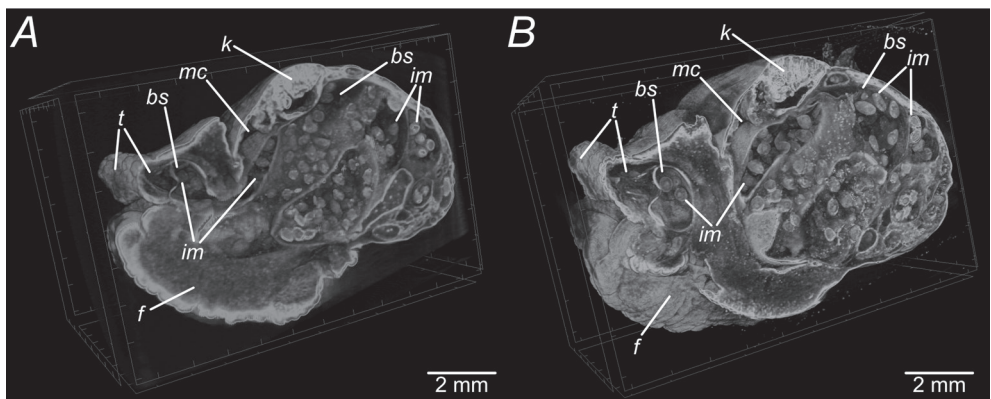


Figure 1. 3D reconstructions of datasets S1–1 (*A*) and S1–2 (*B*) made in CTVox®. Abbreviations: *bs* – broodsac, *f* – foot, *im* – infective metacercariae, *k* – kidney, *mc* – mantle cavity (lung), *t* – tentacle.

(Fig. 4), with kidney, urinary duct and lung clearly distinguishable. All parts of the digestive system were visible including the buccal cavity, crop, stomach, digestive gland with its ducts, whole intestine, and rectum. Besides the hermaphroditic gland many other organs of the reproductive system could be seen: the albumen gland, spermooviduct and distal parts of the reproductive ducts. However, the difference in reproductive systems of S1–2 and S2 might also be caused due to different degrees of reproductive system degradation caused by the sporocyst. The presence of a hermaphrodite gland in both samples is quite interesting since digeneans usually cause castration of their host via the disruption of the gonad (e.g. Lauckner, 1987; Tétrault et al., 2000).

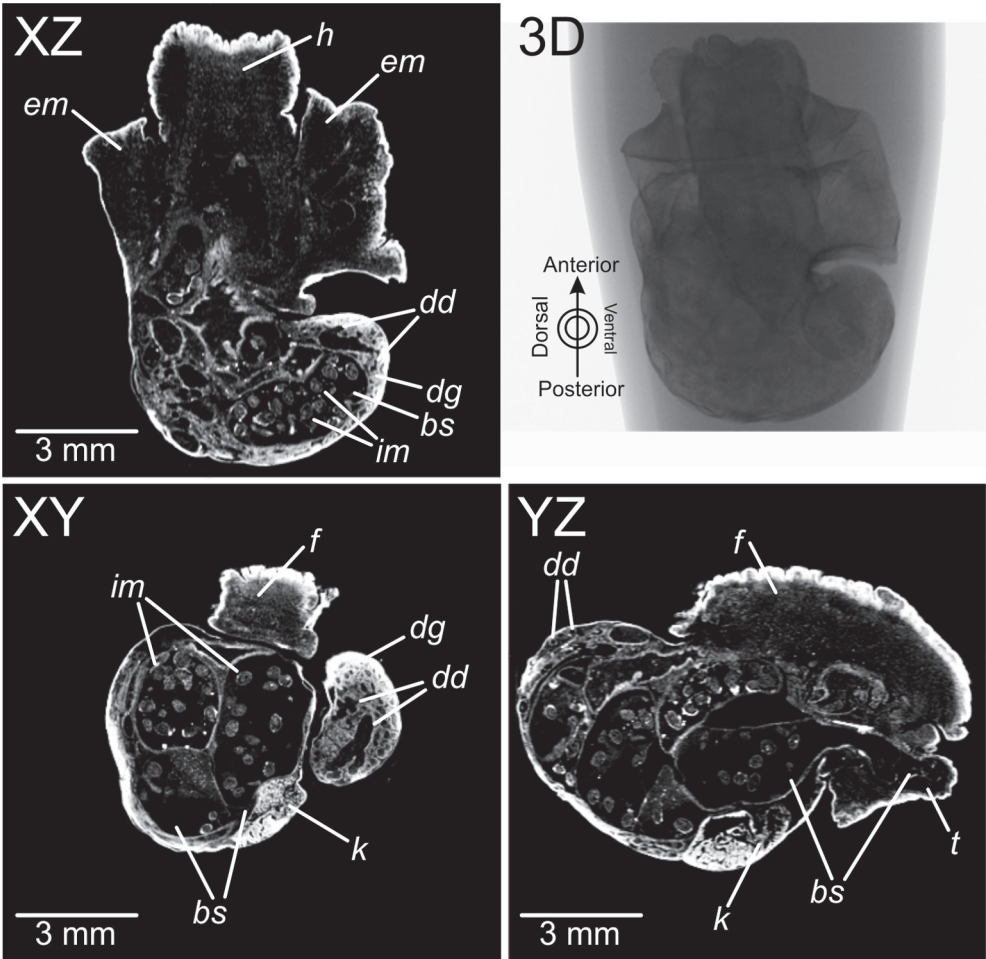


Figure 2. Microtomographic sections (dataset S1-1) visualized with DataViewer®. Abbreviations: *bs* – brood sac, *dd* – ducts of digestive gland, *dg* – digestive gland, *em* – edge of mantle, *f* – foot, *h* – head, *im* – infective metacercariae, *k* – kidney, *t* – tentacle.

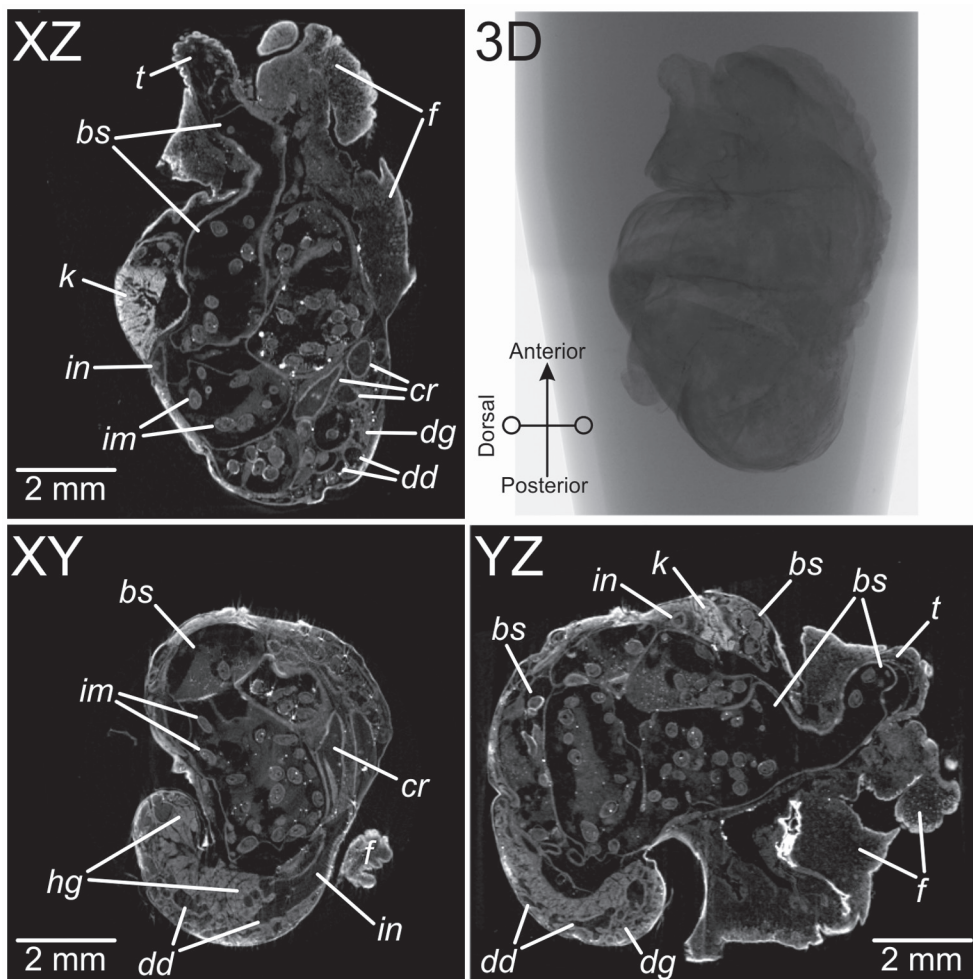


Figure 3. Microtomographic sections (dataset S1-2) visualized with DataViewer®. Abbreviations: *bs* – broodsac, *cr* – crop, *dd* – ducts of digestive gland, *dg* – digestive gland, *f* – foot, *hg* – hermaphrodite gland, *im* – infective metacercariae, *in* – intestine, *k* – kidney, *t* – tentacle.

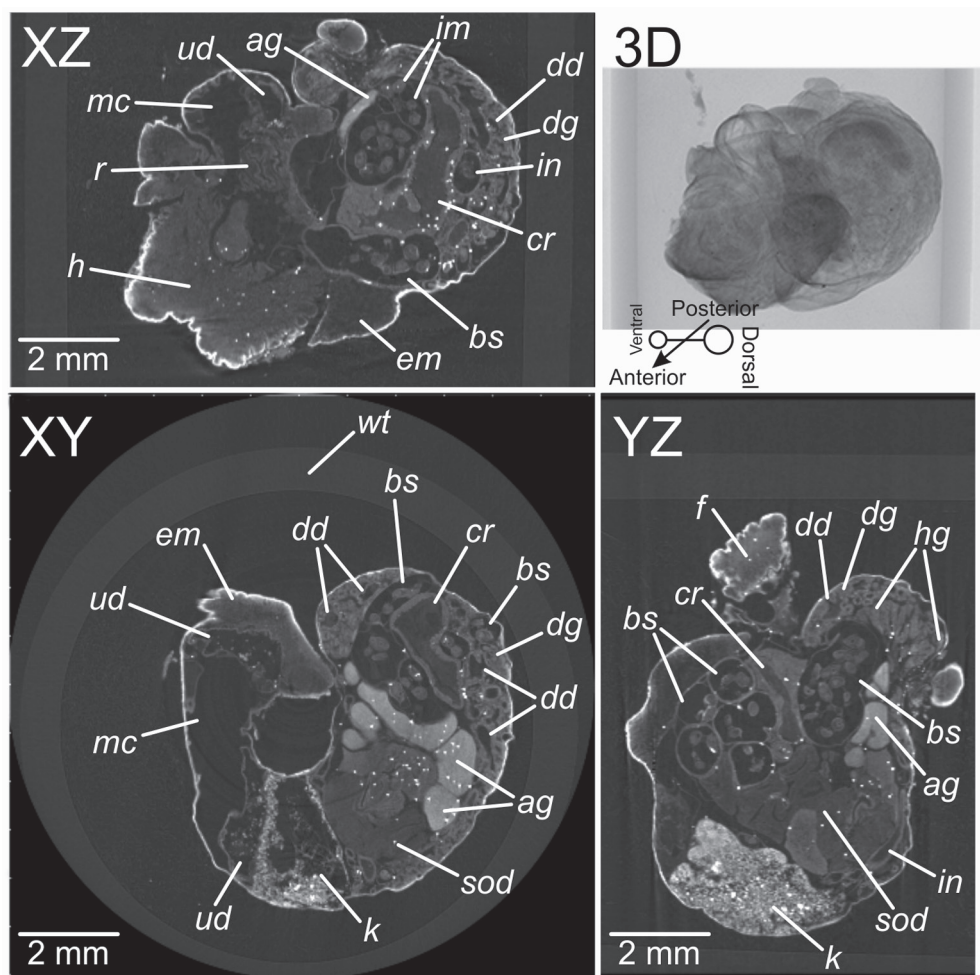


Figure 4. Microtomographic sections (dataset S2) visualized with DataViewer®. Abbreviations: *ag* – albumen gland, *bs* – broodsac, *cr* – crop, *dd* – ducts of digestive gland, *dg* – digestive gland, *em* – edge of mantle, *f* – foot, *h* – head, *hg* – hermaphrodite gland, *im* – infective metacercariae, *in* – intestine, *k* – kidney, *mc* – mantle cavity (lung), *r* – rectum, *sod* – spermooviduct, *ud* – urinary duct, *wt* – wall of plastic tube.

Broodsacs with infective metacercariae of *L. paradoxum* could be easily distinguished on sections from all three datasets (Figs 2–4) and some underdeveloped broodsacs were visible as well. Suckers and ceca of metacercariae could clearly be seen in S1–2 (Fig. 3) and S2 (Fig. 4) datasets but were hardly discernible on S1–1 (Fig. 2). Unfortunately, regardless of sample preparation, we could not trace the stalks of the broodsacs and the central part of the sporocyst.

The following advantages of the obtained micro-CT datasets can be outlined. Firstly, basic anatomical features of snails, including parts of digestive and reproductive systems, were easy to trace and locate. Secondly, localization of sporocyst broodsacs within the intact mollusk body can be readily studied. It is important to note that the protocol including drying of the sample provided the most contrast dataset with the highest resolution. However, the applied sample preparation and scanning parameters did not allow us to visualize the entire sporocyst. The central part of the sporocyst remained obscure possibly due to its low contrast with surrounding tissues of the host. Nevertheless, micro-CT seems to be applicable for studies on *L. paradoxum* sporocyst but changes in the protocol should be tested in future studies. The contrast of the sporocyst might be further increased by injection of the PTA or IKI into the sporocyst broodsac. Such technique was successfully applied by Nagler et al. (2017) for visualization of root system in two rhizocephalan species. A similar approach can be tested on other branched sporocysts of Digenea.

To conclude, micro-CT can be applied to study the localization of digenean sporocysts or rediae among the host organs, and in perspective – to make spatial reconstructions of branched sporocysts. However, this method provides no information on the tissue organization of the parasite comparing to the histological serial sections.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was a part of the initiative project of Saint Petersburg University 1.52.1489.2017. During this work we utilized equipment of the resource center “Center for X-ray Diffraction Studies” of the Research park of Saint Petersburg University and “Taxon” Research Resource Center (<http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/>) of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. This study was partly supported by the state laboratory theme of Zoological Institute AAAA-A19-119020690109-2. Authors thanks Vladimir Lebedenkov, a student of Saint Petersburg University for his help with sampling.

REFERENCES

- Ataev G.L., Dobrovolskij A.A., Tokmakova A.S. 2013. Reproduction of trematode *Leucochloridium paradoxum* sporocysts (Trematoda: Leucochloridiidae). *Parazitologiya* 47 (2): 178–182 [In Russian].
- Ataev G.L., Tokmakova A.S. 2015. Seasonal changes in the biology of *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda, Leucochloridiomorphae). *Parazitologiya* 49 (3): 200–207 [In Russian].
- Bulantová J., Macháček T., Panská L., Krejčí F., Karch J., Jährling N., Saghaf S., Dodt H.U., Horák, P. 2016. *Tricho-bilharzia regenti* (Schistosomatidae): 3D imaging techniques in characterization of larval migration through the CNS of vertebrates. *Micron* 83: 62–71.
- Galaktionov K.V., Dobrovolsky A.A., Podvyaznaya I.M. 2014. Evolution of the morpho-functional organization of parthenogenetic generations of trematodes. *Zoological journal* 93 (3): 426–442 [In Russian].
- Lauckner G. 1987. Ecological effects of larval trematode infestation on littoral marine invertebrate populations. *International Journal for Parasitology* 17 (2): 391–398.
- Lee C.H., Im J. G., Goo J.M., Lee H.J., Hong S.T., Shen C.H., Chung D.H., Son K.R., Chang J.M., Eo H. 2007. Serial CT findings of *Paragonimus* infested dogs and the Micro-CT findings of the worm cysts. *Korean Journal of Radiology* 8 (5): 372–381.
- Marcondes Machado F., Passos F.D., Giribet, G. 2019. The use of micro-computed tomography as a minimally invasive tool for anatomical study of bivalves (Mollusca: Bivalvia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 186 (1): 46–75.
- Martín-Vega D., Garbout A., Ahmed F., Wicklein M., Goater C.P., Colwell D.D., Hall M.J. 2018. 3D virtual histology at the host/parasite interface: visualisation of the master manipulator, *Dicrocoelium dendriticum*, in the brain of its ant host. *Scientific reports* 8 (1): 1–10.
- Metscher B.D. 2009. MicroCT for comparative morphology: simple staining methods allow high-contrast 3D imaging of diverse non-mineralized animal tissues. *BMC physiology* 9 (1): 11.
- Nagler C., Hörnig M.K., Haug J.T., Noever C., Høeg J.T., Glenner H. 2017. The bigger, the better? Volume measurements of parasites and hosts: Parasitic barnacles (Cirripedia, Rhizocephala) and their decapod hosts. *PloS one* 12 (7).
- Noever C., Keiler J., Glenner H. 2016. First 3D reconstruction of the rhizocephalan root system using MicroCT. *Journal of Sea Research* 113: 58–64.
- O'Sullivan J.D., Behnsen J., Starborg T., MacDonald A.S., Phythian-Adams A.T., Else K.J., Cruickshank S.M., Withers P.J. 2018. X-ray micro-computed tomography (μCT): an emerging opportunity in parasite imaging. *Parasitology* 145 (7): 848–854.
- Parapar J., Zhadan A., Tzetlin A., Vortsepneva E., Moreira J. 2018. Exploring the anatomy of *Cossura pygodactylata* Jones, 1956 (Annelida, Cossuridae) using micro-computed tomography, with special emphasis on gut architecture. *Marine Biodiversity* 48 (2): 751–761.
- Pojmanska T., Machaj K. 1991. Differentiation of the ultrastructure of the body wall of the sporocyst of *Leucochloridium paradoxum*. *International journal for parasitology* 21 (6): 651–659.
- Tétreault F., Himmelman J.H., Measures L. 2000. Impact of a castrating trematode, *Neophasis* sp., on the common whelk, *Buccinum undatum*, in the Northern Gulf of St. Lawrence. *The Biological Bulletin* 198 (2): 261–271.

КОМПЬЮТЕРНАЯ МИКРОТОМОГРАФИЯ КАК МЕТОД ВИЗУАЛИЗАЦИИ ПАРТЕНИТ ТРЕМАТОД ВНУТРИ МОЛЛЮСКА-ХОЗЯИНА

Г. А. Кремнев, Л. Ю. Крючкова, А. А. Миролюбов,
В. А. Калашникова, Д. Ю. Крупенко

Ключевые слова: компьютерная микротомография, фосфорновольфрамовая кислота, сушка через критическую точку, трематоды, *Leucochloridium paradoxum*, спороциста, метацеркарии, Gastropoda, *Succinea putris*

Рентгеновская компьютерная микротомография позволяет визуализировать трехмерную структуру объектов без нарушения их целостности. Использование этого метода в сравнительной морфологии ограничено, поскольку мягкие ткани животных имеют низкую плотность и практически не ослабляют поток рентгеновских лучей. Для увеличения контрастности изображения такие образцы обрабатывают специальными красителями. Мы предположили, что компьютерная микротомография может быть использована для приблизительной визуализации разветвленных спороцист трематод в теле моллюска-хозяина, и попробовали протестировать этот метод на спороцисте *Leucochloridium paradoxum*. Два зараженных моллюска были обработаны в соответствии с двумя различными протоколами. Один образец был отсканирован в этиловом спирте, второй был предварительно высушен. Анатомические признаки хозяина лучше читались на микротомографических сечениях высушенного образца. Вне зависимости от примененной пробоподготовки, нам удалось различить только полностью сформированные и созревающие отростки спороцисты, содержащие зрелых и развивающихся метацеркарий, тогда как центральную часть спороцисты проследить не удалось. В данной работе мы предлагаем возможные изменения протокола для более точной визуализации спороцисты *L. paradoxum* с помощью компьютерной микротомографии.

УДК 595.771.502.4.(471)

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ
(DIPTERA: CULICIDAE) ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО
ЗАПОВЕДНИКА «НУРГУШ» КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2020 г. **Е. В. Панюкова^{a*}, Л. Г. Целищева^b, С. В. Пестов^{a,b,c},
А. А. Колесникова^a, С. В. Бакка^b, М. В. Шарахова^{d,e}**

^aИнститут биологии Федеральный Исследовательский Центр,
Коми НЦ Уральское отделение РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

^bФГБУ Государственный заповедник «Нургуш»,
ул. Ленина, 129а, корпус 2, Киров, 610002 Россия

^cКафедра экологии и природопользования, Институт химии и экологии,
Вятский государственный университет,
ул. Ленина, д. 198, г. Киров, 610007 Россия

^dКафедра энтомологии Политехнического института Вирджинии,
360 Вест Кампус Драйф, Блэксбург, 24061 Вирджиния США

^eЛаборатория эволюционной геномики насекомых,
Федеральный Научный Центр Институт цитологии и генетики, Сибирское отделение РАН,
проспект акад. Лаврентьева, д. 10, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: panjukova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 19.04.2020 г.

После доработки 19.05.2020 г.

Принята к печати 28.05.2020 г.

На территории государственного природного заповедника «Нургуш», расположенного в Кировской области, с 2005 г. по 2019 г. изучали фауну и экологические предпочтения кровососущих комаров (Diptera: Culicidae). В статье приведены данные о видах-двойниках группы *Anopheles maculipennis* Кировской области, полученные методом штрих-кодирования ДНК. Составлен список сем. Culicidae заповедника «Нургуш», который включает 25 видов, из них 5 указываются впервые для территории заповедника и Кировской области: *Anopheles beklemishevi* Stegny et Kabanova, 1976, *A. daciae* Linton, Nicolescu et Harbach, 2004, *Culiseta morsitans* (Theobald, 1901), *C. alaskaensis* (Ludlow, 1906) и *Culex torrentium* Martini, 1925.

Ключевые слова: кровососущие комары, Culicidae, фауна, экология, Кировская область, заповедник «Нургуш»

DOI: 10.31857/S1234567806040057

Изучение региональных фаун кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) России важно в связи с ролью данных насекомых в природных очагах инфекций, в том числе вирусных. Изучение связей комаров сем. Culicidae с различными группами возбудителей требует как точного определения вида переносчика, так и верных представлений о фауне региона исследований (Халин, Айбулатов, 2019). В последние годы цитогенетическими методами установлен видовой состав малярийных комаров группы *Anopheles maculipennis* в различных регионах России и ближнего зарубежья (Гордеев и др., 2010; Перевозкин и др., 2012, 2015; Gordeev, Moskaev, 2016; Naumenko et al., 2020). Применение новых методик, таких как анализ ДНК (ДНК штрих-кодирование), позволяет различать близкие по морфологическим признакам виды комаров, например виды-двойники рода *Anopheles* Meigen, 1818 (Proft et al., 1999; Nicolescu et al., 2004; Kampen, 2005). В статье приведены данные о видах-двойниках группы *Anopheles maculipennis* Кировской области, полученные методом штрих-кодирования на основе секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК.

Заповедник «Нургуш» был организован в 1994 г., с начала своего образования он включал одноименный участок, который находится в расширении поймы р. Вятки с оз. Нургуш в центре. Площадь заповедника «Нургуш» составляла 5634.2 га (Экологическая ..., 2001). На территории участка «Нургуш» заповедника охраняются уникальные интразональные биоценозы пойменных хвойно-широколиственных, вязово-дубовых и липово-дубовых лесов. В 2010 г. заповедник был расширен на 17815.5 га, за счет присоединения более северного участка «Тулашор», который находится на границе с Республикой Коми. На данном участке охраняются типичные таежные биоценозы еловых лесов. Общая площадь заповедника «Нургуш» в настоящее время составляет 23449.7 га, а площадь охранной зоны – 25508.6 га (Бакка и др., 2018). Таким образом, в состав заповедника входят удаленные на 370 км друг от друга территории с различающимися природно-климатическими и зональными условиями.

История исследования фауны кровососущих комаров заповедника «Нургуш» началась со сборов заместителя директора заповедника по науке, Л.Г. Целищевой. Были получены первые сведения о биотопическом распределении 9 видов (Панюкова, Целищева, 2006). По мере накопления фактического материала за годы исследований был расширен видовой список сем. Culicidae до 20 таксонов (Панюкова, Целищева, 2011; Панюкова, 2015; Панюкова, Бакка, 2017). Данные исследования легли в основу списка видов кровососущих комаров Кировской области (Панюкова, Пестов, 2015).

Целью данной работы стало обобщение и уточнение материалов по фауне и экологии кровососущих комаров государственного природного заповедника «Нургуш» Кировской области. Данная работа продолжает изучение особенностей Culicidae в заповедных условиях европейской части России (Панюкова, 2018; Панюкова, Новаковский, 2019).

В работе обобщены результаты многолетних исследований фауны и экологии кровососущих комаров заповедника «Нургуш», выполненные в разные годы (2005–2006, 2009, 2011, 2013, 2014–2016, 2018, 2019) на двух участках. Всего в данной работе проанализировано 2068 экземпляров кровососущих комаров с участков «Нургуш» и «Тулашор».

Участок «Нургуш» расположен в Котельничском районе Кировской области, в подзоне южной тайги. Он занимает большую часть Нургушского расширения поймы р. Вятки. Его территория представляет собой сплошной лесной массив, состоящий в основном из дуба и липы. В охранной зоне преобладают сосняки, а на увлажненных участках – ельники. Некрупные луговые поляны, возникшие после сведения леса, редки, находятся на окраинах заповедника. Естественные структурные части пойменного ландшафта – пойменные луга, расположенные в прирусловой части поймы, занимают более обширные площади. Рельеф участка «Нургуш» типично пойменный. Характерно наличие ложбин стока – понижений (и их систем) и глубоких впадин. Первые заняты протоками и мелкими водоемами, вторые – пойменными озерами-старичами. Микрорельеф развит очень хорошо, представлен многочисленными мелкими формами: холмами, грядами, ложбинами. Общий наклон территории с севера на юг обуславливает беспрепятственный сток воды весной и в период летне-осенних паводков. В районе участка «Нургуш» на р. Вятке имеются 2 острова: Пищальский и Безымянный. Остров Пищальский (около 830 га) был образован в результате меандрирования русла реки (Летопись..., 2000)¹. Средняя годовая температура воздуха на данном участке заповедника составляет +2.2 °С, средняя температура июля +18 °С, января –13.9 °С. Положительные среднемесячные температуры воздуха регистрируются в течение 7 месяцев (с апреля по октябрь). Годовое количество осадков составляет 583 мм. Большая их часть (385 мм) выпадает в безморозный период года (с июля по октябрь) в виде дождей, преимущественно в июле и августе (Заповедник ..., 2007).

Участок «Тулашор» расположен в Нагорском районе Кировской области в подзоне средней тайги на гряде Северных Увалов и представляет собой всхолмленную равнину. Он находится в бассейне р. Кобра с ее притоками (р. Федоровка, ручей Пожмашор и др.). Преобладающие высоты данной территории от 180 до 215 м над ур. м. При общем равнинном характере рельеф отличается расчлененностью и холмистостью. Северные Увалы представляют собой гряды холмов моренно-ледникового характера, протянувшиеся в широтном направлении. Территория участка «Тулашор» покрыта еловыми лесами естественного происхождения, находящимися на разных стадиях восстановительно-возрастной динамики (Эколого-экономическое..., 2006)². Климат участка «Тулашор» континентальный с холодной многоснежной продолжительной зимой и умеренно теплым летом. Средняя годовая температура + 0.6 °С. Среднее количество осадков за

¹ Летопись природы заповедника «Нургуш» за 1995–1996 гг. 2000. Кн. 1. Боровка. 307 с. Рукопись.

² Эколого-экономическое обоснование расширения территории государственного природного заповедника «Нургуш» за счет кластерного участка «Тулашор» в Нагорском районе Кировской области: Отчет о НИР, 2006. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 123 с. Рукопись.

год составляет 537 мм, при этом большая их часть (390 мм) выпадает в теплый период с апреля по октябрь (Заповедник ..., 2007). Природно-климатические условия определяют особенности фауны и экологии кровососущих комаров на территории двух участков заповедника «Нургуш».

Отбор материала выполнен нами в 13 точках сбора (рис. 1): 1 – старовозрастный еловый лес на кордоне «Тулашор» (59.621800 N, 50.015267 E), 2 – припойменный еловый лес возле р. Федоровка (притока р. Кобры) в устье ручья Пожмашор (59.653933 N, 50.077883 E), 3 – елово-березовый лес с примесью дуба в урочище Окуньки (58.037400 N, 48.397083 E), 4 – ивняк на острове Пицальском (58.046133 N, 48.486217 E), 5 – сосновый лес лишайниковый в охранной зоне (58.00545 N, 48.353333 E), 6 – пойменный луг на берегу оз. Нургуш (58.005917 N, 48.460217 E), 7 – помещения на кордоне «Нургуш»: дом, хозяйственные постройки (58.004983 N, 48.462850 E), 8 – дубовый лес (57.984933 N, 48.373367 E), 9 – пойменный луг р. Вишкиль (57.9757 N, 48.35735 E), 10 – еловый лес (57.984933 N, 48.373367 E), 11 – пойменный луг р. Крутец (57.98770 N, 48.37575 E), 12 – пойменный луг р. Прость (57.99570 N, 48.420467 E), 13 – липовый лес (57.991067 N, 48.434417 E). По типам местообитаний точки сбора распределены следующим образом: еловые леса (Е) точки 1, 2, 3 и 10; сосновые леса (С) точка 5; пойменные луга и ивняки (ПЛ) точки 4, 6, 9, 11, 12; дубовый лес (Д) точка 8; липовый лес (Л) точка 13; помещения (П) точка 7.

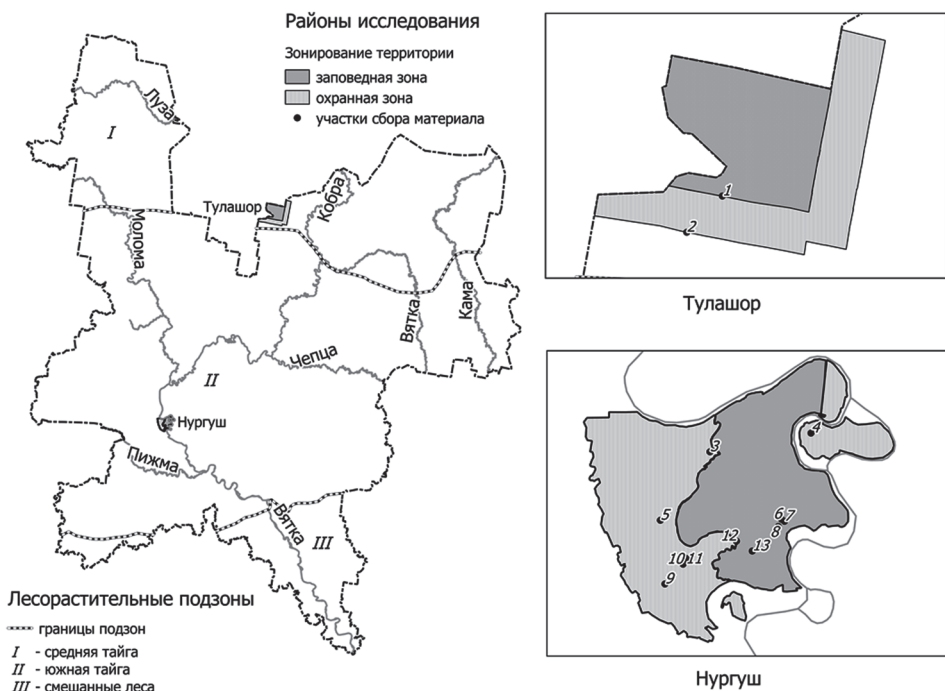


Рисунок 1. Карта-схема района исследования: 1–13 – пункты сборов материала на территории заповедника «Нургуш».

Figure 1. Map-scheme of the study area: 1–13 – sites of material collections in the “Nurgush” Nature Reserve territory.

Сокращения (Е, С, ПЛ, Д, Л, П) приняты в диаграммах и таблицах при анализе материала. Названия ареалов видов приводятся на основе классификации Городкова (1984).

Отбор из водоемов личинок и куколок проводили стандартной эмалированной кюветой (14×19 см), по 5 проб из каждого водоема. При сборе преимагинальных стадий измеряли температуру воды и описывали прибрежную и водную растительность. Имаго самок комаров отлавливали на предплечье учетчика пробиркой-морилкой (5 мл), заполненной раствором 70 % этанола. В одну пробирку помещали не более 10 экземпляров для лучшей сохранности имаго. Сбор вели в течение 20 минут, меняя заполненные пробирки. Определение видов комаров осуществляли по ключам (Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2010). Для определения использовали бинокулярный микроскоп МБС-10 с окуляр-микрометром. Для идентификации имаго малярийных комаров ДНК штрих-кодированием сборы имаго зимующих самок выполнены эксгаустером со стен нежилого помещения на стационаре участка «Нургуш» в сентябре 2018 г. и помещены в 90% этанол. Осенние сборы 2018 г. идентифицировали методом ДНК штрих-кодирования на основе секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК (Naumenko et al., 2020). Штрих-код ДНК служит таксономическим методом, который для идентификации вида использует короткий генетический маркер в митохондриальной ДНК организма либо последовательность внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК.

ДНК была экстрагирована из 6 самок комаров, находившихся на имагинальной стадии развития. Каждый образец был помещен в стерильную пробирку объемом 1.5 мл для предотвращения контаминации. Выделение геномной ДНК из каждого образца проводилось с использованием стандартного протокола для Qiagen D Neasy Blood and Tissue Kit (Qiagen, Germantown, MD, USA) с некоторыми модификациями. Образцы гомогенизировали в 180 мкл буфера для лизиса ATL, а затем добавляли 20 мкл протеазы К и инкубировали на шейкере в течение ночи при 56 °С. Затем добавляли 200 мкл лизирующего буфера AL и инкубировали при 56 °С в течение 10 мин. Отмывание ДНК проводили в 50 мкл стерильной воды для молекулярных исследований (Research Products International, Mt. Prospect, IL, USA). Геномную ДНК хранили при –20 °С. После чего была выполнена полимеразная цепная реакция (ПЦР) внутреннего транскрибируемого спейсера 2 (ITS2). ДНК последовательность была амплифицирована с использованием прямого праймера 5' – ATC ACT CGG CTC TCG TGG ATC G – 3' (Tm = 71.8 °С) (Proft et al., 1999) и обратного праймера 5' – ATG CTT AAA TTT AGG GGG TA – 3' (Tm = 56.8 °С) (Новиков, Шевченко, 2001). Для реакции ПЦР использовали Hot Start Immo Mix™ (Bioline, Taunton, MA, USA). Реакционная смесь для ПЦР содержала 3 мкл геномной ДНК, 15 мкл Immo Mix, 1 мкл прямого и обратного праймеров и 10 мкл воды для молекулярных исследований (Research Products International, Mt. Prospect, IL, USA). Общий объем реакции был доведен до 30 мкл. ПЦР-амплификацию проводили с использованием термоциклера (Eppendorf, Hauppauge, NY, USA) со следующими параметрами для ITS2: 95 °С в течение 10 мин, затем 30 циклов при 94 °С в течение 15 с, 55 °С в течение 30 с и 72 °С в течение 30 с, и последний шаг при 72 °С в течение 5 мин. Реакцию останавливали при 4 °С.

Гель-электрофорез использовали для визуализации ампликонов. Для секвенирования ДНК очищали с использованием Wizard[™] PCR и Gel Clean Up Kit (Promega, Fitchburg, WI, USA). Nanodrop (Thermo Fisher Scientific, Haverhill, MA, USA) использовали для измерения концентрации очищенных продуктов ПЦР. Продукты ПЦР смешивали с прямым или обратным праймером и секвенировали с использованием платформы Сэнгера.

Для уточнения идентификации комаров было выполнено сравнение с коллекционными экземплярами Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Фотографии были выполнены камерой, совмещенной с компьютером. Указанный нами ранее *A. detritus* (Haliday, 1833) для участка «Тулашор» заповедника «Нургуш» (Панюкова, Бакка, 2017), не был подтвержден по фондовой коллекции Зоологического института РАН. При сравнении выяснилось, что у имаго комаров из заповедника «Нургуш» некоторые чешуйки на тергитах брюшка утрачены при сборе и транспортировке данных экземпляров (рис. 2), для подтверждения *A. detritus* в заповеднике

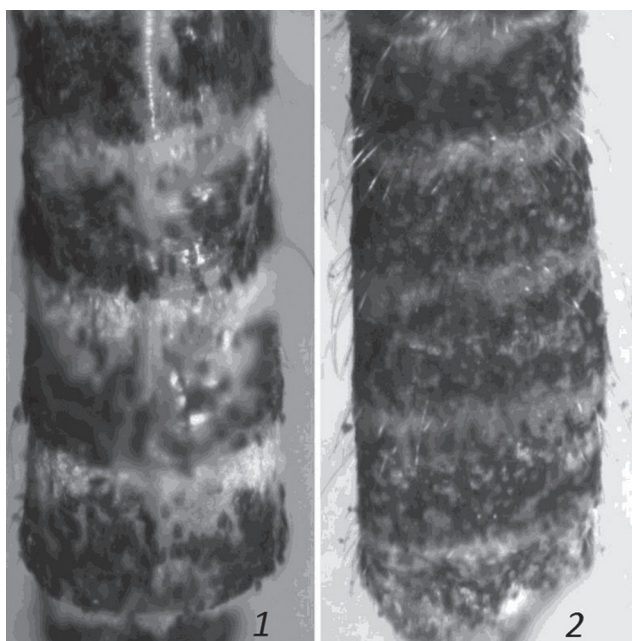


Рисунок 2. Пример сравнения материала полевых сборов с коллекционными экземплярами по фотографиям. 1 – окраска брюшка экземпляра *Aedes* sp. с участка «Тулашор» заповедника «Нургуш» Кировской области. Чешуйки на брюшке повреждены, видна «потертость» по средней линии брюшка. 2 – окраска брюшка *A. detritus* (Haliday, 1833) (этикетирован: Старая Бухара, 04.28.1925, Мончадский) из фондовой коллекции Зоологического института РАН. Белые чешуйки на брюшке хорошо видны.

Figure 2. Example of the comparison between field collected material and fond collection.

Note. Photo image 1 shows pattern on abdomen of *Aedes* sp. from region “Tulashor” from nature reserve “Nurgush” in Kirov region. Scales on abdomen are damages, attrition along the midline abdomen is seen. Photo image 2 shows pattern on abdomen of *Aedes detritus* (Haliday, 1833) (labeled: Old Bukhara, 04.28.1925, Monchadsky) from the foundation collection from the Zoological Institute of the Russian Academy of Science. White scales on abdomen are clearly seen.

необходим сбор дополнительного материала. Определение по имаго при повреждении чешуек на брюшке затруднено. У *A. detritus* основным морфологическим отличием считается наличие светлых чешуек в вершинной части каждого тергита брюшка комара (Гуцевич и др., 1970). Для подтверждения наличия данного вида в составе фауны комаров заповедника «Нургуш» необходимо обнаружить личинок *A. detritus* или куколок и получить из них имаго с неповрежденными чешуйками. Личинки данного вида предпочитают соленые водоемы, такие водоемы имеются в долине р. Солоной Кировской области, которая находится недалеко от участка «Тулашор» заповедника «Нургуш».

Статистическая обработка материала и построение дендрограмм выполнены в программе PAST. 2.15 (Hammer et al., 2001). Для анализа полученного материала использованы метод главных компонент (принципиальный компонентный анализ PCA) и кластеризация видов по биотопам. Для сравнения с ранее полученными данными (Панюкова, Пестов, 2015) применяли индексы видового разнообразия: Шеннона, Маргалефа, Менхеника и Бергера-Паркера (Песенко, 1982). Рассчитывали индекс доминирования (ИД), а именно долю особей (в %) учитываемого вида по отношению к числу особей в выборке (Балашов, 2008). Для оценки связей отдельных видов кровососущих комаров с типами местообитаний использовали индекс биотопической приуроченности (ИП) по обилию (Беклемишев, 1970). При значениях ИП более 50 % считали вид индикатором данного местообитания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фауна кровососущих комаров заповедника «Нургуш» Кировской области в настоящее время включает 25 видов: *Anopheles beklemishevi* Stegniy et Kabanova, 1976; *A. daciae* Linton, Nicolescu and Harbach, 200; *A. messeae* Falleroni, 1926; *Aedes³ behningi* Martini, 1926; *A. cantans* (Meigen, 1818); *A. cataphylla* Dyar, 1916; *A. cinereus* Meigen, 1818; *A. communis* (De Geer, 1776); *A. diania* Howard, Dyar et Knab, 1913; *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913; *A. excrucians* (Walker, 1856); *A. intrudens* Dyar, 1919; *A. leucomelas* (Meigen, 1804); *A. pullatus* (Coquillett, 1904); *A. punctor* (Kirby, 1837); *A. riparius* Dyar et Knab, 1907; *A. rossicus* Dolbeshkin, Goritzkaja et Mitrofanova, 1930; *A. sticticus* (Meigen, 1838); *A. vexans* (Meigen, 1818), *Culex pipiens* Linnaeus, 1758; *C. territans* Walker, 1856; *C. torrentium* Martini, 1925; *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906); *C. morsitans* (Theobald, 1901) и *Coquillettidia richiardii* Ficalbi, 1889.

Среди них 5 видов (*Anopheles beklemishevi*, *A. daciae*, *Culiseta alaskaensis*, *C. morsitans* и *Culex torrentium*) впервые отмечены в заповеднике «Нургуш» и Кировской области.

Ниже для этих видов приведены точки обнаружения в заповеднике «Нургуш», краткая характеристика их ареалов и особенности экологии.

³ Состав рода *Aedes* в настоящей публикации приводится согласно: Халин, Горностаева, 2008; Wilkerson et al., 2015.

Anopheles beklemishevi (2 экз., самки) собраны 25.09.2018 г. со стен нежилого помещения на кордоне заповедника, на берегу оз. Нургуш (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E). Ареал вида палеарктический бореальный. Из всех видов малярийных комаров наиболее холодоустойчив, дальше всех продвигается на север до тундровой зоны. Для заповедника «Нургуш» редкий летне-осенний вид малярийного комара. Зимуют имаго самок в постройках на кордонах. Данный вид по морфологии и экологическим условиям близок к *A. messeae*, от которого отличается по форме и окраске яиц и генетически. Ранее, все собранные особи малярийных комаров Кировской области были отнесены нами к *A. messeae* (Панюкова, Пестов, 2015), т. к. видовая диагностика *A. messeae* была выполнена по окраске и структуре яиц. Яйца были получены от сытых самок, собранных весной и летом 2006 и 2011 гг. на участке «Нургуш». Для уточнения видовой принадлежности малярийных комаров нами были отобраны имаго самок в сентябре 2014 и 2018 гг. в период их диапаузы. Собранные в 2014 г. имаго погибли после месяца содержания в искусственных условиях. По материалам сборов 2018 г. удалось уточнить видовой список малярийных комаров Кировской области и выявить *A. beklemishevi*.

Anopheles daciae (1 экз., самка) собрана 25.09.2018 г. со стены нежилого помещения, расположенного на берегу оз. Нургуш (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E). Вид морфологически почти не отличается от близкородственного ему вида *Anopheles messeae*. Его определение возможно только методом ДНК штрих-кодирования на основе секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК и по морфологии яиц (Nicolescu et al., 2004). Ареал вида западно-палеарктический бореальный. В России отмечен в Московском регионе (Naumenko et al., 2020), в Европе *A. daciae* впервые был описан с территории Румынии в бассейне р. Дунай (Nicolescu et al., 2004), данные о находках этого вида приведены для юго-восточной Финляндии (Culverwell et al., 2020). Для заповедника «Нургуш» единичный летне-осенний вид. Зимуют имаго самок в тех же условиях, что и другие виды группы видов *A. maculipennis*.

Culiseta morsitans (2 экз., личинки) собраны 27.09.2018 г. в запрудах на р. Крутец под мостом (точка сбора 11: 57.98770 N, 48.37575 E) в охранной зоне участка «Нургуш». Данный вид единичен в заповеднике. Ареал вида западно-палеарктический бореально-субтропический. Вид известен для таяжной зоны Европы, на Среднем Урале, в Крыму, на Северном Кавказе, в Западной Сибири и Северной Африке (Гуцевич и др., 1970). Летний, моноциклический вид, зимующий в заповеднике на стадии личинки. Для зимовки необходимы непромерзающие водоемы, которых достаточно на территории участка «Нургуш». Распространение *C. morsitans* в заповеднике лимитируется климато-экологическими условиями, на участке «Тулашор» не обнаружен.

Culiseta alaskaensis (1 экз., самка) собрана 26.09.2018 г. со стены нежилого помещения (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E). Ареал вида субголарктический аркто-борео-монтанный. Распространен вид от тундр до лесостепей Евразии и Северной Америки, на юге ареала отмечается в горных районах (Гуцевич и др., 1970). В тундровой зоне обычен, в таежной становится редким, в лесостепях – единичен. В заповеднике «Нургуш» единичен, зимуют самки в помещениях, возможно, в норах и дуплах деревьев.

Culex torrentium (6 экз., самцы) собраны с потолка нежилого помещения (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E) 30.09.2018. Ареал вида не установлен, так как вид до недавнего времени неправильно идентифицировали как близкий по морфологии к *Culex pipiens*. Надежное морфологическое определение выполнено по строению гипопигия самцов, так как по самкам и личинкам *C. torrentium* морфологически не отличается от *C. pipiens*. Самцы данного вида залетают в нежилые помещения вслед за самками и в поисках укрытий, зимуют сытые самки в этих же помещениях. По нашему мнению, в условиях Кировской области вид может иметь не менее двух генераций: летней и осенней, о чем свидетельствуют осенние находки самцов, продолжительность жизни которых кратковременна. На человека на территории заповедника нападения видов рода *Culex* не отмечены.

Виды, указанные как новые для заповедника «Нургуш» и Кировской области, единичны в сборах. Для данных видов характерна редкость находок (для рода *Culiseta*) или сложность идентификации (для родов *Culex* и *Anopheles*). Определение на стадии личинки видов *Anopheles beklemishevi*, *A. daciae* и *Culex torrentium* возможно только современными генетическими методами. Северные границы распространения данных видов мало изучены. Исследования на заповедных территориях помогают выяснить вопросы особенностей экологии редких и единичных видов.

Анализ видового состава сем. Culicidae двух участков заповедника «Нургуш» в различных природно-климатических и биотопических условиях привел к выводу о том, что на участке «Нургуш» и на участке «Тулашор» существенно различается биологическое разнообразие кровососущих комаров (табл. 1). На участке «Нургуш» встречаются 25 видов, на участке «Тулашор» – только 11. На участке «Нургуш» биотопические условия более разнообразны и он расположен значительно южнее участка «Тулашор».

Методом главных компонент установлена линейная зависимость относительной численности видов комаров от типа биотопа, как результат градиента увлажнения данных местообитаний. Индикатором градиента увлажнения служат показатели относительной численности лесного моноциклического лесного вида *Aedes diania*

и пойменного полицикличного вида *Aedes cinereus* (табл. 2). Отдельно выделились помещения, в которых отмечены виды, выбирающие данные условия обитания для зимней диапаузы. Это виды родов *Culex*, *Culiseta* и *Anopheles*, которые зимуют на стадии имаго. Индикатором в помещениях служит синантропный полициклический доминирующий вид *Culex pipiens*. Уникальный биоценоз липового леса заселяют виды комаров из соседних биотопов, как пойменных, так и лесных. Формирование фауны кровососущих комаров липняков находится в динамическом процессе и зависит от окружающих биотопов (рис. 3).

Таблица 1. Таксономический состав кровососущих комаров на участках заповедника «Нургуш» Кировской области (по сборам 2005–2019 гг.)

Table 1. Taxonomic composition of bloodsucking mosquitoes in the “Nurgush” Reserve (collections of 2005–2019)

Таксон	Участок «Нургуш»	Участок «Тулашор»
<i>Aedes behningi</i>	+	–
<i>A. cantans</i>	+	–
<i>A. cataphylla</i>	+	+
<i>A. cinereus</i>	+	+
<i>A. communis</i>	+	+
<i>A. diantaeus</i>	+	+
<i>A. euedes</i>	+	–
<i>A. excrucians</i>	+	+
<i>A. intrudens</i>	+	+
<i>A. leucomelas</i>	+	+
<i>A. pullatus</i>	+	+
<i>A. punctor</i>	+	+
<i>A. riparius</i>	+	–
<i>A. rossicus</i>	+	+
<i>A. sticticus</i>	+	+
<i>A. vexans</i>	+	–
<i>Coquilleltidia richiardii</i>	+	–
<i>Anopheles beklemishevi</i>	+	–
<i>Anopheles daciae</i>	+	–
<i>A. messeae complex</i>	+	–
<i>Culex pipiens/torrentium</i>	+	–
<i>C. territans</i>	+	–
<i>C. torrentium</i>	+	–
<i>Culiseta alaskaensis</i>	+	–
<i>C. morsitans</i>	+	–
Всего	25	11

Таблица. 2. Распределение по биотопам видов сем. Culicidae заповедника «Нургуш» Кировской области

Table. 2. Distribution of species of the family Culicidae of the “Nurgush” Reserve, Kirov Province, by species biotopes

Вид	Дубо- вый лес (Д)	Еловый лес (Е)	Липо- вый лес (Л)	Поймен- ный луг (ПЛ)	Поме- щение (П)	Сосно- вый лес (С)	Итого
<i>Aedes behningi</i>	1	2	10	0	0	1	14
<i>A. cantans</i>	24	31	19	12	0	8	94
<i>A. cataphylla</i>	2	4	10	13 I, 500 L	3	1	533
<i>A. cinereus</i>	36	4	25	99	0	5	169
<i>A. communis</i>	56	7	50	21	0	4	138
<i>A. diantaeus</i>	118	21	30	54	2	22	247
<i>A. euedes</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>A. excrucians</i>	0	1	0	9 I, 195 L	2	0	207
<i>A. intrudens</i>	35	1	13	71	0	14	134
<i>A. leucomelas</i>	4	0	0	4	0	1	9
<i>A. pullatus</i>	13 I, 1 L	40	0	23	0	9	86
<i>A. punctor</i>	16	1	22	9	3	10	61
<i>A. riparius</i>	1	1	2	4 I, 20 L	0	5	33
<i>A. rossicus</i>	56	1	61	3	0	6	127
<i>A. sticticus</i>	1	0	0	1	0	0	2
<i>A. vexans</i>	2	1	0	0	0	1	4
<i>Anopheles beklemishevi</i>	0	0	0	0	2	0	2
<i>A. daciae</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>A. messeae complex</i>	20	0	0	0	18	0	38
<i>Coquillettidia richiardii</i>	0	0	0	4	0	0	4
<i>Culex pipiens</i>	4	0	0	0	134	0	138
<i>C. territans</i>	0	0	16 L	0	0	0	16
<i>C. torrentium</i>	0	0	0	0	6	0	6
<i>Culiseta alaskaensis</i>	0	0	0	2	0	0	2
<i>C. morsitans</i>	0	0	0	2	0	0	2
Итого	390	116	258	1046	171	87	2068

Примечание. I – имаго, L – личинки, в остальных случаях – имаго.

Note. I – imago, L – larva, in other cases – imago.

Анализ сходства местообитаний по обилию в них Culicidae показал, также, что еловые и сосновые леса заповедника «Нургуш» наиболее близки. Этот вывод отличает изучаемую территорию уникальностью, так как сосновые леса обычно уступают по

обилию видов комаров еловым лесам. В сухих сосняках нападения имаго комаров обычно единичны. В условиях пойменного ландшафта, который характеризует участок «Нургуш» заповедника, сосновые леса не уступают по обилию Culicidae еловым лесам. Дубравы и пойменные луга заповедника объединяются по обилию кровососущих комаров, что очевидно, так как условия для развития личинок Culicidae в данных биотопах сходны. Пойменные луга и дубовые леса во время половодий заливаются речными и озерными водами, в которых развиваются личинки комаров. Помещения отделяются от всех типов местообитаний по своим топическим условиям (рис. 4).

Дендрограмма, построенная с использованием индекса Жаккара (Jaccard, 1901), показала, что близки по видовому составу кровососущих комаров сосновые и дубовые леса. В дубравах заповедника обитают крупные позвоночные животные, такие как кабаны и лоси, которые могут служить прокормителями для имаго самок комаров, здесь отмечено наибольшее число видов Culicidae. Сосновые леса, расположенные в охранной зоне участка «Нургуш», в периоды половодий не заливаются водой и служат временным убежищем для всей наземной фауны позвоночных животных заповедника. Возможно, что это одна из причин привлечения комаров в сосновые местообитания вслед за потенциальными прокормителями. Последовательно к соснякам и дубравам приближаются по видовому составу и обилию комаров еловые леса, липовые леса и пойменные луга, как видно на дендрограмме. Отдельно выделились помещения, как специфические временные станции имаго отдельных видов комаров, использующих помещения для зимней диапаузы, здесь отмечено наименьшее число видов (рис. 5).

Проведенные расчеты индекса приуроченности (ИП) к типам местообитаний позволили выяснить экологические предпочтения отдельных видов комаров (табл. 3). К липовым лесам приурочены редкий *Aedes behningi* (ИП=56) и обычный *A. rossicus* (ИП=52). С экологическими условиями еловых лесов связаны единичный *A. euedes* (ИП=100) и обычный *A. pullatus* (ИП=63). К сосновым лесам приурочен редкий *A. riparius* (ИП=65). Достаточно большое число видов кровососущих комаров (15) было встречено на пойменных лугах, эти условия наиболее благоприятны для данной группы влаголюбивых насекомых. На лугу во все годы сборов доминировали пойменные виды *A. cinereus* (ИП=51) и *A. excrucians* (ИП=57). Только на пойменном лугу встречен *Coquillettidia richiardii* (ИП=100). К пойменным лугам приурочен редкий комар *A. sticticus* (ИП=54). Для дубовых лесов не удалось установить приуроченных к ним видов, значения ИП для всех видов были ниже 50, однако в данном биотопе встречено максимальное число видов комаров (16), что может быть связано с большим числом прокормителей (кабанов), посещающих дубравы для питания желудями.

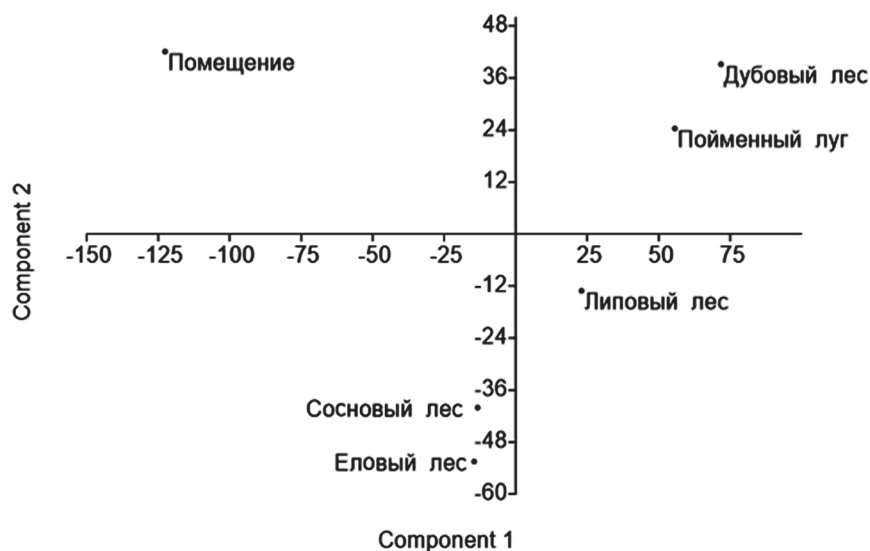


Рисунок 3. График компонентного анализа видового состава кровососущих комаров в основных типах местообитаний на территории заповедника «Нургуш».

Figure 3. A chart of the component analysis of species composition in the major habitat types in the “Nurgush” Nature Reserve.

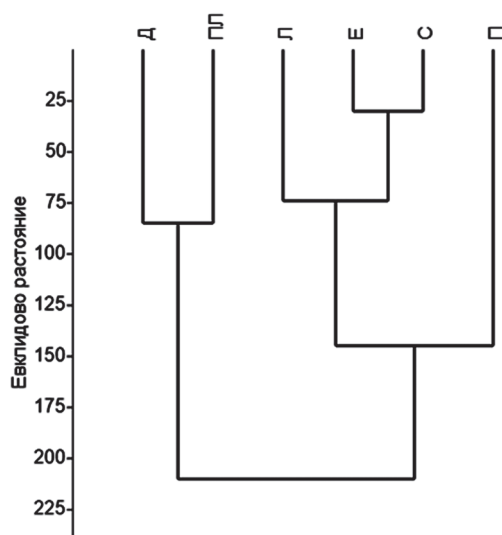


Рисунок 4. Дендрограмма сходства местообитаний видов кровососущих комаров заповедника «Нургуш» с учетом их обилия (Евклидово расстояние). Сокращения: Д – дубовый лес, ПЛ – пойменный луг, Л – липовый лес, Е – еловый лес, С – сосновый лес, П – помещение.

Figure 4. A dendrogram of the habitat similarity of mosquito species in the “Nurgush” Nature Reserve. Their abundance is taken into account (Euclidean distance). Abbreviations: D – oak forest, PL – floodplain meadow, L – linden forest, E – spruce forest, S – pine forest, R – room.

Таблица 3. Индексы приуроченности (ИП) к типам местообитаний и индексы биологического разнообразия кровососущих комаров заповедника «Нургуш» (по сборам имаго)

Table 3. Indices of confinement (IP) to the types of habitats and indices of the biological diversity of blood-sucking mosquitoes of the “Nurgush” Reserve (according to collections of imagoes)

Вид, показатель	Дубовый лес (Д)	Еловый лес (Е)	Липовый лес (Л)	Пойменный луг (ПЛ)	Сосновый лес (С)	Помещение (П)
<i>Aedes behningi</i>	3.54	23.74	56.90	0.00	15.83	0.00
<i>A. cantans</i>	11.51	49.87	14.65	6.81	17.16	0.00
<i>A. cataphylla</i>	3.44	23.07	27.64	26.43	7.69	11.74
<i>A. cinereus</i>	15.72	5.86	17.55	51.11	9.76	0.00
<i>A. communis</i>	27.65	11.59	39.68	12.26	8.83	0.00
<i>A. dianiaus</i>	29.25	17.46	11.95	15.83	24.38	1.13
<i>A. euedes</i>	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>A. excrucians</i>	0.00	18.08	0.00	57.38	0.00	24.53
<i>A. intrudens</i>	17.01	1.63	10.15	40.79	30.42	0.00
<i>A. leucomelas</i>	30.30	0.00	0.00	35.83	33.87	0.00
<i>A. pullatus</i>	6.06	62.51	0.00	12.67	18.75	0.00
<i>A. punctor</i>	13.69	2.87	30.25	9.10	38.25	5.84
<i>A. riparius</i>	2.89	9.68	9.28	13.65	64.51	0.00
<i>A. rossicus</i>	29.82	1.79	52.22	1.89	14.29	0.00
<i>A. sticticus</i>	45.82	0.00	0.00	54.18	0.00	0.00
<i>A. vexans</i>	20.36	34.13	0.00	0.00	45.51	0.00
<i>Anopheles beklemishevi</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
<i>A. daciae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
<i>A. messeae</i>	32.82	0.00	0.00	0.00	0.00	67.18
<i>Coquillettidia richiardii</i>	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	0.00
<i>Culex pipiens</i>	1.30	0.00	0.00	0.00	0.00	98.70
<i>C. torrentium</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
<i>Culiseta alaskaensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
Число видов	16	14	10	15	13	9
Индекс Шеннона	2.12	1.788	2.044	2.048	2.204	0.8736
Индекс Менхиника	0.8112	1.3	0.6428	0.827	1.394	0.6882
Индекс Маргалёфа	2.515	2.735	1.64	2.415	2.687	1.556
Индекс доминирования Бергера-Паркера	0.3033	0.3448	0.2521	0.3009	0.2529	0.7836

Примечание. Виды *Culiseta morsitans* и *Culex territans* не учтены в таблице, так как собраны только их личинки.

Note. The species *Culiseta morsitans* and *Culex territans* are not included in the table, since only their larvae are collected.

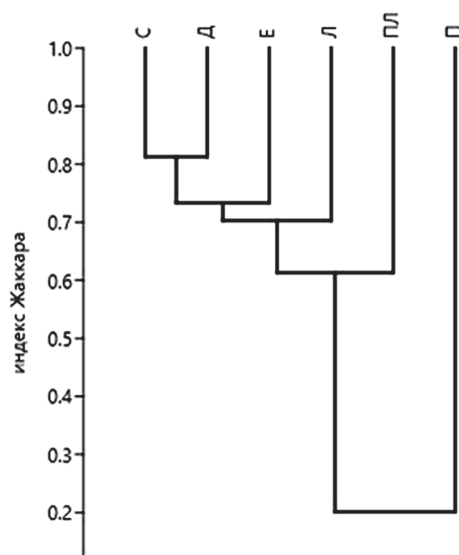


Рисунок 5. Дендрограмма сходства местообитаний по видовому составу (индекс Жаккара). Сокращения такие же, как на рис. 4.

Figure 5. A dendrogram of habitat similarity by species composition (Jacquard index). Abbreviations are the same as in fig. 4.

Согласно данным сравнительного анализа в типичных биотопах заповедника «Нургуш» наибольшие видовая устойчивость и разнообразие кровососущих комаров характерны для сообщества липовых лесов, произрастающих в области только здесь, о чем свидетельствуют индексы Шеннона (2.04), Менхиника (0.64), Маргалефа (1.64) и Бергера-Паркера (0.25), в сравнении с другими биоценозами. Устойчивость и разнообразие представителей сем. Culicidae в липовых лесах отличает заповедник «Нургуш» от всей неохраняемой территории Кировской области, в которой наибольшее разнообразие представителей сем. Culicidae было отмечено в сосновых лесах, как наиболее устойчивом биоценозе.

В результате проведенного исследования список кровососущих комаров Кировской области нами дополнен до 28 видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заповеднике «Нургуш» встречается большее число видов сем. Culicidae (25), чем на не охраняемых территориях Кировской области (22 вида). Только в заповеднике обнаружены единичные экземпляры видов *Culiseta morsitans*, *C. alaskaensis*,

Culex torrentium, *Aedes sticticus*, *Anopheles beklemishevi* и *A. daciae*. Не отмечены в заповеднике виды, известные для Кировской области: *Aedes annulipes*, *A. nigrinus* и *A. cyprinus* (Панюкова, Пестов, 2015). Не исключены находки на территории заповедника «Нургуш» комаров *Aedes annulipes*, *A. detritus*, *A. nigrinus* и *A. cyprinus* при проведении специальных исследований с учетом фенологии и экологии этих видов. Возможны также интересные находки видов родов *Culex* и *Anopheles* на неохраняемой территории Кировской области при проведении генетической идентификации материала.

Видовой состав кровососущих комаров подвергается изменениям, которые могут быть связаны с хозяйственной деятельностью человека или природными процессами. На охраняемых территориях природные процессы практически не нарушаются и резерваты можно считать эталонными по составу населения беспозвоночных животных, в том числе и кровососущих комаров. Это подтверждается ранее полученными результатами (Панюкова, Новаковский, 2019). При сравнении фауны кровососущих комаров Печоро-Илычского заповедника и сопредельных ему территорий, было установлено, что в заповеднике на 50% больше видов сем. Culicidae, чем на территориях подверженных антропогенной нагрузке.

Многолетние мониторинговые исследования кровососущих комаров на заповедных территориях позволили уточнить список видов комаров заповедника «Нургуш» и Кировской области в целом. К особенностям экологии популяций кровососущих комаров заповедника «Нургуш» можно отнести стабильный в годовой динамике видовой состав и постоянный спектр видов-доминантов в типичных биотопах заповедника, что подтверждает устойчивость изучаемых природных сообществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим С.В. Айбулатова и А.В. Халина (ЗИН РАН) за полезные советы при обсуждении результатов исследования и помощь в оформлении статьи, а также Джеймса М. Ходжа (Политехнический Институт Вирджинии) за методическую помощь. Авторы благодарят администрацию заповедника «Нургуш» за организацию и проведение работ на территории заповедника. При работе над статьей была использована фондовая коллекция кровососущих комаров Зоологического института РАН (УФК ЗИН рег. №2–2.20, контракт с Роснаукой «02.452.11.7031» (2006–РИ–26.0/001/070). Генотипирование зимующих комаров было проведено на средства гранта Российского Научного Фонда № 19–14–00130 (руководитель М.В. Шарахова). Работа выполнена при финансовой поддержке госбюджетной темы отдела экологии животных «Систематика, распространение и пространственная организация фауны и населения наземных

и водных животных таежных и тундровых экосистем европейского северо-востока России» (2018–2020 гг., № гос. регистрации: АААА–А17–117112850235–2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакка С.В., Владыкина М.Н., Кондрухова С.В., Лачоха Е.П., Рогожникова Е.В., Тарасова Е.М., Целищева Л.Г. 2018. Государственный природный заповедник «Нургуш». О состоянии окружающей среды Кировской области в 2017 году. Киров. Региональный доклад 81–82.
- Балашов Ю.С. 2008. Словарь научных терминов, используемых в русскоязычной литературе по паразитическим и кровососущим членистоногим. Энтомологическое обозрение 87 (2): 443–453.
- Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., Наука, 502 с.
- Гордеев М.И., Безжонова О.В., Горячева И.И., Шайкевич Е.В., Званцов А.Б., Мамедов С., Мутдалибов Н., Гасымов Э., Ежов М.Н. 2010. Молекулярно-генетический анализ малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* (Diptera, Culicidae) Азербайджана. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 43–45.
- Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. Ареалы насекомых европейской части СССР. Л., 5: 3–20.
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Комары сем. Culicidae. Фауна СССР. Насекомые Двукрылые. Л., Наука, 3 (4): 384 с.
- Заповедник Нургуш. Климат. 2007 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://nurgush.org/about/nature/climate/> (Дата обращения: 11.06.2020).
- Новиков Ю.М., Шевченко А.И. 2001. Инверсионный полиморфизм и дивергенция двух криптических форм таксона *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) на уровне повторяющихся элементов геномной ДНК. Генетика 37(7): 915–925.
- Панюкова Е.В. 2015. Морфоэкологические особенности нового для территории заповедника «Нургуш» вида кровососущего комара (Diptera, Culicidae) *Culex territans* Walker, 1856. Труды Государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, «Старая Вятка», 3: 118–125.
- Панюкова Е.В. 2018. Фауна кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) Печоро-Илычского заповедника Республики Коми. Паразитология 52 (6): 476–484.
- Панюкова Е.В., Бакка С.В. 2017. К фауне кровососущих комаров участка «Тулашор» заповедника «Нургуш». Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, «Старая Вятка», 4: 97–100.
- Панюкова Е.В., Новаковский А.Б. 2019. Комплексы видов кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Якшинского участка Печоро-Илычского заповедника Республики Коми. Паразитология 53 (3): 251–264.
- Панюкова Е.В., Пестов С.В. 2015. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Кировской области. Паразитология 49 (3): 208–224.
- Панюкова Е.В., Целищева Л.Г. 2006. К фауне кровососущих комаров государственного природного заповедника «Нургуш». Материалы Всероссийской научной школы «Актуальные проблемы регионального мониторинга: теория, методика, практика». Киров, 2: 445–446.
- Панюкова Е.В., Целищева Л.Г. 2011. Фауна и биотопическое распределение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) государственного природного заповедника «Нургуш». Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, «Старая Вятка», 1: 115–123.

- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., Наука, 287 с.
- Перевозкин В.П., Гордеев М.И., Москаев А.В., Ахметова Н.М., Бондарчук С.С. 2012. Распространение и инверсионный полиморфизм комаров Карелии. Генетика 48 (7): 806–811.
- Перевозкин В.П., Бондарчук С.С., Минич А.С. 2015. Цитогенетический анализ видового состава и инверсионной структуры популяций малярийных комаров Астраханской области. Генетика 51 (8): 924–932.
- Халин А.В., Горностаева Р.М. 2008. К таксономическому составу кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) мировой фауны и фауны России (критический обзор). Паразитология 42 (5): 360–381.
- Халин А.В., Айбулатов С.В. 2019. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. III. Кровососущие комары (Culicidae). Паразитология 53 (4): 307–341.
- Экологическая безопасность региона (Кировская область на рубеже веков). 2001. Киров, Вятка, 416 с.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg, Dordrecht, London, New York, Springer, 577 pp.
- Culverwell C.L., Vapalahti O.P., Harbach R.E. 2020. *Anopheles daciae*, a new country record for Finland. Medical and Veterinary Entomology 34 (2): 145–150.
- Gordeev M.I., Moskaev A.V. 2016. Chromosomal polymorphism in the populations of malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) in the Volga region. Russian Journal of Genetics 52 (6): 597–602.
- Hammer O., Harper D.A.T., Pyan P.D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaentologia Electronica 4(1): 9 p.
- Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines. Bulletin de la Societe vaudoise des sciences naturelles 37 (140): 241–272.
- Kampen H. 2005. Integration of *Anopheles beklemishevi* (Diptera: Culicidae) in a PCR assay diagnostic for palaearctic *Anopheles maculipennis* sibling species. Parasitology Research 97: 113–117.
- Naumenko A.N., Karagodin D.A., Yurchenko A.A., Moskaev A.V., Martin O.I., Baricheva E.M., Sharakhov I.V., Gordeev M.I., Sharakhova M.V. 2020. Chromosome and Genome Divergence between the Cryptic Eurasian Malaria Vector-Species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae*. Genes 11, 165. <https://doi.org/10.3390/genes11020165>
- Nicolescu G., Linton Y.M., Vladimirescu A., Howard T.M., Harbach R.E. 2004. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence. Bulletin of Entomological Research 94: 525–535.
- Proft J., Maier W. A., Kampen H. 1999. Identification of six sibling species of the *Anopheles maculipennis* complex (Diptera: Culicidae) by a polymerase chain reaction assay. Parasitology Research 85: 837–843.
- Wilkerson R.C., Linton Y.-M., Fonseca D.M., Schultz T.R., Price D.C., Strickman D.A. 2015. Making mosquito taxonomy useful: a stable classification of tribe Aedini that balances utility with current knowledge of evolutionary relationships. PLoS ONE 10(7) e0133602. doi: 10.1371/journal.pone.0133602

FAUNA AND ECOLOGY OF MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE)
OF “NURGUSH” NATURAL RESERVE, KIROV PROVINCE

E. V. Panyukova, L. G. Tselishcheva, S. V. Pestov,
A. A. Kolesnikova, S. V. Bakka, M. V. Sharakhova

Key words: mosquitoes, Culicidae, fauna, ecology, Kirov Province, “Nurgush” Reserve

SUMMARY

Fauna and ecological preferences of mosquitoes (Diptera: Culicidae) were studied in 2005–2019 in the territory of the “Nurgush” Reserve located in Kirov Province. The article presents data on twin species from the *Anopheles maculipennis* group in Kirov Province identified by DNA barcoding. A complete list of the Culicidae from the “Nurgush” Reserve includes 25 species, 5 of which are identified for the first time in the reserve and in Kirov Province: *Anopheles beklemishevi* Stegniy et Kabanova, 1976, *A. daciae* Linton, Nicolescu and Harbach, 2004, *Culiseta morsitans* (Theobald, 1901), *C. alaskaensis* (Ludlow, 1906) and *Culex torrentium* Martini, 1925.

УДК 576.895.421

СПИСОК ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: IXODIDAE) РОССИИ

©2020 г. Н. В. Цапко*

ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,
ул. Советская 13-15, г. Ставрополь, 355035 Россия
*e-mail: capko-1982@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.04.2020 г.

После доработки 19.05.2020 г.

Принята к печати 28.05.2020 г.

Иксодовые клещи являются переносчиками и резервуарами возбудителей различных инфекционных заболеваний как человека, так и домашних животных. Среди инфекций, связанных с клещами, на территории России наиболее значимыми являются клещевой энцефалит, Крымская геморрагическая лихорадка, иксодовые клещевые боррелиозы. А основные переносчики возбудителей этих заболеваний оказались наиболее изученными видами в фауне России, в то время как другие виды клещей остаются малоизученными. Имеющиеся на сегодня списки иксодовых клещей России не являются полными и не отражают современные таксономические взгляды на эту группу членистоногих. На основе анализа данных литературы в настоящем исследовании рассматривается видовое разнообразие и распределение всех видов иксодовых клещей, встреченных в естественных условиях на территории России. На основе изучения всех доступных литературных источников установлено, что фауна клещей России насчитывает 68 видов. Обсуждается также статус некоторых редких и малоизученных видов.

Ключевые слова: иксодовые клещи, список видов, фауна России, клещевые инфекции

DOI: 10.31857/S1234567806040069

Семейство иксодовых клещей (Ixodidae) – небольшая компактная группа кровососущих членистоногих, распространенных по всему миру. По последним данным, семейство насчитывает более 700 видов, группируемых в 14 родов (Guglielmone et al., 2014), причем количество описываемых видов ежегодно увеличивается. Если на 2013 г. было известно 707 видов, то в 2018 г. их количество увеличилось до 729 (Guglielmone, Robbins, 2018). Наибольшим видовым разнообразием отличается фауна тропических

и субтропических областей. С продвижением в высокие широты количество видов постепенно уменьшается, и у северных (южных) границ семейства распространены единичные виды.

Многочисленные литературные данные, касающиеся различных аспектов жизнедеятельности иксодовых клещей на территории России и прилежащих стран, скомпилированы в двух монографиях Филипповой (1977, 1997). В этих работах приводятся морфологические описания, географическое распространение, паразито-хозяйственные отношения и медицинское значение иксодовых клещей в границах СССР. В первом томе описываются все известные на то время виды подсем. Ixodinae Murray, 1877, а во втором томе – виды подсем. Amblyomminae Banks, 1907 (за исключением рода *Hyalomma* Koch, 1844). Однако в указанных работах приоритет отдан резидентным видам иксодид, а заносные клещи, известные по единичным находкам, в аннотированный список не попали. Уже после написания первого тома (Филиппова, 1977) с территории России было описано 2 новых вида из рода *Ixodes* Latreille, 1795 – *I. ghilarovi* Filippova et Panova, 1988 и *I. prokopjevi* (Emel'yanova, 1979).

Несмотря на значительно длительный период изучения иксодовых клещей, полный список иксодофауны России до сих пор не опубликован. В работе Балашова (1998) приведен список из 86 видов клещей, известных на территории СССР, с отдельным указанием видов фауны России, где вместе с заносными указывается 55 видов иксодовых клещей. К сожалению, в списке не отражены все известные на то время виды иксодид описываемой территории. В том числе не внесены в список несколько видов рода *Ixodes* и *Haemaphysalis* Koch, 1844, известных по находкам в приграничных регионах России (Филиппова, 1977, 1997). К тому же в связи с некоторыми последними таксономическими перестройками и пересмотром статуса некоторых политипических видов изменился объем ряда таксонов. Во-первых, переисследование типовых серий показало, что *Hyalomma detritum* Schulze, 1920 является младшим синонимом *H. scupense* Schulze, 1919 (Филиппова, 2003). Во-вторых, на основе морфологии и ДНК был пересмотрен состав политипического вида *H. marginatum* Koch, 1844 с приданием видового статуса его бывшим подвидам (Apanaskevich, Horak, 2008), один из которых (*H. rufipes* Koch, 1844) регулярно заносится перелетными птицами на юг России. Ранее для этого вида в отечественной литературе использовалось название *H. impressum* Померанцев, 1946 (*H. marginatum impressum* и *H. plumbeum impressum*) (Померанцев, 1950; Балашов, 1998). Кроме этого, клещ *Dermacentor kamshadalis* Neumann, 1908,

ранее и вовсе исключенный из состава рода *Dermacentor* Koch, 1844 (Колонин, 1984), после переисследования ряда сборов полиморфного вида клещей *D. albipictus* (Packard, 1869) был восстановлен как самостоятельный вид (Apanaskevich, 2013). Этот таксон, первоначально описанный как *D. variegatus kamshadalis* Neumann, 1908, долгое время считался младшим синонимом *D. albipictus*. И, наконец, род *Boophilus* Curtice, 1821 (ранее рассматриваемый как отдельный таксон) в настоящее время трактуется в рамках подрода рода *Rhipicephalus* Koch, 1844 (Guglielmone et al., 2014).

Изучение клещей в России имеет долгую историю и большей частью было обусловлено той ролью, которую играют иксодиды в заболеваемости человека и домашних животных. Они являются переносчиками и резервуарами большого количества вирусных, риккетсиозных и бактериальных инфекций. Было выявлено, что многие виды иксодовых клещей заражены возбудителями самых разных инфекций. Способность иксодид сохранять возбудителя инфекции, передавать его в ряду поколений и заражать теплокровных животных говорит об их первостепенной роли в поддержании природных очагов заболеваний. В связи с исключительным эпидемиологическим значением клещей их экологии и распространению посвящено большое количество исследований (Калита, Пелипейченко, 1957; Гусева, 1962; Ганиев, 1979; Таежный клещ, 1985; Емельянова, 2006; Цапко, 2017). Особенно это касается клещей – переносчиков возбудителя клещевого энцефалита, Крымской геморрагической лихорадки, боррелиозов и других клещевых инфекций. Природный очаг клещевого энцефалита занимает в нашей стране огромную территорию от западных до восточных границ России в пределах смешанных лесов и таежной зоны, а клещ *I. persulcatus* Schulze, 1930 – основной переносчик возбудителя клещевого энцефалита – имеет один из самых обширных ареалов, известных среди ареалов клещей мировой фауны. Большую часть юга европейской части России занимает очаг Крымской геморрагической лихорадки (КГЛ), где фоновым видом в фауне иксодид является клещ *H. marginatum* – резервуар и переносчик вируса Конго-Крымской геморрагической лихорадки (ККГЛ). Оба этих заболевания ежегодно вызывают гибель людей. Очевидно, что эпидемиологический и эпизоотологический мониторинг за клещевыми инфекциями, а также прогнозирование вспышек заболеваний зависит от точной идентификации иксодовых клещей – переносчиков возбудителей. Поэтому данные о биологическом разнообразии фауны иксодовых клещей необходимы для изучения взаимоотношений в ряду переносчик – возбудитель инфекции в очагах трансмиссивных болезней на территории России.

Список клещей составлен на основе обработки доступного литературного материала по данной группе членистоногих. Помимо этого, исследован обширный коллекционный фонд иксодид Ставропольского противочумного института (СПЧИ), насчитывающий порядка 50 тыс. экземпляров 55 видов клещей, из которых 45 видов собраны в границах России. Используются также материалы сборов клещей, произведенные автором на территории Северного Кавказа, Крымского полуострова и южного Алтая.

Классификация иксодовых клещей и валидность таксонов приведены в соответствии с последним каталогом (Guglielmone et al., 2014). Последовательность видов и подродовая таксономия соответствует представленной в работах Филипповой (1977, 1997). Для ряда видов приведены наиболее распространенные синонимы или устаревшие названия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На территории России зарегистрировано 68 видов 6 родов иксодовых клещей: 31 вид *Ixodes*, 15 видов *Haemaphysalis*, 7 видов *Dermacentor*, 7 видов *Rhipicephalus*, 6 видов *Hyalomma* Koch, 1844 и 2 вида *Amblyomma* Koch, 1844. Представители последнего рода известны по единичным находкам заносных клещей. Регистрации всех видов хорошо задокументированы, и большая их часть хранится в коллекции Зоологического института РАН. Особо стоит отметить, что большая часть видов представлена всеми активными фазами онтогенеза (за исключением очень редких видов) (Филиппова, 2009). В то же время информация о находках в пределах России таких видов как *I. kazakstani* Olenov et Sorokoumov, 1934, *H. turanicum* Pomerantzev, 1946 и *H. dromedarii* Koch, 1844 (Ганиев, 1977; Смирнова, 2007; Якименко и др., 2013) требует большей конкретизации находок, в т.ч. и с привлечением молекулярно-генетических методов. На данном этапе мы воздержались от внесения этих видов в список фауны, хотя их нахождение на территории России полностью исключать не стоит. Ниже приведен список иксодовых клещей, найденных на территории России в естественных условиях (звездочкой* отмечены виды, представленные в коллекции СПЧИ). Базовым списком, для представленного ниже списка, послужили виды клещей, описанные в работах Филипповой (1977, 1997). Для остальных видов в примечании указаны авторы находок¹.

¹ 1 – Филиппова, Панова, 1988; 2 – Емельянова, 1979; 3 – Болотин, Колонин, 1979; 4 – Поспелова-Штром, Наумов, 1965; 5 – Емельянова, Шихорбеев, 1971; 6 – Ляпунов и др., 2012; 7 – Ключкина, 1972; 8 – Апанаскевич, 2013; 9 – Апанаскевич, Филиппова, 2007.

Семейство Ixodidae Murray, 1877 фауны России

Подсемейство Ixodinae Murray, 1877

Род *Ixodes* Latreille, 1795

Подрод *Exopalpiger* Schulze, 1935

*Ixodes trianguliceps** Birula, 1895

*I. ghilarovi**¹ Filippova et Panova, 1988

Подрод *Ixodiopsis* Filippova, 1957

I. stromi Filippova, 1957

I. pomerantzevi Serdjukova, 1941

I. angustus Neumann, 1899

Подрод *Ceratixodes* Neumann, 1902

*I. uriae** White, 1852

Подрод *Pholeoixodes* Schulze, 1942

*I. crenulatus** Koch, 1844

*I. kaiseri** Arthur, 1957

*I. arboricola** Schulze et Schlottke, 1929

*I. subterraneus** Filippova, 1961

*I. lividus** Koch, 1844 (= *Ixodes plumbeus* Leach, 1815)

*I. prokopjevi**² (Emel'yanova, 1979)

Подрод *Scaphixodes* Schulze, 1941

I. signatus Birula, 1895

I. unicavatus Neumann, 1908

*I. caledonicus** Nuttall, 1910

*I. berlesei** Birula, 1895

Подрод *Trichotoixodes* Resnik, 1961

*I. frontalis** (Panzer, 1798)

I. brunneus Koch, 1844

*I. turdus*³ Nakatsudi, 1942

Подрод *Monoindex* Emelyanova et Kozlovskaya, 1967

I. maslovi Emel'yanova et Kozlovskaya, 1967

Подрод *Pomerantzevella* Feider, 1965

*I. simplex** Neumann, 1906

Подрод *Eschatocephalus* Frauenfeld, 1853

*I. vespertilionis** Koch, 1844

Подрод *Ixodes* Latreille, 1795

*I. ricinus** (Linnaeus, 1758)

I. nipponensis Kitaoka et Saito, 1967

*I. pavlovskyi** Pomerantzev, 1946

*I. persulcatus** Schulze, 1930

I. sachalinensis Filippova, 1971

*I. apronophorus** Schulze, 1924

I. eldaricus Dzhaparidze, 1950

*I. redikorzevi** Olenov, 1927

*I. laguri** Olenov, 1929

Подсемейство Amblyomminae Banks, 1907

Триба Amblyommini Banks, 1907

Подтриба Haemaphysalini Banks, 1907

Род *Haemaphysalis* Koch, 1844

Подрод *Allocerea* Schulze, 1918

*Haemaphysalis inermis** Birula, 1895

Подрод *Allophysalis* Hoogstraal, 1959

H. pospelovashtromae Hoogstraal, 1966

Подрод *Aboimimalis* Dias, 1963

*H. punctata** Canestrini et Fanzago, 1878

Подрод *Herpetobia*, Canestrini, 1890

*H. sulcata** Canestrini et Fanzago, 1878

Подрод *Ornithophysalis* Hoogstraal et Wassef, 1973

*H. caucasica** Olenov, 1928

H. phasiana Saito, Hoogstraal et Wassef, 1974

*H. ornithophila*⁴ Hoogstraal et Kohls, 1959

Подрод *Haemaphysalis* Koch, 1844

*H. concinna** Koch, 1844

H. flava Neumann, 1897

*H. japonica douglasi** Nuttall et Warburton, 1915

H. filippovae Bolotin, 1979

*H. wellingtoni*⁵ Nuttall et Warburton, 1908

Подрод *Kaiseriana* Dias, 1963

H. longicornis Neumann, 1901

Подрод *Segalia* Dias, 1968
*H. parva** (Neumann, 1897) (= *Haemaphysalis otophila* Schulze, 1919)
 Подрод *Rhipistoma* Koch, 1844
*H. erinacei taurica** Pospelova-Shtrom, 1940
 (= *Haemaphysalis numidiana* Neumann, 1905)
 Подтриба Amblyommini Banks, 1907
 Род *Amblyomma* Koch, 1844
*Amblyomma americanum*⁶ (Linnaeus, 1758)
*A. gemma*⁷ Dönitz, 1909
 Подтриба Dermacentorini Banks, 1907
 Род *Dermacentor* Koch, 1844
 Подрод *Dermacentor* Koch, 1844
*Dermacentor reticulatus** (Fabricius, 1794) (= *Dermacentor pictus* Hermann, 1804)
 Подрод *Serdjukovia* Dias, 1963
*D. marginatus** (Sulzer, 1776)
*D. kamshadalis*⁸ Neumann, 1908
*D. niveus** Neumann, 1897 (= *Dermacentor daghestanicus* Olenov, 1929)
*D. silvarum** Olenov, 1931
*D. nuttalli** Olenov, 1929
D. pomerantzevi Serdjukova, 1951
 Триба Rhipicephalini Banks, 1907
 Подтриба Rhipicephalini Banks, 1907
 Род *Rhipicephalus* Koch, 1844
 Подрод *Rhipicephalus* Koch, 1844
*Rhipicephalus turanicus** Pomerantzev, 1940
*Rh. sanguineus** (Latreille, 1806)
*Rh. rossicus** Jakimov et Kohl-Jakimova, 1911
*Rh. pumilio** Schulze, 1935
*Rh. schulzei** Olenov, 1929
 Подрод *Digineus* Pomerantzev, 1936
*Rh. bursa** Canestrini et Fanzago, 1878
 Подрод *Boophilus* Curtice, 1821
*Rh. annulatus** (Say, 1821) (= *Boophilus annulatus*, *Boophilus calcaratus* Birula, 1894)

Род *Hyalomma* Koch, 1844

Подрод *Hyalomma* Koch, 1844

Hyalomma aegyptium^{*9} (Linnaeus, 1758)

Подрод *Euhyalomma* Filippova, 1984

*H. asiaticum*⁹ Schulze et Schlottke, 1929

H. anatolicum^{*9} Koch, 1844

H. scupense^{*9} Schulze, 1919 (= *Hyalomma detritum* Schulze, 1920)

H. marginatum^{*9} Koch, 1844 (= *Hyalomma plumbeum* Panzer, 1795)

H. rufipes^{*9} Koch, 1844 (= *Hyalomma impressum* Померанцев, 1946)

Самый многочисленный в семействе род *Ixodes* насчитывает в фауне России 10 подродов, объединяющих 31 вид. Представители рода населяют самые разнообразные ландшафты и природные зоны в пределах страны. Такие виды рода как *I. persulcatus*, *I. ricinus*, *I. crenulatus*, *I. lividus* и *I. apronophorus* имеют наиболее обширные среди представителей семейства ареалы в пределах России. С другой стороны, некоторые специфические паразиты птиц и рукокрылых (*I. caledonicus*, *I. berlesei*, *I. simplex*, *I. vespertilionis* и *I. eldaricus*) ограничены в своем распространении небольшими территориями в пределах горных регионов на юге страны. К этим же видам стоит отнести и клеща *I. ghilarovi*, описанного одним из последних в фауне России (Филиппова, Панова, 1989). Несмотря на то, что таксономия иксодовых клещей на видовом уровне разработана достаточно хорошо, вокруг некоторых видов, описанных с территории России, у систематиков возникают разногласия в отношении валидности этих таксонов. Так, Колонин (2009) сводит виды *I. prokopjevi* и *I. sachalinensis* соответственно в синонимы *I. crenulatus* и *I. persulcatus*, тогда как другие (Guglielmone et al., 2014) признают видовую самостоятельность этих таксонов. Возможно, что будущее изучение этих видов позволит определить положение этих клещей в роду *Ixodes*.

Виды рода *Haemaphysalis* населяют лесные местообитания разных типов на юге европейской части России и на юге Дальнего Востока. Большая часть видов имеет ограниченные ареалы, за исключением *H. concinna*, найденного на пространстве от Западной Европы до Дальнего Востока. Напротив, клещи рода *Dermacentor* приурочены к степным и луговым формациям умеренного климата. Такие виды как *D. reticulatus*, *D. marginatus* и *D. silvarum*, являясь довольно холодостойкими, имеют весьма обширные ареалы, в т.ч. в пределах горных ландшафтов. Весьма неопределенным является статус находок в России некоторых видов, известных по единичным экземплярам, –

D. kamshadalis и *D. pomerantzevi* (Филиппова, 1997; Apanaskevich, 2013). Возможно, происхождение этих видов имеет заносной характер.

Характерными представителями фауны сухостепных и полупустынных формаций юга России являются виды родов *Rhipicephalus* и *Hyalomma* (Ганиев, 1979; Емельянова, 2006). Большинство видов обычны за исключением *H. asiaticum*, известного по редким находкам на юге Дагестана (Апанаскевич, Филиппова, 2007).

К заносным видам относятся *I. bruneus*, *I. turdus*, *H. ornithophila*, *H. wellingtoni*, *A. americanum*, *A. gemma* и *H. rufipes* (Поспелова-Штрот, Наумов, 1965; Емельянова, Шихорбеев, 1971; Ключкина, 1972; Болотин, Колонин, 1979; Ляпунов и др., 2012). Находка вида *A. americanum* вдали от исконного ареала нуждается в подтверждении. Все виды, за исключением последнего, известны по единичным находкам. Неполовозрелые *H. rufipes* регулярно заносятся перелетными птицами во время весенних миграций (коллекция Ставропольского противочумного института, сборы автора), а находки взрослых клещей этого вида на животных-прокормителях говорят о том, что напитавшиеся нимфы благополучно линяют и нападают на животных.

Переходя к описанию географического распространения клещей, можно заметить, что их распределение по территории страны весьма неравномерно. Несмотря на то что практически вся территория России находится в зоне умеренного и холодного климата, иксодовые клещи распространены на большей части территории, но высокого видового разнообразия достигают на южных границах страны. На юге европейской части России (в пределах Северного Кавказа и Крымского полуострова) зарегистрировано более 40 видов иксодид всех родов (Гусева, 1962; Ганиев, 1979; Цапко, 2017, 2017а). При этом теплолюбивые *Hyalomma* и *Rhipicephalus* обитают только здесь и восточнее не встречаются. Помимо этого, клещи *I. ghilarovi*, *I. kaiseri*, *I. unicavatus*, *I. caledonicus*, *I. frontalis*, *I. simplex*, *H. inermis*, *H. sulcata*, *H. caucasica*, *H. parva*, *H. erinacei* и *D. niveus* в пределах России распространены только на юге европейской части. С продвижением на восток количество видов заметно уменьшается. И уже на юге Западной и Восточной Сибири обитает не более 15–17 видов в основном из рода *Ixodes* и *Dermacentor* (Якименко и др., 2013). Характерными видами здесь являются *I. persulcatus*, *I. crenulatus*, *I. stromi*, *I. subterraneus*, *I. prokopjevi* и *D. nuttalli*, при этом последних четыре вида в пределах России обитают только на юге Сибири. На Дальнем Востоке, особенно на более увлажненном и теплом юге региона, число известных видов снова увеличивается и становится больше 20 (Филипповой, 1977, 1997). Здесь заметную роль в населении

играют представители рода *Ixodes* и *Haemaphysalis*, а виды клещей *I. pomerantzevi*, *I. angustus*, *I. signatus*, *I. nipponensis*, *I. sachalinensis*, *H. phasiana*, *H. flava*, *H. japonica*, *H. filippovae* и *H. longicornis* за пределами Дальневосточного региона не встречаются (за исключением редких заносов). Отсутствуют иксодовые клещи на северо-востоке Сибири и в зоне тундры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, к настоящему времени, с учетом собственных и литературных данных, для территории России известны находки 68 видов иксодовых клещей 6 родов. Дополнительно к видам, указанным в двухтомнике Филипповой (1977, 1997), приведены следующие восемь видов иксодовых клещей – *I. ghilarovi*, *I. prokopjevi*, *I. turdus*, *H. ornithophila*, *H. wellingtoni*, *D. kamshadalis*, *A. americanum* и *A. gemma*. Первые два вида были описаны с территории России уже после написания первого тома. Остальные шесть видов являются заносными, и часть их была обнаружена в относительно недавнее время. Следует отметить, что фауна иксодид России довольно хорошо изучена и ее пополнение возможно только за счет обнаружения заносных видов или же расширения ареала видов, обитающих вблизи границ России. Всестороннее изучение широко распространенных полиморфных видов с привлечением молекулярно-генетических методов также возможно будет способствовать увеличению количества видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Апанасевич Д.А., Филиппова Н.А. 2007. К идентификации видов и подвидов рода *Hyalomma* (Acari: Ixodidae) фауны России и сопредельных территорий по личиночной фазе. Паразитология 41 (4): 268–283.
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с.
- Болотин Е.И., Колонин Е.Г. 1979. Новые данные по фауне иксодовых клещей Приморского края. Зоологический журнал 58 (2): 267–269.
- Ганиев И.М. 1979. Клещи – паразиты и переносчики болезней животных. Махачкала, Дагестанское книжное издательство, 78 с.
- Гусева А.А. 1962. К изучению фауны иксодовых клещей Ставропольского края. Труды Азербайджанской противочумной станции 3: 228–235.
- Емельянова Н.Д., Шихорбеев Б.В. 1971. *Haemaphysalis wellingtoni* Nutt. et W., 1907 – новый иксодовый клещ в фауне СССР. Докл. Иркутского противочум. ин-та 9: 243.
- Емельянова Н.Д. 1979. Таксономическое положение иксодовых клещей рода *Pholeoixodes* в подсемействе Ixodinae и его деление на подроды. Зоопаразитология бассейна озера Байкал. Улан-Удэ, 5–27.
- Калита С.Р., Пелипейченко М.В. 1957. К познанию фауны иксодовых клещей Краснодарского края. Зоологический журнал 36 (6): 947–948.
- Клюшкина Е.А. 1972. Обнаружение *Amblyomma gemma* Dön. (Ixodidae) в Крыму. Паразитология 6 (3): 306.
- Колонин Г.В. 1984. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Dermacentor*, *Anocentor*, *Cosmiomma*, *Dermacentonomma*, *Boophilus*, *Margaropus*, *Nosomma*, *Rhipicentor*, *Rhipicephalus*, *Anomalohimalaya*. Москва, Наука, 96 с.

- Колонин Г.В. 2009 . Фауна иксодовых клещей мира. <http://www.kolonin.org/>
- Ляпунов А.В., Хаснатинов М.А., Арбатская Е.В., Данчинова Г.А. 2012. Находка клеща *Amblyomma americanum* L., 1758 в Восточной Сибири (Россия). Проблемы особо опасных инфекций 1 (111): 99–101. [https://doi.org/10.21055/0370-1069-2012-1\(111\)-99-101](https://doi.org/10.21055/0370-1069-2012-1(111)-99-101)
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). М., Л., Изд-во АН СССР, 224 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 2).
- Поспелова-Штрот М.В., Наумов Р.Л. 1965. Случай заноса в СССР клеща *Haemaphysalis ornithophila* Hoog. et Kohls, 1959 (Ixodoidea, Ixodidae) перелетной птицей *Turdus dauma* Lath. Зоологический журнал 44 (9): 1411–1412.
- Смирнова С.Е. 2007. Крымская-Конго геморрагическая лихорадка (этиология, эпидемиология, лабораторная диагностика). М., АТиСО, 304 с.
- Тажный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение 1985. Под. Ред. Н.А. Филипповой. Л., 416 с.
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 4).
- Филлипова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae СПб., Наука, 436 с. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т. 4, вып. 5).
- Филиппова Н.А. 2003. Переисследование типовых серий *Hyalomma scupense* Schulze, 1918 и *H. detritum* Schulze, 1919 (Acari, Ixodidae) в связи с вопросом микроэволюции в пределах этого рода. Паразитология 37 (6): 455–461.
- Филиппова Н.А. 2009. Коллекция иксодоидных клещей Зоологического института РАН: ее уникальные особенности и значение для расшифровки фундаментальных и природноочаговых аспектов систематики. Паразитология 43 (5): 361–373.
- Филиппова Н.А., Панова И.В. 1988. *Ixodes ghilarovi* sp. n. – новый реликтовый вид иксодовых клещей (Ixodoidea, Ixodidae). Систематика насекомых и клещей, Л., 212–217.
- Филиппова Н.А., Панова И.В. 1989. Описание самки и личинки реликтового вида *Ixodes ghilarovi* (Ixodidae). Паразитология 23 (5): 419–423.
- Цапко Н.В. 2017. Иксодовые клещи (Acari, Ixodidae) Северного Кавказа: видовое разнообразие, паразитохозяйные отношения. Паразитология 51 (2): 104–120.
- Цапко Н.В. 2017а. Клещ *Ixodes kaiseri* (Acari, Ixodidae) на Северном Кавказе и в Закавказье по материалам коллекции Ставропольского противочумного института. Паразитология 51 (6): 528–533.
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. 2013. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск: ООО ИЦ «Омский научный вестник», 240 с
- Apanaskevich D.A. 2013. Reinstatement of *Dermacentor kamshadali* Neumann (Acari: Ixodidae), as a valid species parasitizing mountain goats and sheep in the United States, Canada and Russia. Journal Medical Entomology 50: 691–700.
- Apanaskevich D.A., Horak I.G. 2008. The genus *Hyalomma* Koch, 1844: V. Re-evaluation of the taxonomic rank of taxa comprising the *H. (Euhyalomma) marginatum* Koch complex of species (Acari: Ixodidae) with redescription of all parasitic stages and notes on biology. International Journal Acarology 34: 13–42.
- Guglielmone A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Peña A., Horak I. G. 2014. The hard ticks of the world: (Acari: Ixodida: Ixodidae). London, Springer, p. 738. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-7497-1>
- Guglielmone A.A., Robbins R.G. 2018. Hard Ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae) Parasitizing Humans. Cham, Springer, p. 314 . <https://doi.org/10.1007/978-3-319-95552-0>

A CHECKLIST OF THE TICKS
(ACARI: IXODIDAE)
OF RUSSIA

N. V. Tsapko

Keywords: Ixodidae, checklist, Russia, tick-borne disease

SUMMARY

Ticks are vectors and reservoirs of pathogens of various infectious diseases in both humans and domestic animals. Among the infections associated with ticks in Russia, the most significant are tick-borne encephalitis, Crimean-Congo hemorrhagic fever, and tick-borne borreliosis. And the main vectors of these diseases were the most studied species in Russian fauna, while other tick species remain poorly studied. The currently available lists of ticks in Russia are not complete and do not represent modern taxonomic views on this group of arthropods. Based on analysis of the literature, this study examines the species diversity and distribution of all naturally occurring tick species in Russia. Based on the study of all available literature sources, it has been established that the fauna of ticks in Russia includes 68 species. The status of some rare and poorly researched species is also discussed.