

СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, № 6, 2022

- Видовой состав Notocotylidae (Digenea) в литоральных гастроподах на Белом и Баренцевом морях 443
А. Г. Гончар, К. В. Галактионов
- Обнаружение в моллюске *Succinea putris* спороцисты рода *Leucochloridium* необычной окраски 460
Р. Р. Усманова, Е. Е. Прохорова
- Muxidium rhodei* Leger, 1934 (Cnidaria, Мухоспореа): сезонная, возрастная, пространственная и многолетняя динамика зараженности плотвы *Rutilus rutilus* в Чивыркуйском заливе озера Байкал 469
М. Д. Батуева, Ж. Н. Дугаров, Л. Д. Сондуева
- Функционирование природного очага бабезиоза собак в Кузнецко-Салаирской горной области (Кемеровская область, Россия) 477
А. В. Ковалевский, Е. М. Лучникова, Е. Д. Вдовина, К. С. Зубко, М. А. Носков, С. Н. Яковлева, И. С. Гребеничиков
- Динамика пространственного распределения таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Acarina, Ixodidae) в окрестностях Байкальского тракта (Иркутская область) 495
Ю. А. Вержуцкая, Д. Б. Вержуцкий, Е. И. Андаев, А. Я. Никитин
- Авторский указатель статей за 2022 г. (том 56) 525

CONTENTS

Vol. 56, No. 6, 2022

| | |
|---|-----|
| Guide to Notocotylidae (Digenea) parasitizing coastal gastropods of the White and Barents seas | 443 |
| <i>A. Gonchar, K. V. Galaktionov</i> | |
| Finding of unusually colored sporocyst of genus <i>Leucochloridium</i> in <i>Succinea putris</i> snail | 460 |
| <i>R. R. Usmanova, E. E. Prokhorova</i> | |
| <i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1934 (Cnidaria, Myxosporea): age-related, seasonal, spatial dynamics and long-term survey of common roach <i>Rutilus rutilus</i> infection in Chivirkuy Bay Lake Baikal | 469 |
| <i>M. D. Batueva, Zh. N. Dugarov, L. D. Sondueva</i> | |
| Functioning of the natural focus of canine babesiosis in the Kuznetsk-Salair mountains (Kemerovo region, Russia) | 477 |
| <i>A. V. Kovalevskiy, E. M. Luchnikova, E. D. Vdovina, K. S. Zubko, M. A. Noskov, S. N. Yakovleva, I. S. Grebenschikov</i> | |
| Dynamics of the spatial distribution of the taiga ticks <i>Ixodes persulcatus</i> Sculze, 1930 (Acarina, Ixodidae) in the surroundings of the Baikal tract (Irkutsk region) | 495 |
| <i>Yu. A. Verzhutskaya, D. B. Verzhutsky, E. I. Andaev, A. Ya. Nikitin</i> | |
| Author Index Volume 56 (2022) | 525 |

УДК 595.122.2:594.32

**GUIDE TO NOTOCOTYLIDAE (DIGENEA)
PARASITIZING COASTAL GASTROPODS
OF THE WHITE AND BARENTS SEAS**

© 2022 A. Gonchar^{a, b, *}, K. V. Galaktionov^{b, a}

^aSt Petersburg University, Universitetskaya emb., 7/9, St Petersburg, 199034 Russia

^bZoological Institute of the Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya emb., 1, St Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: anya.gonchar@gmail.com

Received 28.10.2022

Received in revised form 24.11.2022

Accepted 01.12.2022

Recent studies on the digenean fauna at the White and Barents Seas have shown that there are more species than previously thought. These data are emerging in a series of publications, and we suggest to summarize them in a form that is convenient for practical use. Here we provide a guide that covers the 11 species from the family Notocotylidae that we have recorded in the intertidal gastropods *Ecrobia ventrosa*, *Peringia ulvae*, *Littorina* spp. and *Onoba aculeus*. We recap brief descriptions of rediae and cercariae, documented host and geographic range, though for several species the information is incomplete. We also refer to the DNA barcodes from GenBank, including the new ones. For the better usability, we include hints on the mollusc identification and explain how to deal with the parasites (field and lab procedures).

Keywords: Notocotylidae, Digenea, cercariae, rediae, intermediate hosts, DNA barcodes

DOI: 10.31857/S0031184722060011; **EDN:** FHLCKE

Gastropods at the White and Barents Seas serve as the first intermediate hosts for a variety of digeneans. Many of these parasites have been subject to at least some research, but the actual set of species within each family of Digenea in this region is still unclear. Recent integrative taxonomy studies have revealed diversity that had been hidden before, for example, in Brachycladiidae (Kremnev et al., 2020), Fellodistomidae (Krupenko et al., 2020), Himasthlidae (Galaktionov et al., 2021), Derogenidae (Krupenko et al., 2022), Renicolidae (Galaktionov et al., 2022), and a few other families. These data are emerging in a number of publications that are not so easy to follow. At the same time, the correct species identification of the digeneans' intramolluscan stages is a key to any type of research

on this material. That is why we take up a task to summarize the available data and compile a series of guides. This paper deals with the representatives of the family Notocotylidae.

Notocotylidae (Pronocephaloidea) are digeneans with a two-host life cycle. Their maritae (sexual adults) infect birds and, to a lesser extent, mammals. The eggs get into the environment, but there is no free-swimming miracidium. The first intermediate host, a gastropod, gets infected after accidental ingestion of eggs. In the gastropod host, rediae develop and reproduce, and eventually cercariae get formed. Cercariae of most notocotylids have a tail and leave the mollusc. There is no second intermediate host, and the definitive host gets infected by consuming metacercariae that had encysted on some object in the water.

Until recently, life cycles of two species of notocotylids were known at the White and Barents Seas. For *Parapronocephalum symmetricum* Belopolskaja, 1952 the life cycle was part of the original species description; for *Paramonostomum alveatum* (Mehlis in Creplin, 1846) Lühe, 1909 the intermediate host was discovered later (Kulachkova, 1954). However, more species were actually recorded (Chubrik, 1966; Podlipaev, 1979), at least in *Littorina* spp. and *Onoba aculeus* (A. Gould, 1841). Employing the molecular genetic data, we have preliminarily estimated that at least 11 species of Notocotylidae occur in *Littorina* spp., *Peringia ulvae* (Pennant, 1777), *Ecrobia ventrosa* (Montagu, 1803) and *O. aculeus* at the White and Barents Seas.

This guide includes the overview of the mollusc identification, sampling and research procedures; and the information on all the notocotylid species that we found.

MATERIALS AND METHODS

The guide was compiled from the results of our own research conducted in 2002–2022, both published and unpublished. We collected most of our samples at the White Sea (various locations in the vicinity of Keret Archipelago, Chupa Inlet, Kandalaksha Bay); Barents Sea (Western and Eastern Murman, Pechora Sea); and in Iceland. We screened at least 20 thousands of molluscs (*E. ventrosa*, *P. ulvae*, *Littorina* spp. and *O. aculeus*) for infection with the Notocotylidae. We also acknowledge relevant earlier research on the Notocotylidae at the White and Barents Seas, as well as in the North Atlantic, commenting on its validation.

We open the guide with some tips on the correct identification of the gastropod intermediate host species. Next, we provide the description of the typical procedures to collect and identify notocotylid intramolluscan stages (according to our research experience). It is followed by the summary of identification characters that allow distinction of the Notocotylidae from other digeneans that are common in the same region and the same snail hosts. Then, the guide is structured by the gastropod intermediate host taxa. Taxonomy follows the WoRMS (WoRMS editorial board, 2022).

Some species of Notocotylidae are properly named and characterized, while other are just temporarily denoted, with most details lacking. We call these “Notocotylidae gen. sp.” followed by a number that happened to be in use in our laboratory, “WS” standing for their origin from the White Sea and a letter addressing the cercaria morphotype (see below); for example, Notocotylidae gen. sp. 2 WSM (White Sea Monostomi). We include information on size and structure of cercariae and rediae, occurrence, and the definitive hosts. Size in micrometers is given as range with mean

in parenthesis (if more than five measurements were made), or simply as mean (less than five measurements); length and width are separated with “×” sign.

We refer to the GenBank IDs of the reference sequences, both previously published and the new ones.

The photographs were taken at different times between 2002 and 2022, using a variety of compound microscopes and cameras. The appropriate image modifications, drawings and figure layout were made in Corel Photo-Paint 24.0.0.301 and CorelDRAW 24.0.0.301.

RESULTS AND DISCUSSION

Highlights on gastropod identification

Before further work with any parasite, its host must be correctly identified. We emphasize this for Notocotylidae and their molluscan hosts, because their specificity is not yet clear. Still, this guide is structured by molluscan taxa, and we start with a brief comment on their specific differentiation. All of the molluscs we are dealing with are now classified in Caenogastropoda, Littorinimorpha.

Hydrobiidae

Two members of Hydrobiidae (Truncatelloidea) are found at the White Sea: *E. ventrosa* and *P. ulvae*; these mudsnails are also widely known under their old generic name, *Hydrobia* W. Hartmann, 1821. No distinction between the two species had been made in this region until their co-existence was highlighted (Gorbushin, 1992). So, in earlier records of digeneans from “*Hydrobia* spp.”, information on the host species is not quite accurate: it could have been either *E. ventrosa* or *P. ulvae*, or a mixture of two.

Hydrobiidae belong to an abundant superfamily Truncatelloidea where many representatives are morphologically and ecologically uniform (Falniowski, 2018). Its systematics has recently been revised, so we call for attention when addressing the old data on digeneans from “hydrobiids” – some of the species are now in different genera and families (Wilke et al., 2001). For example, *Hydrobia salsa* (Pilsbry, 1905) from North America is now classified as *Spurwinkia salsa* (Cochliopidae) (Davis et al., 1982).

At the White Sea, *E. ventrosa* and *P. ulvae* occur in sympatric populations and inhabit mudflats, often in the estuaries. However, they differ ecologically (Gorbushin, 1995) and in their response to harsh environmental conditions (Berger, Gorbushin, 2001). Morphological distinction is as obvious as it is ambiguous (Gorbushin, 1992). The size range of the two species overlaps, though *P. ulvae* are generally larger. The shell morphology is not a reliable character, especially in infected snails and when the surface is eroded. Most of the times, however, the periostracum differs in two species. In *P. ulvae* it is strong and coloured in copper to dark brown. In *E. ventrosa* it is thin and transparent, often faded, resulting in the pale bluish appearance of the shell. The oval aperture always has a narrowed tip in *P. ulvae* and just sometimes in young *E. ventrosa*. The umbilicus is slitlike and covered by the fold of the inner lip almost completely (*P. ulvae*) or just in half (*E. ventrosa*). The distinct external character that allows to distinguish species is the dark spots of pigment near the tip of the tentacles of *P. ulvae* (absent in *E. ventrosa*). The penis shape is a good

discriminating character: it is “small and pointed” in *E. ventrosa* and “big and stout” in *P. ulvae* (Muus, 1963, p. 135). Although this is not directly relevant for practical species discrimination, an important difference is that *P. ulvae* has a free-swimming larva, while *E. ventrosa* has direct development (Gorbushin, 1992).

Distribution of *E. ventrosa* is validated in the Mediterranean, as well as in northern Europe: Iceland, North and Baltic Seas (Vandendorpe et al., 2019). *P. ulvae* has a slightly different range: it is absent from Iceland, and may spread further north along the European coast (Wilke, Davis, 2000). At the Barents Sea both species probably have patchy distribution: they are not found in the Pechora Sea and around Dalniye Zelentsy (Eastern Murman), but present in the south-western Barents Sea in Varangerfjord and in Sommarøy (personal observations).

Rissoidae

O. aculeus is a member of Rissooidea, Rissoidae. It is distributed on both sides of the northern Atlantic, and apparently is the only species of this genus in the White Sea (Matveeva, 1974; Golikov, 1987; Loskutova, Granovitch, 2006). *Onoba aculeus* inhabits the intertidal and the upper subtidal (Matveeva, 1974; Golikov, 1987). At the Barents Sea, three other species of *Onoba* occur, but they can be differentiated from *O. aculeus* morphologically (Nekhaev et al., 2014).

Littorinidae

The common periwinkle *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) is not considered here because in our samples these snails were never infected with Notocotyliidae.

Other periwinkles in the European north Atlantic are two groups of cryptic species from the subgenus *Neritrema* (Littorinoidea, Littorinidae): “saxatilis” (*L. saxatilis* (Olivi, 1792), *L. arcana* Hannaford-Ellis, 1978, *L. compressa* Jeffreys, 1865) and “obtusata” (*L. obtusata* (Linnaeus, 1758), *L. fabalis* (W. Turton, 1825)). Conchological characters are used to distinguish between these two groups. The shell is more conical in the “saxatilis” and more spherical in the “obtusata” group; in the “obtusata” group, the periostracum bears fine longitudinal striation; the sutures are deeper in “saxatilis” group (Reid, 1996; Granovitch et al., 2004). Species identification within each group is possible only based on the reproductive anatomy. *Littorina saxatilis* are special in being ovoviviparous.

Both at the White and Barents Seas, *L. obtusata* and *L. fabalis* co-occur. Discrimination between them is unambiguous following dissection (Reid, 1996; Granovitch et al., 2004; Maltseva et al., 2021b). Males of *L. fabalis* bear few (below six) penial glands arranged in one row, and a long thin filament. In *L. obtusata* they have small glands arranged in several rows, and a short filament. In *L. obtusata* females, the *bursa copulatrix* is almost as long as the jelly gland, and in *L. fabalis* it is less than ½ of the jelly gland length.

At the Barents Sea, all three species of the “saxatilis” group co-occur. Their identification also requires dissection, but may remain inconclusive (Reid, 1996; Granovitch et al., 2004; Maltseva et al., 2021b). Females differ in the relative size of the glands in the reproductive system; also, *bursa copulatrix* is broad and long in *L. arcana* and short and

slim in *L. compressa*. Males differ in penis morphology: two or more rows of relatively small penial glands and triangular filament (*L. arcana*); one row of large penial glands (not more than six) and an indistinct filament (*L. compressa*); one row with more than six (up to 45) small penial glands and a triangular filament (*L. saxatilis*). At the White Sea, only *L. saxatilis* has been recorded.

There is some ecological niche differentiation between the *Neritrema* species (Reid, 1996; Granovitch et al., 2013; Maltseva et al., 2021a). *Littorina arcana* are more frequent in the upper intertidal, *L. compressa* – in the lower intertidal, and *L. fabalis* – in the upper subtidal. *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* can be found from the lower to the upper zones. *Littorina obtusata* and *L. fabalis* inhabit the macrophytes, with the first species preferring *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 and *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 1863, and the second species – *F. serratus* Linnaeus, 1753. Species of the “saxatilis” group prefer to live on stones and gravel.

Hybrids occur within both “obtusata” and “saxatilis” groups (Mikhailova et al., 2009; Costa et al., 2020). Identification problems also arise when the snails are immature or castrated following digenean infection. Genotyping is possible for the “obtusata” group (Reid et al., 2012; Costa et al., 2020), but DNA barcoding is problematic for members of the “saxatilis” group.

Summing up the story of distinction between the *Neritrema* species, the best practice for collecting notocotyliids from these snails is along with the host species identification based on the anatomy features. If this has not been done, we recommend stating explicitly that the hosts were identified only as “obtusata” or “saxatilis” group members, and the actual species is unknown. This should be, however, taken more liberally for sampling in areas where only *L. saxatilis* and/or *L. obtusata* are known to occur. If in future it is confirmed that for species within each group (“saxatilis” and “obtusata”) the spectrum of notocotyliid parasites is the same, the laborious task to distinguish periwinkles will be fine to cease.

Field and laboratory procedures for identification of intramolluscan Notocotyliidae

Snails that serve as the first intermediate hosts of Notocotyliidae at the White and Barents Seas inhabit the intertidal. They are usually sampled at low tide, by hand (periwinkles) or by sieving sediment through a sieve with 1-mm² mesh size (mud snails and *O. aculeus*). Smaller snails usually have dramatically lower prevalence of infection and are not sampled, unless there is a specific goal to estimate this prevalence. In the lab the snails are kept in natural or artificial sea water at 4–12°C, depending on the available equipment. While the fridges with 4°C temperature are more common, higher temperature is more favourable for activity of snails and development of cercariae, and subsequently for their shedding (see below).

One method to detect infected snails is to induce cercariae shedding. To do so, snails are placed individually in the wells of a 24-welled cell culture plate (for mudsnails and *O. aculeus*), or similar larger vessels (for periwinkles), containing sea water. Cercariae usually leave the snails after exposure to bright artificial light or, more effectively, sunlight. The

favourable period to try this procedure is usually between 10 am and 2 pm. It is important to observe wells with the snails regularly because cercariae of Notocotyliidae often form cysts soon after release. The rough plan is look through the water in the wells under the stereomicroscope after 30 min of illumination, and then 2–4 times more at 15 min intervals.

Another method is to dissect snails. This allows to detect early infection, when no cercariae are yet ready for shedding; also it is a way to observe the rediae. Additionally, the specific identification of snails may require dissection (see above).

The best way to observe diagnostic features of cercariae is to prepare temporary mounts and study them under the compound microscope. Any sharp movements may trigger cercariae encystment, so pipetting should be smooth and coverslip should be placed slowly. In a thick layer of water, cercariae can swim and no details of the structure are visible. When excess water is removed, cercariae start to contract and stretch their body; this way they can crawl. Such a medium coverslip pressure is best for identifying cercariae, with special emphasis to their morphotype (see below; Fig. 1F–1H). When water is deficient, cercariae stop moving and get over-flattened. The ideal moment to take photographs is before this moment, when cercarial activity is already low.

For measurements, the standard procedure is to kill the cercariae by heating over the flame of a spirit lamp in a drop of water on a glass slide; to make a temporary mount with a medium coverslip pressure; and to use an ocular micrometer or an image produced by the camera. Using photographs for measurements is also possible (e.g. in ImageJ; Schneider et al., 2012).

To verify identification with DNA sequencing, usually one redia or even one cercaria is enough to extract DNA with any protocol. In this guide, we offer two rDNA barcodes: ITS1 (800–100 b.p.) and D2 domain of the 28S rDNA (590 b.p.). The primers for their amplification are BD1 (GTCGTAACAAGGTTTCCGTA) and 4S (TCTAGATGCGTTC-GAARTGTCGATG) for the ITS1 (Luton et al., 1992); and C2'B (GAAAAGTACTTT-GRARAGAGA, Bayssade-Dufour et al., 2000) and D2 (TCCGTGTTTCAAGACGGG, Vn Le et al., 1993) for the D2. Amplification protocols are in our published articles on Notocotyliidae (e.g. Gonchar, Galaktionov, 2021). The D2 domain of the 28S rDNA amplifies very robustly, but it may lack variations to distinguish some of the close species (one such example is mentioned below). ITS1 also amplifies well and is distinct in all the species we discovered, but it contains a varying number of repeats, and this should be accounted for during alignment. Neither of the two fragments is powerful enough for phylogenetic reconstructions.

The new sequences generated in this study and submitted to GenBank are OP942346–OP942361.

Recognition of Notocotyliidae in the molluscs

Identification of the intramolluscan stages of Notocotyliidae to the family level is simple and reliable. Stereomicroscope is usually sufficient. In a dissected mollusc, one clear feature is the presence of rediae, they often take up much space in the snail's haemocoel

(Fig. 1A). The rediae have prominent pharynx and caecum (as opposed to the daughter sporocysts in some other digeneans), germinal mass in the posterior region and some developing cercariae (Fig. 1B). Rediae of different species are similar and mostly differ in size and the number of embryos. Cercariae have body length of about 250–450 μm and a set of typical characters: two lateral and one median (usually less prominent) eyespots; oral sucker but no ventral sucker; dorsal adhesive pockets at the posterolateral edges of the body (Fig. 1C). The cercariae are pigmented and have excretory ducts filled with refractive granules. Notocotylid cercariae encyst in the external environment (Fig. 1D–1E); this also happens in the lab dishes where no natural substrates are available. Observations on the behaviour of notocotylid cercariae are summarized by Krupenko and Gonchar (2017).

Immature cercariae are often seen inside and outside of the rediae within a mollusc (Fig. 1A). They may lack median eyespot and have pigment unevenly distributed, but otherwise have typical appearance of notocotylid cercariae.

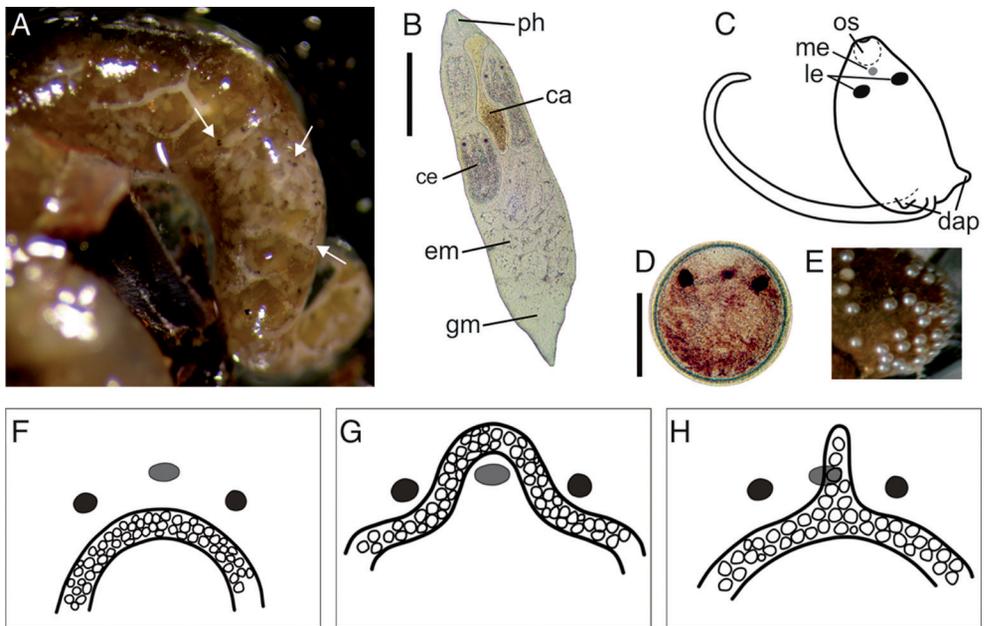


Figure 1. Helpful features to identify infection of a mollusc by Notocotylidae and distinguish between the species. A – hepatopancreas of a periwinkle infected with *Tristriata anatis*, showing multiple rediae and cercariae, the arrows are pointing at their eyespots. B – appearance of a notocotylid redia (exemplified by *Paramonostomum alveatum*); ph – pharynx, ca – caecum, ce – developing cercariae, em – embryos, gm – germinal mass; scale bar 100 μm . C – general structure of a notocotylid cercaria, modified from Krupenko, Gonchar, 2017; os – oral sucker, me – median eyespot, le – lateral eyespot, dap – dorsal adhesive pocket. D – microphotograph of a metacercarial cyst (*Paramonostomum alveatum*) with eyespots and excretory granules still visible; scale bar 100 μm . E – cysts on the surface of the molluscan shell. F–H – schemes of the anterior part of the main collecting ducts of the excretory system in notocotylid cercariae that correspond to three cercarial morphotypes: Monostomi (F), Imbricata (G) and Yenchingensis (H), modified from Rotschild, 1938.

The minority of notocotylid cercariae lack eyespots, have a knob-like tail and encyst inside the molluscan first intermediate host. In our study region, these belong to a single species *P. symmetricum* (see below).

A couple of other digeneans occur in the similar set of coastal snails and have rediae as an intramolluscan developmental stage, but they can be readily distinguished from Notocotylidae. Cercariae of *Cryptocotyle* spp. (Opisthorchiidae) also lack ventral sucker and have eyespots (two), but they have fin folds on the tail and peculiar intermittent swimming; they also are smaller (body length below 200 µm) (Stunkard, 1930). Cercariae of *Himasthla* spp. (Himasthliidae, Echinostomatoidea) are about as large as notocotylid cercariae, but they have a collar with spines and a ventral sucker, and no eyes (Galaktionov et al., 2021).

Within Notocotylidae, cercariae are classified into three groups, or morphotypes, depending on the appearance of the main collecting ducts (MCD) of their excretory system (Rothschild, 1938). The MCD in notocotylid cercariae merge at the front, forming a circle. In the Monostomi group, the anterior part of the MCD is behind the median eyespot (Fig. 1F). In the Imbricata group, the anterior part of the MCD forms a loop at/in front of the median eyespot (Fig. 1G). In the Yenchingensis group, the anterior part of the MCD forms a diverticulum reaching the median eyespot or further forward (Fig. 1H). Some variations to the Monostomi morphotype are possible, in particular – one, two or three shorter inconspicuous diverticula (not to be confused with Yenchingensis).

Summary of Notocotylidae species from different hosts¹

Hydrobiidae

Notocotylus atlanticus Stunkard, 1966 (Fig. 2A)

(From Gonchar et al., 2019) Living rediae vary in size: mature rediae are 770–1570 × 290–370 (1185 × 330); young rediae are 270–600 × 114–257 (418 × 176). Cercariae are of Yenchingensis morphotype. Heat-killed cercariae are 257–371 (300) × 114–229 (153); the tail is 243–400 (305) × 29–43 (34); the oral sucker is 29–47 (35). Excretory granules are located 4–7 in rows across the main excretory ducts, their size is 0.88–1.84 (1.32). Cystogenous glands cells contain uniform rod-shaped secrete. The cysts are 170–200 (186) in diameter.

The species was originally described in North America, with *S. salsa* as the first intermediate hosts (Stunkard, 1966). We found *E. ventrosa* infected with this parasite at the White Sea and in Iceland. There has yet been no ultimate genetic validation of the conspecificity of the European and American material. Indirect genetic evidence suggests that *N. atlanticus* is also found in Japan (Gonchar, Galaktionov, 2022).

The type host is *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758). We found the maritae of *N. atlanticus* in *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758, *Mareca penelope* (Linnaeus, 1758) and *A. acuta* Linnaeus, 1758. Maritae are difficult to distinguish from several other species: *N. intestinalis* Tubanguí, 1932, *N. magniovatus* Yamaguti, 1934, *N. imbricatus* (Looss, 1893) Szidat, 1935, *N. attenuatus* (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911.

Molecular references MH818008 (28S rDNA) and MH818012 (ITS1).

¹ The actual range of molluscan hosts for each species of Notocotylids may be wider; this possibility has to be tested in all future studies.

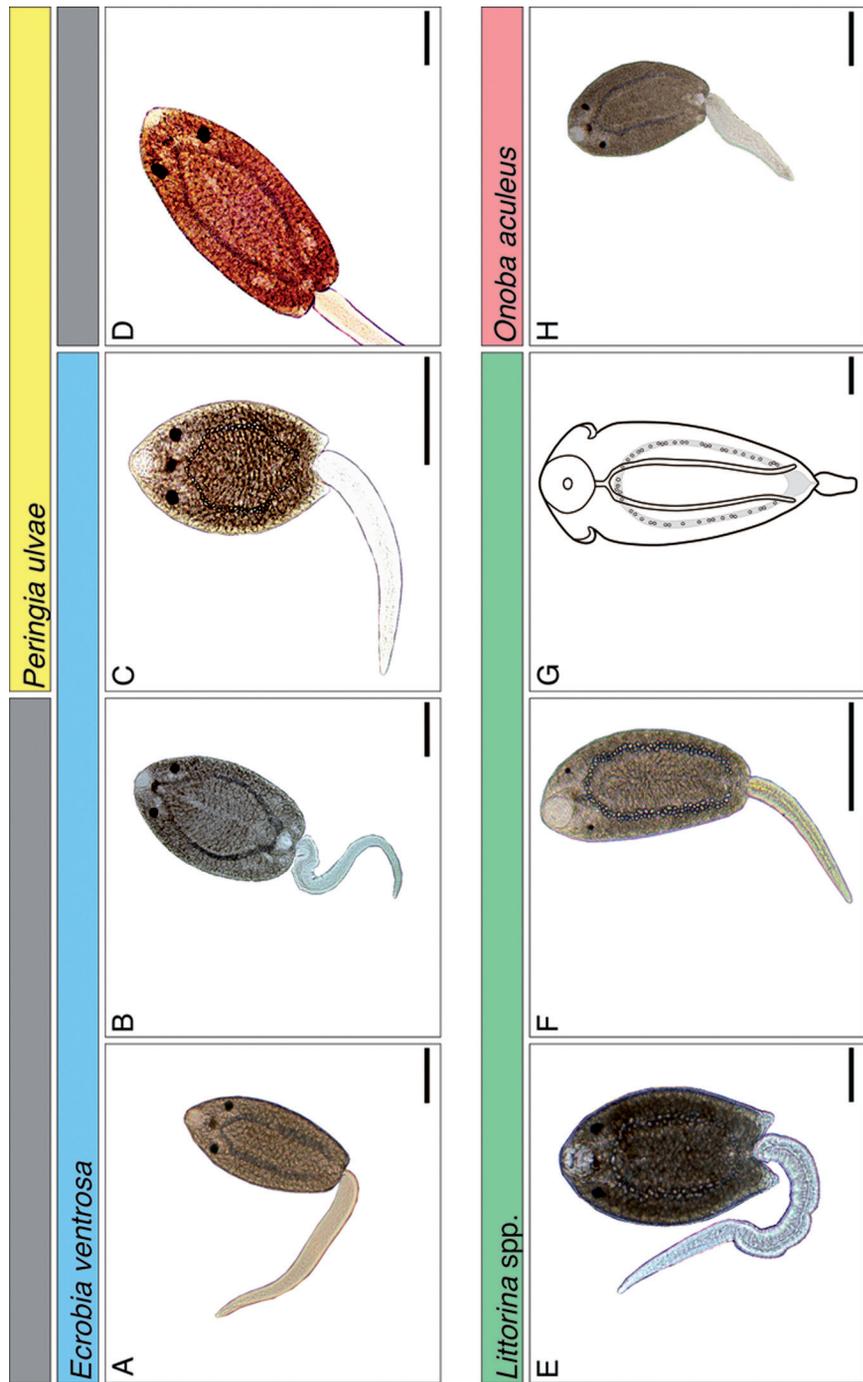


Figure 2. Appearance of cercariae in eight species of Notocotylidae from the White and Barents Seas. (Images for three more species are not available). The species of molluscan host species are provided above the cercariae images. All scale bars are 100 µm. A – *Notocotylus atlanticus*, B – *Paramonostomum anatis*, C – *Paramonostomum abveatum*, D – Notocotylidae gen. sp. 3 WSI, E – *Tristriata anatis*, F – Notocotylidae gen. sp. 6 WSY, G – *Parapronocephalum symmetricum* (modified from James, 1969), H – *Catatropis onobae*.

Paramonostomum anatis Garkavi, 1965 (Fig. 2B)

Mother rediae reach up to $150\text{--}450 \times 45\text{--}90$, and daughter rediae measuring 540×180 and more start producing cercariae (Garkavi, 1968). We found that cercariae belong to the Imbricata morphotype; their body is 270×151 , the tail is 300×30 , the oral sucker is 32 (our unpublished data). Cercariae are equally willing to encyst on both vegetate substrate and the shell of the mollusc which they have left (Fig. 1E) (Gonchar, Galaktionov, 2016). We found this species only in *E. ventrosa*, at the White Sea and in Iceland.

The species was originally described at the coast of the Sea of Azov; its life cycle was also elucidated there, with *E. ventrosa* as the first intermediate hosts (Garkavi, 1968). There were no further records of its intramolluscan stages, but *Cercaria* Notocotylidae sp. no. 12 Deblock, 1980 from *Peringia ulvae* have similar appearance, particularly the morphotype.

Definitive hosts are *A. platyrhynchos* (type host, also our unpublished data) and probably other *Anas* spp. (Filimonova, 1985).

Molecular references OP942354 (28S rDNA) and OP942347 (ITS1).

Paramonostomum alveatum (Mehlis in Creplin, 1846) Lühe, 1909 (Fig. 2C)

Rediae (measured from the photograph) are 1120×283 and contain about four developing cercariae (Fig. 1B). The cercarial body is 240×135 , the tail is 300×30 , the oral sucker is 32 (our unpublished data). Cercarial morphotype is Monostomi, but some variations occur: one, two or three short extensions in the anterior part of the main collecting ducts. Cercariae tend to encyst on the vegetate substrate (Gonchar, Galaktionov, 2016).

We found *P. alveatum* in both *E. ventrosa* and *Peringia ulvae* at the Keret Archipelago, the White Sea; and in *E. ventrosa* in Iceland.

Earlier records of the geographic and host range are not clear: it is impossible to confidently interpret them because we might deal with a group of morphologically similar species. At the White Sea, the intermediate hosts of *P. alveatum* were identified as *Peringia ulvae* (Kulachkova, 1954; Zelikman, 1966; Chubrik, 1966). In North America, this species is supposedly hosted by *S. salsa* (Stunkard, 1967). *Cercaria* Notocotylidae sp. no. 11 Deblock, 1980 from *E. ventrosa* in the Mediterranean may represent this species, too (Deblock, 1980).

Definitive hosts are *Somateria mollissima* (our data) and many other species of anatids (Filimonova, 1985); type host is unclear.

Molecular references OP942355 (28S rDNA) and OP942346 (ITS1). Sequence of the D2 domain of the 28S rDNA does not ensure reliable distinction from the species Notocotylidae gen. sp. 2 WSM (see below).

Notocotylidae gen. sp. 3 WSI (Fig. 2D)

We found cercariae of Imbricata morphotype measuring $350\text{--}409 \times 168\text{--}220$ (body), $380\text{--}415 \times 38\text{--}50$ (tail); $31\text{--}35 \times 33\text{--}37$ (oral sucker) uniquely in *Peringia ulvae* (our unpublished data). We matched them by molecular genetic data to (1) maritae from *A. platyrhynchos* that comply with the diagnosis of *P. anatis*; and (2) a GenBank sequence for the marita from a wader *Tringa erythropus* Pallas, 1764 (Charadriiformes) from Kherson

Region, Ukraine (Tkach et al., 2001) that is also named *P. anatis*. However, there is genetic divergence between the *P. anatis* from *E. ventrosa* (described above) and this species.

The morphological distinction between Notocotylidae gen. sp. 3 WSI and *P. anatis* is scarce, but it appears that the former might have larger cercariae.

Molecular references OP942358 (28S rDNA) and OP942350 (ITS1).

Notocotylidae gen. sp. 2 WSM (no image available)

According to our unpublished data, the body of cercariae is 265×152 ; their tail is 344×36 ; and the oral sucker is 36×35 . Cercariae are of Monostomi morphotype and very similar to those of *P. alveatum*, but appear genetically distinct from them. Both *E. ventrosa* and *P. ulvae* serve as the first intermediate hosts.

We found maritae in *S. mollissima* from the White Sea that matched these cercariae genetically; this material was not sufficient for species identification or morphological description.

Molecular references OP942361 (28S rDNA) and OP942349 (ITS1). Sequence of the D2 domain of the 28S rDNA does not ensure reliable distinction from the species *P. alveatum* (see above).

Notocotylidae gen. sp. 5 WSM (no image available)

One *Peringia ulvae* mollusc from Krasnyi Island (White Sea, Kandalaksha Bay) was infected with Notocotylidae that had Monostomi cercariae, but were genetically distinct from *P. alveatum*. As for now, this species is delineated only based on molecular data; no matching maritae have been found. Notocotylidae gen. sp. 5 WS appears as a sister species to *P. alveatum*.

Cercariae of Monostomi morphotype from *P. ulvae* were described in the life cycle of *Catatropis lagunae* Bayssade-Dufour et al., 1996 in France. This is the only prior record that may potentially refer to the same species.

Molecular references OP942360 (28S rDNA) and OP942352 (ITS1).

Notocotylidae gen. sp. 4 WSY (no image available)

In March 2018 and 2019 we collected two *P. ulvae* molluscs shedding notocotylid cercariae with Yenchingensis morphotype in the Sukhaya Salma inlet at the White Sea. The definitive host is unknown. The putative species is suspected based on molecular data. It appears as a sister species to *Catatropis onobae* Gonchar, Galaktionov, 2021.

Molecular references OP942359 (28S rDNA) and OP942353 (ITS1).

***Littorina* spp.**

Tristriata anatis Belopolskaja, 1953 (Fig. 2E)

(From Gonchar, Galaktionov, 2017) There may be up to a thousand rediae in one mollusc (Fig. 1A), they differ in size depending on their age, roughly from 300 to 1800 in length. Cercariae are of Monostomi morphotype, their body size is $315\text{--}510$ (425) \times $165\text{--}270$ (230), the tail is $315\text{--}488$ (408) \times $37\text{--}83$ (62), and the oral sucker is $45\text{--}60$ (55). The secrete of the cystogenous glands in rod-shaped.

We found *T. anatis* in three species of *Littorina*: *L. saxatilis*, *L. obtusata* and (in the Sea of Okhotsk) *Littorina sitkana* Philippi, 1846.

The species is found across a large geographic range: in the North Pacific (Sea of Okhotsk) and North Atlantic (Barents Sea, Celtic Sea, Iceland) (Gonchar, Galaktionov, 2020).

Definitive hosts are *S. mollissima*, *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758), *Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758) and *A. platyrhynchos*.

Molecular references KX833042 (28S rDNA) and KX833023 (ITS1).

Notocotylidae gen. sp. 6 WSY (Fig. 2F)

We found notocotylid cercariae with Yenchingensis morphotype in *L. saxatilis* in Kem-ludy Archipelago (White Sea, Kandalaksha Bay, Chupa Inlet) and in Roscoff (the English Channel). Few photographs are available, and when measured from a photo, the cercarial body is 194×99 , the tail is 146×18 , and the oral sucker is 29. The corresponding maritae and the definitive host are unknown. We consider this an independent species based on the molecular genetic data.

Yenchingensis cercariae from *L. obtusata* and *L. littorea* in Roscoff were called *Cercaria lebouri* (Stunkard, 1932). Later accounts of supposedly the same cercariae were from *L. littorea* (e.g. Werding, 1969) and *L. saxatilis* (e.g. James, 1969). The experimental infection study revealed that *Cercaria lebouri* from *L. littorea* correspond to the maritae identified as *Paramonostomum chabaudi* van Strydonck 1965 (Evans et al., 1997). This leaves a question on a specific identity of Yenchingensis cercariae from the representatives of the subgenus *Neritrema* – both *L. saxatilis* and *L. obtusata*: do they also belong to *P. chabaudi* or to some different species? And are our Yenchingensis isolates from *L. saxatilis* at the White Sea conspecific to those from the British Isles (James, 1969)?

Molecular references OP942356 (28S rDNA) and OP942351 (ITS1).

Parapronocephalum symmetricum Belopolskaja, 1952 (Fig. 2G)

(Based on the description from James, 1969). Rediae and cercariae are found in the visceral haemocoel. There is a single first ($410\text{--}750 \times 120\text{--}350$) and six to ten second ($600\text{--}900 \times 290\text{--}580$) generation rediae, their pharynx is 50–70 in diameter. The body of the fully-developed cercariae is $710\text{--}720 \times 280\text{--}300$, their oral sucker is 140–145, the tail is stumpy and measures just 100. They have a collar that is 300–305 wide. Cercariae migrate towards the stomach and encyst there in the haemocoel lining. The cysts are oval, $380\text{--}400 \times 250\text{--}280$.

We found *L. obtusata* infected with *P. symmetricum* in Kem-ludy Archipelago, Chupa Inlet, White Sea; and also detected it in the Eastern Murman. The species was originally described from *L. saxatilis* in the Seven Islands Archipelago, Barents Sea (Belopolskaja, 1952). It was later recorded, also in *L. saxatilis*, on the British Isles (Celtic Sea – Bristol Channel (James, 1969) and Isles of Scilly (Newell, 1986); the North Channel – St Mary's Portavogie harbour (Matthews et al., 1985) and Belfast Lough (Irwin et al., 1989)). Accounts in Iceland are from both *L. saxatilis* and *L. obtusata* (Skírnisson, Galaktionov, 2002).

In a study covering the extended region in the north of Europe, *P. symmetricum* was found in both *L. saxatilis* and *L. obtusata* in the west (Trøms, Finnmark and Western Murman), only in *L. saxatilis* on the Eastern Murman coast and only in *L. obtusata* in the White Sea (Galaktionov, Bustnes, 1996).

Type hosts are *Calidris maritima* (Brünnich, 1764). Adult worms also bear a collar and resemble the metacercariae from the periwinkles, but reach larger size.

Molecular references OP942357 (28S rDNA) and OP942348 (ITS1).

Onoba aculeus

Catatropis onobae Gonchar, Galaktionov, 2021 (Fig. 2H)

(From Gonchar, Galaktionov, 2021) The rediae measure 218–800 (492) × 106–234 (174), the pharynx is 31–49 (43) × 31–44 (37). In ethanol-fixed cercariae, body size is 243–361 (300) × 118–180 (145); tail is 322–588 (463) × 33–48 (41); oral sucker is 27–40 × 30–43. In living cercariae, body size is 248–379 (297) × 163–215 (181). The morphotype is Yenchingensis, MCD contain excretory granules 1.45–2.28 (1.86, $n = 38$) in diameter; 1–2 granules are in a row across main excretory ducts. Secretory granules in cystogenous glands uniform.

O. aculeus infected with *C. onobae* occur in Kem-ludy Archipelago, Chupa Bay, White Sea; Dalniye Zelentsy, Barents Sea; and Gróttá, Grindavík (Iceland). In the same regions, notocotylids (probably also belonging to *C. onobae*) had been registered in *O. aculeus* before the species was described (Chubrik, 1966; Gorbushin, Levakin, 1999; Galaktionov, Skírnisson, 2000; Skírnisson, Galaktionov, 2002).

Definitive (and type) hosts are common eiders *S. mollissima*, *maritae* are morphologically indistinguishable from those of at least several other species: *C. verrucosa* (Frölich, 1789) Odhner, 1905, *Pseudocatatropis joyeuxi* Kanev and Vasiliev, 1986, and *P. dvoryadkini* Izraïlskaia, Besprozvannykh, Tatonova et al., 2019.

Molecular references MN963021 (28S rDNA) and MN962974 (ITS1).

CONCLUSIONS

We have shown that the diversity of Notocotylidae infecting intertidal gastropods at the White and Barents Seas was highly underestimated. The current total of eleven species may also not be the final number, but probably is close to reality, considering the sampling effort. The non-genetic discriminating features for these species are limited, but future research may discover more of these. Particularly intriguing is the specificity of Notocotylidae to their intermediate host. Now there seem to be examples of both strict (one species of gastropods) and relaxed (members of several families within one superfamily) specificity. This issue also requires further studies. Moreover, the definitive hosts and *maritae* are yet well-defined for just five species out of 11.

Overall, if similar trends are found in other regions, the family Notocotylidae will likely grow following integrative taxonomy research. This will also lead to better understanding their evolution, and contribute to the development of evolutionary concepts for the whole Digenea.

ACKNOWLEDGEMENTS

The sampling during the cruises to the Pechora Sea and the molecular genetic studies were funded by the Russian Science Foundation project no. 18-14-00170. Fieldwork at the White Sea Biological Station “Kartesh” of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (ZIN RAS) was funded by the research program of ZIN RAS (project no. 122031100260-0). Part of the material was collected at the Educational and Research Station “Belomorskaia” of St Petersburg University (SPbU).

REFERENCES

- Bayssade-Dufour C., Jouet D., Rudolfova J., Horák P., Ferté H. 2000. Seasonal morphological variations in bird schistosomes. *Parasite* 13: 205–214. <https://doi.org/10.1051/parasite/2006133205>
- Belopolskaja M.M. 1952. Parasite fauna of marine waterfowl. *Uchenie Zapiski Leningradskogo Universiteta* 141: 127–180. [in Russian].
- Berger V.Y., Gorbushin A.M. 2001. Tolerance and resistance in gastropod mollusks *Hydrobia ulvae* and *H. ventrosa* from the White Sea to abiotic environmental factors. *Russian Journal of Marine Biology* 27 (5): 314–319. <https://doi.org/10.1023/A:1012556715584>
- Chubrik G.K. 1966. Fauna and ecology of trematode larvae from molluscs in the Barents and White Seas. *Trudy Murmanskogo Morskogo Biologicheskogo Instituta* 10 (14): 78–166. [in Russian].
- Costa D., Sotelo G., Kaliontzopoulou A., Carvalho J., Butlin R., Hollander J., Faria R. 2020. Hybridization patterns between two marine snails, *Littorina fabalis* and *L. obtusata*. *Ecology and evolution* 10 (3): 1158–1179. <https://doi.org/10.1002/ece3.5943>
- Davis G.M., Mazurkiewicz M., Mandracchia M. 1982. *Spurwinkia*: morphology, systematics, and ecology of a new genus of North American marshland Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 134: 143–177.
- Deblock S. 1980. Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques *Hydrobia* (Prosobranchia) des côtes de France. *Parassitologia* 22: 1–105. [in French].
- Evans D.W., Irwin S.W.B., Fitzpatrick S.M. 1997. Metacercarial encystment and in vivo cultivation of *Cercaria lebouri* Stunkard 1932 (Digenea: Notocotylidae) to adults identified as *Paramonostomum chabaudi* van Strydonck 1965. *International Journal for Parasitology* 27 (11): 1299–1304. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(97\)00102-1](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(97)00102-1)
- Falniowski A. 2018. Species distinction and speciation in hydrobioid gastropods (Mollusca: Caenogastropoda: Truncatelloidea). *Archives of Zoological Studies* 1: 003. <https://doi.org/10.24966/AZS-7779/100003>
- Filimonova L.V. 1985. Trematodes of the USSR Fauna. Notocotylids. Moscow, Nauka, 128 pp. [in Russian].
- Galaktionov K., Bustnes J.O. 1996. Diversity and prevalence of seabird parasites in intertidal zones of the southern Barents Sea coast. NINA-NIKU Project report 04: 1–27.
- Galaktionov K., Skirnisson K. 2000. Digeneans from intertidal molluscs of SW Iceland. *Systematic Parasitology* 47: 87–101. <https://doi.org/10.1023/A:1006426117264>
- Galaktionov K.V., Solovyeva A.I., Miroljubov A. 2021. Elucidation of *Himasthla leptosoma* (Creplin, 1829) Dietz, 1909 (Digenea, Himasthliidae) life cycle with insights into species composition of the north Atlantic *Himasthla* associated with periwinkles *Littorina* spp. *Parasitology Research* 120 (5): 1649–1668. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07117-8>
- Galaktionov K.V., Solovyeva A.I., Blakeslee A.M., Skirnisson K. 2022. Overview of renicolid digeneans (Digenea, Renicolidae) from marine gulls of northern Holarctic with remarks on their species statuses, phylogeny and phylogeography. *Parasitology*: 1–72. <https://doi.org/10.1017/S0031182022001500>
- Garkavi B.L. 1968. Life cycles of *Paramonostomum pseudoalveatum* Price, 1931 and *Paramonostomum anatis* Garkawi, 1965 (Trematoda, Notocotylidae). In: Gagarin et al. (eds), *The Helminths of humans, animals and plants, and ways of fighting them*. Moscow, Nauka, 140–145. [in Russian].

- Golikov A.N. 1987. Class Gastropoda. In: Ya.I. Starobogatov, A.D. Naumov (eds). Molluscs of the White Sea. Leningrad, Nauka, 41–148. [in Russian].
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2016. Substratum preferences in two notocotyloid (Digenea, Notocotylidae) cercariae from *Hydrobia ventrosa* at the White Sea. *Journal of Sea Research* 113: 115–118. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.07.006>
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2017. Life cycle and biology of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae): morphological and molecular approaches. *Parasitology Research* 116: 45–59. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5260-6>
- Gonchar A., Jouet D., Skirnisson K., Krupenko D., Galaktionov K.V. 2019. Transatlantic discovery of *Notocotylus atlanticus* (Digenea: Notocotylidae) thanks to life cycle data. *Parasitology Research* 118: 1445–1456. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06297-8>
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2020. New data support phylogeographic patterns in a marine parasite *Tristriata anatis* Digenea: Notocotylidae. *Journal of Helminthology* 94: e79. doi: 10.1017/S0022149X19000786
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2021. It is marine: Distinguishing a new species of *Catatropis* (Digenea: Notocotylidae) from its freshwater twin. *Parasitology* 148 (1): 74–83. <https://doi.org/10.1017/S0031182020001808>
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2022. The Pacific *Notocotylus atlanticus* (Digenea: Notocotylidae). *Parasitology International* 88: 102559. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2022.102559>
- Gorbushin A.M. 1992. On species composition of molluscs from the genus *Hydrobia* (Gastropoda, Prosobranchia) in the White Sea. *Zoologicheskii Zhurnal* 71 (9): 47–56. [in Russian].
- Gorbushin A.M. 1995. Features of ecology and biology of *Hydrobia ulvae* and *H. ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia) at the White Sea: PhD Thesis. St Petersburg, 141 pp. [in Russian].
- Gorbushin A.M., Levakin I.A. 1999. The effect of trematode parthenitae on the growth of *Onoba aculeus*, *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79 (2): 273–280. <https://doi.org/10.1017/S0025315498000307>
- Granovitch A.I., Maximovich A.N., Avanesyan A.V., Starunova Z.I., Mikhailova N.A. 2013. Micro-spatial distribution of two sibling periwinkle species across the intertidal indicates hybridization. *Genetica* 141 (7): 293–301. <https://doi.org/10.1007/s10709-013-9728-3>
- Granovitch A.I., Mikhailova N.A., Znamenskaya O., Petrova Y.A. 2004. Species complex of mollusks of the genus *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) from the eastern Murman coast. *Zoologicheskii Zhurnal* 83 (11): 1305–1316. [in Russian].
- Irwin S.W.B., McShane G., Saville D.H. 1989. A study of metacercarial excystment in *Paraprionoecephalum symmetricum* (Trematoda: Notocotylidae). *Parasitology Research* 76 (1): 45–49. <https://doi.org/10.1007/BF00931071>
- James B.L. 1969. The Digenea of the intertidal prosobranch, *Littorina saxatilis* (Oliv). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 7 (1): 273–316. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1969.tb00862.x>
- Kremnev G., Gonchar A., Krapivin V., Knyazeva O., Krupenko D. 2020. First elucidation of the life cycle in the family Brachycladiidae (Digenea), parasites of marine mammals. *International Journal for Parasitology* 50 (12): 997–1009. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.05.011>
- Krupenko D., Gonchar A. 2017. Musculature arrangement and locomotion in notocotyloid cercariae (Digenea: Notocotylidae) from mud snail *Ecrobia ventrosa*. *Parasitology International* 66: 262–271. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2017.02.002>
- Krupenko D., Kremnev G., Gonchar A., Uryadova A., Miroliubov A., Krapivin V., Gubler A., Knyazeva O. 2022. Species complexes and life cycles of digenetic trematodes from the family Derogenidae. *Parasitology* 149 (12): 1590–1606. <https://doi.org/10.1017/S003118202200110X>
- Krupenko D., Uryadova A., Gonchar A., Kremnev G., Krapivin V. 2020. New data on life cycles for three species of Fellodistomidae (Digenea) in the White Sea. *Journal of Helminthology* 94: e158. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000383>

- Kulachkova V.G. 1954. Life cycle and pathogenic significance of the common eider's trematode *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846). Transactions of the General and Theme Conferences of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences 4: 118–122. [in Russian].
- Loskutova Z.I., Granovitch A.I. 2006. Ecological structure of *Onoba aculeus* (Gould, 1841) population in the White Sea. Biological Communications 4: 33–39.
- Luton K., Walker D., Blair D. 1992. Comparisons of ribosomal internal transcribed spacers from two congeneric species of flukes (Platyhelminthes: Trematoda: Digenea). Molecular and Biochemical Parasitology 56: 323–327. [https://doi.org/10.1016/0166-6851\(92\)90181-I](https://doi.org/10.1016/0166-6851(92)90181-I)
- Maltseva A.L., Varfolomeeva M.A., Ayanka R.V., Gafarova E.R., Repkin E.A., Pavlova P.A., Shavarda A.L., Mikhailova N.A., Granovitch A.I. 2021a. Linking ecology, morphology, and metabolism: Niche differentiation in sympatric populations of closely related species of the genus *Littorina* (Neritrema). Ecology and Evolution 11 (16): 11134–11154. <https://doi.org/10.1002/ece3.7901>
- Maltseva A.L., Varfolomeeva M.A., Lobov A.A., Tikanova P.O., Repkin E.A., Babkina I.Y., Panova M., Mikhailova N.A., Granovitch A.I. 2021b. Premating barriers in young sympatric snail species. Scientific Reports 11 (1): 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84407-2>
- Matthews P.M., Montgomery W.I., Hanna R.E.B. 1985. Infestation of littorinids by larval Digenea around a small fishing port. Parasitology 9 (2): 277–287. <https://doi.org/10.1017/S0031182000050988>
- Matveeva T.A. 1974. Ecology and life cycles of the common species of gastropods from Barents and White Seas. Explorations of the Fauna of the Seas 13 (21): 65–190. [in Russian].
- Mikhailova N.A., Gracheva Y.A., Backeljau T., Granovitch A.I. 2009. A potential species-specific molecular marker suggests interspecific hybridization between sibling species *Littorina arcana* and *L. saxatilis* (Mollusca, Caenogastropoda) in natural populations. Genetica 137 (3): 333–340. <https://doi.org/10.1007/s10709-009-9397-4>
- Muus B.J. 1963. Some Danish Hydrobiidae with the description of a new species, *Hydrobia neglecta*. Journal of Molluscan Studies 35 (4): 131–138. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064910>
- Nekhaev I.O., Deart Y.V., Lubin P.A. 2014. Molluscs of the genus *Onoba* H. Adams et A. Adams, 1852 from the Barents Sea and adjacent waters (Gastropoda: Rissoidae). Proceedings of the Zoological Institute RAS 318 (3): 268–279. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2014.318.3.268>
- Newell C.R. 1986. The marine fauna and flora of the Isles of Scilly: some marine digeneans from invertebrate hosts. Journal of Natural History 20 (1): 71–77. <https://doi.org/10.1080/00222938600770071>
- Podlipaev S.A. 1979. Trematode parthenitae and larvae in the intertidal molluscs of the eastern Murman. In: Poljanskiy G.I. (ed) Ecological and experimental parasitology. Leningrad, Leningrad University Press, vol. 2, 47–101. [in Russian].
- Reid D.G. 1996. Systematics and evolution of *Littorina*. Vol. 164. London, the Ray Society, 463 pp.
- Reid D.G., Dyal P., Williams S.T. 2012. A global molecular phylogeny of 147 periwinkle species (Gastropoda, Littorininae). Zoologica Scripta 41 (2): 125–136. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00505.x>
- Rothschild M. 1938. Notes on the classification of cercariae of the superfamily Notocotyloidea (Trematoda), with special reference to the excretory system. Novitates Zoologicae 61 (2): 75–83.
- Schneider C. A., Rasband, W. S., Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature methods 9 (7): 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Skirnisson K., Galaktionov K.V. 2002. Life cycles and transmission patterns of seabird digeneans in SW Iceland. Sarsia 87 (2): 144–151. <https://doi.org/10.1080/003648202320205229>
- Stunkard H.W. 1930. The life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin), with notes on the physiology of the metacercariae. Journal of Morphology 50 (1): 143–191.
- Stunkard H.W. 1932. Some larval trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistere. Parasitology 24 (3): 321–343. <https://doi.org/10.1017/S0031182000020746>
- Stunkard H.W. 1966. The morphology and life-history of *Notocotylus atlanticus* n. sp., a digenetic trematode of eider ducks, *Somateria mollissima*, and the designation, *Notocotylus duboisi* nom. nov., for *Notocotylus imbricatus* (Looss, 1893) Szidat, 1935. The Biological Bulletin 131: 501–515. <https://doi.org/10.2307/1539989>

- Stunkard H.W. 1967. Studies on the trematode genus *Paramonostomum* Luhe, 1909 (Digenea: Notocotylidae). The Biological Bulletin 132 (1): 133–145. <https://doi.org/10.2307/1539883>
- Tkach V.V., Pawlowski J., Mariaux J., Swiderski Z., Littlewood D.T., Bray R.A. 2001. Molecular phylogeny of the suborder Plagiorchiata and its position in the system of Digenea. In: Littlewood D.T.J., Bray R.A. (eds) Interrelationships of the Platyhelminthes. London and New York, Taylor & Francis, 186–193.
- Vân Le H.L., Lecointre G., Perasso R. 1993. A 28S rRNA-based phylogeny of the gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. Molecular Phylogenetics and Evolution 2: 31–51. <https://doi.org/10.1006/mpev.1993.1005>
- Vandendorpe J., van Baak C.G., Stelbrink B., Delicado D., Albrecht C., Wilke T. 2019. Historical faunal exchange between the Pontocaspian Basin and North America. Ecology and Evolution 9 (18): 10816–10827. <https://doi.org/10.1002/ece3.5602>
- Werding B. 1969. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. Marine Biology 3 (4): 306–333. [in German]. <https://doi.org/10.1007/BF0069886>
- Wilke T., Davis G.M. 2000. Intraspecific mitochondrial sequence diversity in *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa* (Hydrobiidae: Rissooidea: Gastropoda): do their different life histories affect biogeographic patterns and gene flow? Biological Journal of the Linnean Society 70 (1): 89–105. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00202.x>
- Wilke T., Davis G.M., Falniowski A., Giusti F., Bodon M., Szarowska M. 2001. Molecular systematics of Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda: Rissooidea): testing monophyly and phylogenetic relationships. Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia 151 (1): 1–21. [https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2001\)151\[0001:MSOHMG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2001)151[0001:MSOHMG]2.0.CO;2)
- WoRMS Editorial Board. 2022. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed on 2022-12-10. <https://doi.org/10.14284/170>
- Zelikman E.A. 1966. Some ecological and parasitological interconnections in the littoral zone of the northern part of the Kandalaksha gulf. Trudy Murmanskogo Morskogo Biologicheskogo Instituta 10 (14): 7–77. [in Russian].

ВИДОВОЙ СОСТАВ NOTOCOTYLIDAE (DIGENEA) В ЛИТОРАЛЬНЫХ ГАСТРОПОДАХ НА БЕЛОМ И БАРЕНЦЕВОМ МОРЯХ

А. Г. Гончар, К. В. Галактионов

Ключевые слова: нотокотилиды, трематоды, церкарии, редии, промежуточные хозяева, ДНК-баркоды

РЕЗЮМЕ

Как показали недавние исследования, фауна трематод в брюхоногих моллюсках на Белом и Баренцевом морях характеризуется большим видовым богатством, чем предполагалось ранее. Эти данные, опубликованные в сериях статей, мы предлагаем обобщить в форме, удобной для практического использования. В данной работе мы объединили сведения об 11 видах из сем. Notocotylidae, которых мы обнаружили в литоральных моллюсках *Ecrobia ventrosa*, *Peringia ulvae*, *Littorina* spp. и *Onoba aculeus*. Мы приводим размеры и краткие описания редий и церкарий, известный спектр хозяев и географическое распространение, хотя для некоторых видов информация пока неполная. Мы также ссылаемся на последовательности ДНК из базы данных GenBank, которые могут послужить для идентификации видов – включая несколько новых последовательностей. Для удобства использования мы предвараем список видов нотокотилид советами по идентификации моллюсков-хозяев и проведению основных полевых и лабораторных процедур.

УДК 576.895.122

ОБНАРУЖЕНИЕ В МОЛЛЮСКЕ *SUCCINEA PUTRIS* СПОРОЦИСТЫ РОДА *LEUCOCHLORIDIUM* НЕОБЫЧНОЙ ОКРАСКИ

© 2022 г. Р. Р. Усманова^{а,*}, Е. Е. Прохорова^а

^аРоссийский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена,
Лаборатория экспериментальной зоологии, кафедра зоологии и генетики,
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

* e-mail: rregina.usmanova@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 27.11.2022 г.

На территории Бокситогорского района Ленинградской области (Россия) в моллюске *Succinea putris* L., 1758 обнаружена спороциста *Leucochloridium* sp. со зрелым окрашенным отростком. Показано, что пигментация отростка отличается от таковой спороцист других видов рода *Leucochloridium* Carus, 1835, ранее описанных на территории Европы. Наиболее близкими по окраске к отросткам найденной спороцисты оказались партениты с территории Японии. Проведено генотипирование обнаруженной спороцисты по фрагментам рДНК (полные ITS1, ITS2, 5.8S и частичные 18S и 28S нуклеотидные последовательности). Генетические дистанции между исследуемой спороцистой и представителями ранее описанных видов рода *Leucochloridium* в большинстве случаев превышают средние внутривидовые. Это, а также данные морфологического анализа, могут свидетельствовать о принадлежности обнаруженной спороцисты к самостоятельному, ранее не описанному в Европе виду рода *Leucochloridium*.

Ключевые слова: трематоды, *Leucochloridium*, рДНК, генотипирование, окраска отростков спороцист, *Succinea putris*

DOI: 10.31857/S0031184722060023; **EDN:** FHOEXO

Определение трематод, как правило, осуществляется по таким стадиям развития, как мариты и церкарии. Однако строение партенит трематод рода *Leucochloridium* Carus, 1835 (Trematoda, Leucochloridiidae) позволяет проводить видовую идентификацию по спороцистам. Спороцисты разных видов этого рода различаются формой и окраской зрелых отростков (см.: Гинецинская, 1968). Валидность этих морфологических признаков была подтверждена молекулярно-генетическими методами (Casey et al., 2003; Zhukova et al., 2014; Ataev et al., 2016).

В результате многолетнего (с 2008 г.) анализа зараженности моллюсков *Succinea putris* L., 1758 (Gastropoda, Succineidae) на территории европейской части России и Белоруссии нами были выявлены три вида трематод рода *Leucochloridium*: *L. paradoxum* Carus, 1835, *L. vogtianum* Baudon, 1881 и *L. perturbatum* Pojmanska, 1969.

Наиболее часто встречаются спороцисты вида *L. paradoxum*, отличающиеся зеленой окраской отростков. При этом отмечается определенная вариабельность рисунка окраски (Усманова, 2021).

В 2017 г. в Бокситогорском районе Ленинградской области была обнаружена спороциста со зрелым отростком, также окрашенным в зеленый цвет, но характер пигментации заметно отличался от ранее описанных нами и другими авторами для *L. paradoxum* на территории Европы (Гинецинская, 1953; Heckert, 1889; Casey et al., 2003; Ataev et al., 2016). В то же время, окраска отростка оказалась близка видам *Leucochloridium* spp. из Японии (Nakao et al., 2019; Ohari et al., 2019). Для определения видовой принадлежности найденной спороцисты было проведено молекулярно-генетическое исследование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *Succinea putris*, зараженные спороцистами *Leucochloridium* sp. и *L. paradoxum*, были обнаружены на территории Ленинградской области (59°28'36.6 N, 33°48'21.0 E). Спороциста *L. paradoxum* была идентифицирована ранее по морфологическим признакам, а также генотипирована по фрагменту митохондриального гена I субъединицы цитохром с-оксидазы (GenBank MZ676717.2) (Усманова и др., 2021). Анализ окраски отростков спороцист проводили с использованием стереомикроскопа Leica M165C и фотокамеры Leica DFC290. Спороцисты *Leucochloridium* sp., извлеченную из моллюска, хранили при температуре – 80°C. ДНК выделяли при помощи коммерческого набора ДНК-сорб-С-М (cat. № K1-6-50-Mod) (АмплиСенс, Россия) согласно инструкции производителя. Генотипирование спороцисты осуществляли по участку рДНК, включающему полные ITS1, ITS2, 5.8S и частичные 18S и 28S нуклеотидные последовательности рДНК. Для ПЦР были использованы три пары специфических праймеров Br – dig11 (Tkach et al., 2000), dig12 – 1500R (Tkach et al., 2003) и RiboN_F – L2 (Zhukova et al., 2014). Праймер RiboN_F был сконструирован при помощи программы Primer 3 (Untergasser et al., 2012) с использованием нуклеотидной последовательности *L. paradoxum* (GenBank, KP938187.1). ПЦР проводили с использованием TaqDNA полимеразы (cat. № EP0401) (ThermoFisher Scientific, Литва) по описанному ранее протоколу (Prokhorova et al., 2020) с температурами отжига 54.7, 56.0 и 64.0°C соответственно. Выделение ПЦР-продуктов из агарозного геля и их очистку производили при помощи коммерческого набора Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System (cat. № A9281) (Promega, США) согласно инструкции производителя. Секвенирование по Сэнгеру осуществляли в коммерческой организации ООО «Синтол».

Анализ секвеннограмм, сборку и выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с помощью программ BioEdit v. 7.2.5 (Hall, 1999) и MEGA v. 10.2.4 (Kumar et al., 2018).

Для подсчета генетических расстояний (p-distance) использовали MEGA v. 10.2.4 (Kumar et al., 2018). Математическая модель для расчета генетических дистанций при построении филогенетических реконструкций была выбрана с использованием критерия Акаике и Байесовского информационного критерия в jModelTest v. 2.1.7 software (Darrriba et al., 2012). Для

филогенетических реконструкций по ITS1-5.8S-ITS2 участку рДНК была использована двухпараметрическая модель Джукса-Кантора (Jukes, Cantor, 1969). Филогенетические реконструкции с использованием метода максимального правдоподобия (ML) проводили в программе MEGA v. 7.0 (Kumar et al., 2016). Бутстреп-поддержка для деревьев, построенных методом ML, была посчитана на основе 1000 реплик (Felsenstein, 1985). Байесовский анализ (BI) проводили в программе BEAST v. 2.5 (Bouckaert et al., 2019) с одновременным запуском четырёх цепей в 10 млн поколений с отбором каждого 1000-го. Достоверность топологии BI-деревьев оценивали по рассчитанной величине апостериорной вероятности. Для визуализации филогенетических деревьев, сгенерированных с помощью программы TreeAnnotator 1.7.5, использовали программу FigTree 1.4.0 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>). Номера использованных нуклеотидных последовательностей из GenBank представлены на филогенетических деревьях. Для подсчёта внутривидовых генетических дистанций использовали последовательности *L. paradoxum* (KP938187.1, LC466801.1, MH101511.1, KP903688.1, JF346883.1, JF274482.1, KP903686.1, KP903685.1, KP903686.1, JN639012.1, MK377352.1), *L. perturbatum* (LC466802.1, KP938186.1, KP903687.1, MK377349.1, MK377351.1, JF331664.1) и *L. vogtianum* (KU351661.1, KP903691.1, KP903689.1, KP903690.1) из GenBank.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ

Основным морфологическим признаком для видовой идентификации спороцист трематод рода *Leucochloridium* является форма и окраска зрелых отростков (Гинецинская, 1953; Casey et al., 2003; Ataev et al., 2016). У изучаемой спороцисты обнаружены молодой (неокрашенный) и зрелый (окрашенный) отростки (рис. 1А).

Дистальный участок зрелого отростка окрашен в коричневый цвет. Далее, на коричнево-зелёном фоне видны темные бугорки и две поперечные белые полосы. Ниже выделяется участок, где на белом фоне мозаично расположены зелёные квадраты. За этим участком хорошо заметна прерывистая полоса коричневого цвета. Остальная часть отростка окрашена в жёлтый цвет. Покровы спороцисты образуют здесь кольцевые складки, окрашенные прерывистыми коричневыми полосками.

Ранее на территории Европы спороцисты с отростками вышеописанного типа окраски не регистрировались. Наиболее близкими по характеру пигментации являются спороцисты *L. paradoxum* (Гинецинская, 1953; Усманова, 2021; Heckert, 1889; Mönnig, 1922; Bakke, 1980; Casey et al., 2003; Ataev et al., 2016 и др.), у которых в окраске преобладают зелёный и коричневый цвета (рис. 1В). Однако в окраске отростков спороцист *L. paradoxum* с территории Европы не отмечается наличие коричневой полосы после зелёного участка (рис. 1В). Кроме того, у отростков *L. paradoxum* проксимальная часть окрашена иначе (сплошные полосы на светлом фоне) и лишена кольцевой складчатости.

Из известных описаний отростков спороцист рода *Leucochloridium* наиболее близки по окраске к найденной в Бокситогорском районе спороцисты с территории Японии, которые были определены как виды *Leucochloridium* sp. (Ohari et al., 2019) и *L. paradoxum* (Nakao et al., 2019).

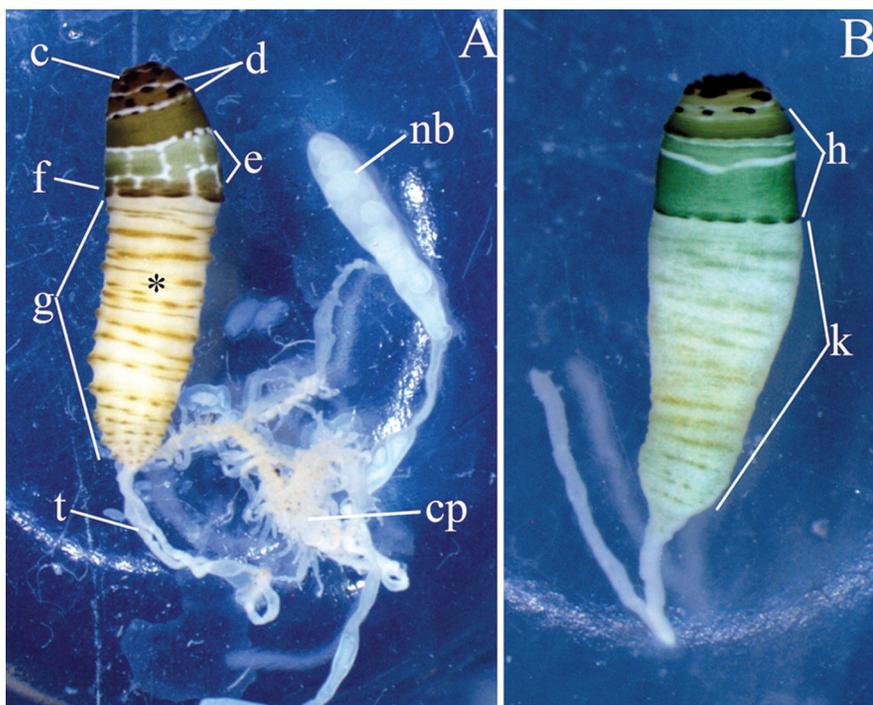


Рисунок 1. Спороцисты рода *Leucochloridium*: А – спороциста *Leucochloridium* sp., обнаруженная в моллюске *Succinea putris* (с – дистальный участок, окрашенный в коричневый цвет; d – поперечные белые полосы; e – участок белого цвета, на фоне которого мозаично расположены зелёные квадраты; f – прерывистая полоса коричневого цвета; g – часть отростка жёлтого цвета с характерными светло-коричневыми складками; ср – центральная часть спороцисты; nb – неокрашенный отросток; t – трубчатые участки. Звёздочка – окрашенный отросток); В – отросток *L. paradoxum* (h – зелёный участок; k – проксимальная часть отростка).

Figure 1. Sporocysts of *Leucochloridium* trematodes. А – sporocyst of *Leucochloridium* sp., found in *Succinea putris* snail (с – distal area of brown color; d – white transverse bands; e – white area with mosaically arranged green square blocks; f – brown dotted band; g – yellow-colored part of the broodsac with peculiar lightly brown folds; ср – central part of sporocyst's stolon; nb – non-colored broodsac; t – tube. Asterix – colored broodsac). В – broodsac of *L. paradoxum* (h – green area; k – proximal part of the broodsac).

Молекулярно-генетический анализ

В результате исследования обнаруженной спороцисты *Leucochloridium* sp. был получен участок рДНК протяженностью 1548 п. н. (GenBank, OP709269), включающий полные нуклеотидные последовательности ITS1, ITS2, 5.8S и частичные 18S и 28S.

На филогенетической реконструкции по фрагменту ITS1-5.8S-ITS2 рДНК (1279 п. н.) представители семейства Leucochloridiidae формируют одну кладу (рис. 2). Отдельные ветви образованы представителями родов *Urogonimus* Monticell, 1888 и *Urotocus* Looss, 1899, *Leucochloridium*. Исследуемая спороциста оказывается в одной группе с *L. paradoxum* из Японии, *Leucochloridium* sp. с о-ва Окинава, зелёной спороцистой из Европы и располагается ближе всего к *L. vogtianum*.

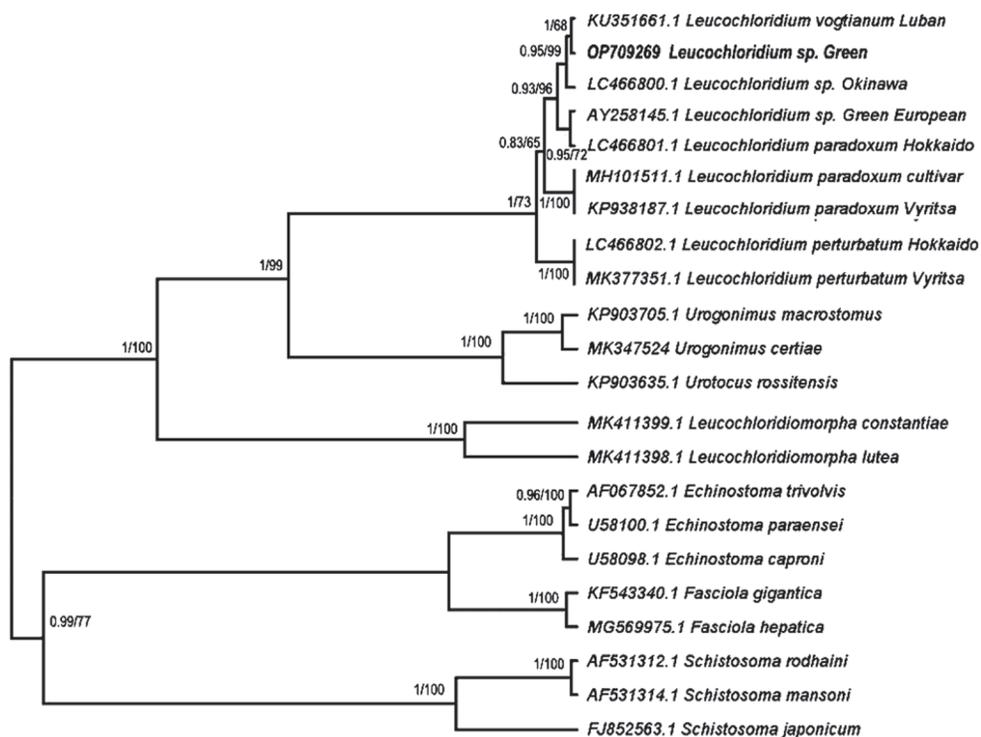


Рисунок 2. Байесовская филогенетическая реконструкция, выполненная по нуклеотидной последовательности ITS1-5.8S-ITS2 рДНК (1279 п. н.) с использованием модели Джукса-Кантора. Топология дерева совпадает с реконструкцией, полученной методом максимального правдоподобия. Указаны значения апостериорных вероятностей для ВІ и бутстрепные поддержки для 1000 реплик для ML. Указаны номера использованных последовательностей в GenBank.

Figure 2. The Bayesian phylogenetic reconstruction based on nucleotide sequences of ITS1-5.8S-ITS2 rDNA (1279 b. p.) with the use of Jukes and Cantor model. Tree obtained by the maximum likelihood method had the same topology. Number at the branch nodes indicates posterior probability for BI and percentage bootstrap support for 1000 replicates for ML. Numbers of used sequences from GenBank are shown.

Генетические дистанции по данному фрагменту генома между последовательностями, использованными для построения дерева (рис. 2), представлены в табл. 1. Для сравнения выявляемых между образцами различий были посчитаны средние внутривидовые генетические дистанции для представителей рода *Leucochloridium* (табл. 2). В анализе была использована последовательность меньшей длины, чем при построении дерева (рис. 2), которая, однако, позволила включить в выравнивание большее число образцов.

Средние генетические дистанции между исследуемой спороцистой и другими видами рода *Leucochloridium* по фрагменту ITS1-5.8S-ITS2 рДНК превышают среднюю внутривидовую дистанцию для представителей рода *Leucochloridium* (табл. 2).

Таблица 1. Генетические дистанции (p-distance) между представителями рода *Leucochloridium* по фрагменту ITS1-5.8S-ITS2 рДНК (1146 п. н.)

Table 1. Genetic distances (p-distance) between *Leucochloridium* trematodes by the ITS1-5.8S-ITS2 rDNA fragment (1146 b. p.)

| | Вид | <i>Leucochloridium</i> sp. OP709269 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|--|--|---------|---------|---------|---------|---------|
| 1 | <i>Leucochloridium</i> sp. Green European AY258145.1 | 0.01438 | | | | | |
| 2 | <i>Leucochloridium paradoxum</i> Europe KP938187.1, MH101511.1 | 0.04167 | 0.03820 | | | | |
| 3 | <i>Leucochloridium paradoxum</i> Hokkaido LC466801.1 | 0.01530 | 0.00278 | 0.03989 | | | |
| 4 | <i>Leucochloridium vogtianum</i> KU351661.1 | 0.00668 | 0.01918 | 0.04840 | 0.02199 | | |
| 5 | <i>Leucochloridium</i> sp. Okinawa LC466800.1 | 0.00769 | 0.01157 | 0.04086 | 0.01420 | 0.01442 | |
| 6 | <i>Leucochloridium perturbatum</i> LC466802.1 | 0.03693 | 0.03122 | 0.03400 | 0.03152 | 0.04369 | 0.03700 |

Таблица 2. Внутривидовые и межвидовые генетические дистанции (p-distance) для рода *Leucochloridium* по фрагменту ITS1-5.8S-ITS2 рДНК (946 п. н.)

Table 2. Intraspecific and interspecific genetic distances (p-distance) for *Leucochloridium* trematodes by the ITS1-5.8S-ITS2 rDNA fragment (946 b. p.)

| Показатель | <i>L. paradoxum</i> | <i>L. perturbatum</i> | <i>L. vogtianum</i> |
|---|---------------------|-----------------------|---------------------|
| Средняя внутривидовая p-distance | 0.01987 | 0.00762 | 0.00059 |
| Средняя внутривидовая p-distance для рода <i>Leucochloridium</i> | | 0.00936 | |
| Межвидовая p-distance с <i>L. paradoxum</i> | | 0.03329 | 0.02148 |
| Средняя межвидовая p-distance | | 0.02878 | |
| p-distance с <i>Leucochloridium</i> sp. OP709269 | 0.02118 | 0.03127 | 0.00029 |
| Средняя p-distance между <i>Leucochloridium</i> sp. OP709269 и другими видами рода <i>Leucochloridium</i> | | 0.01758 | |

Исключение составляют *L. vogtianum* и *Leucochloridium* sp. с о-ва Окинава: между последовательностями этих трематод и изучаемой трематоды генетическая дистанция меньше средней внутривидовой. Максимальные дистанции по данному участку между исследуемой спороцистой и видами *L. perturbatum* и *L. paradoxum* превышают средние межвидовые для рода.

В результате исследования была получена последовательность 28S рДНК небольшой длины (339 п. н.). Этот фрагмент генома является относительно консервативным: между разными видами рода *Leucochloridium* генетические дистанции по данному маркеру не превышают 0.009 (Nakao et al., 2019). Проведённый анализ позволил выявить единичные (1–4) замены в пределах данного участка (табл. 3). Наибольшие

различия наблюдаются между исследуемой спороцистой и *L. vogtianum*, наименьшие – между исследуемой спороцистой и *L. paradoxum* из Японии. Эти данные не согласуются с результатами анализа участка рДНК, включающего внутренние транскрибируемые спейсеры и 5.8S рДНК, что может объясняться консервативностью 28S, а также короткой длиной сравниваемого фрагмента.

Таблица 3. Количество замен в нуклеотидных последовательностях фрагмента 28S рДНК (339 п. н.) трематод рода *Leucochloridium*

Table 3. Number of differences in sequences of 28S rDNA fragment (339 b. p.) *Leucochloridium* trematodes. Line – the absence of differences

| Вид | <i>Leucochloridium</i> sp. OP709269 | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|--|---|---|---|---|
| 1 <i>Leucochloridium paradoxum</i> Europe KP938187.1, MH101511.1 | 1 | | | | |
| 2 <i>Leucochloridium paradoxum</i> Hokkaido LC466801.1 | – | 1 | | | |
| 3 <i>Leucochloridium perturbatum</i> LC466799.1 | 1 | – | 1 | | |
| 4 <i>Leucochloridium passeri</i> ON219927.1 | 1 | – | 1 | – | |
| 5 <i>Leucochloridium vogtianum</i> KU351661 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 |

Прочерк – отсутствие замен.

По результатам филогенетического анализа фрагмента ITS1-5.8S-ITS2 рДНК к обнаруженной спороцисте наиболее генетически близки *Leucochloridium* sp. с о-ва Окинава (Nakao et al., 2019) и *L. vogtianum*. Отростки данных спороцист значительно отличаются по морфологии (форме и/или окраске) от отростка исследуемой спороцисты. Партенита *L. paradoxum* из Японии (Nakao et al., 2019) похожа на обнаруженную нами по пигментации отростков, однако на филогенетической реконструкции оказывается на большем расстоянии, чем спороцисты с несхожей окраской отростков.

Полученные в ходе морфологического и молекулярно-генетического анализа данные могут свидетельствовать о высокой степени морфологической изменчивости какого-либо из известных видов или же о принадлежности обнаруженной спороцисты к самостоятельному виду рода *Leucochloridium*, не описанному ранее для Европейского региона. Последнее предположение мы считаем более вероятным, поскольку все генотипированные виды рода *Leucochloridium* характеризуются высокой внутривидовой консервативностью рДНК (Усманова и др., 2021; Zhukova et al., 2014; Heneberg, 2016) и в литературе не описаны случаи обнаружения у спороцист одного вида принципиально разных по окраске отростков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90012. Филогенетический анализ выполнен при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-54-15003 НЦНИ_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гинецинская Т.А. 1953. Значение окраски спороцист трематод рода *Leucochloridium* для диагностики вида. Доклады АН СССР 88 (1): 177–179. [Ginetsinskaya T.A. 1953. Znachenie okraski sporocist trematod roda *Leucochloridium* dlya diagnostiki vida. Doklady USSR Academy of Sciences 88: 177–179. (In Russian)].
- Гинецинская Т.А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Ленинград, СССР, Наука, 411 с. [Ginetsinskaya T.A. 1968. Trematodes, their life cycles, biology and evolution. Leningrad, USSR, Nauka, 411 pp. (in Russian)].
- Усманова Р.Р. 2021. Полиморфизм трематод *Leucochloridium paradoxum*. Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2021», Москва, Россия, 12–23 апреля 2021, 124781. [Usmanova R.R. 2021 Polimorfizm trematod *Leucochloridium paradoxum*. 28th International Scientific Conference for Undergraduate and Graduate Students and Young Scientists “Lomonosov”, Moscow, Russia, 12-23 april 2021, 124781 (in Russian)].
- Усманова Р.Р., Токмакова А.С., Лопатина О.Д., Прохорова Е.Е. 2021. Генетический полиморфизм трематод *Leucochloridium paradoxum* на территории Ленинградской области по фрагменту митохондриального гена *cox1*. Паразитология 55 (5): 355–361. <https://doi.org/10.31857/S003118472105001X>. [Usmanova R.R., Tokmakova A.S., Lopatina O.D., Prokhorova E.E. 2021. Geneticheskij polimorfizm trematod *Leucochloridium paradoxum* na territorii Leningradskoj oblasti po fragmentu mitohondrial'nogo gena *cox1*. Parazitologiya 55 (5): 355–361. <https://doi.org/10.31857/S003118472105001X>. (in Russian)].
- Ataev G.L., Zhukova A.A., Tokmakova A.S., Prokhorova E.E. 2016. Multiple infection of amber snails *Succinea putris* with sporocysts of *Leucochloridium* spp. (Trematoda). Parasitology Research 115 (8): 3203–3208. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5082-6>
- Bakke T.A. 1980. A revision of the family Leucochloridiidae Poche (Digenea) and studies on the morphology of *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835. Systematic Parasitology 1 (3): 189–202. <https://doi.org/10.1007/BF00009845>
- Bouckaert R., Vaughan T. G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kühnert D., De Maio N., Matschiner M., Fábio Mendes K.F., Müller F.N., Ogilvie H., du Plessis L., Poppinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard A.M., Wu C.-H., Xie D., Zhang C., Stadler T., Drummond J.A. 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. PLOS Computational Biology 15 (4): e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>
- Carus C. 1835. Beobachtungen über einen merkwürdigen Schöngefärbten Eingeweidewurm *Leucochloridium paradoxum* mihi und dessen parasitische Erzeugung in einer Landschnecke *Succinea amphibia* Drap., *Helix putris*. Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosum 17 (1): 85–100.
- Casey S.P., Bakke T.A., Harris P.D., Cable J. 2003. Use of ITS rDNA for discrimination of European green-and brown-banded sporocysts within the genus *Leucochloridium* Carus, 1835 (Digenea: Leucochloridiidae). Systematic Parasitology 56 (3): 163–168. <https://doi.org/10.1023/b:sypa.0000003809.15982.ca>
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods 9(8): 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39: 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95–98.
- Heckert A. 1889. Untersuchungen über die Entwicklungs- und Lebensgeschichte des *Distomum macrostomum*. Bibliotheca Zoologica 1 (4): 5–66.
- Heneberg P., Sitko J., Bizos J. 2016. Molecular and comparative morphological analysis of central European parasitic flatworms of the superfamily Brachylaimoidea Allison, 1943 (Trematoda: Plagiorchiida). Parasitology 143 (4): 455–474. <https://doi.org/10.1017/S003118201500181X>
- Jukes T.H., Cantor C.R. 1969. Evolution of protein molecules. In: Munro H.N. (ed.). Mammalian protein metabolism. New York, Academic Press. 21–132. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-12458-0>
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for Bigger Datasets. Molecular Biology and Evolution 33 (7): 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>

- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35 (6): 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Mönnig H.O. 1922. Über *Leucochloridium macrostomum* (*Leucochloridium paradoxum* Carus), ein Beitrag Zur Histologie der Trematoden. Jena, Gustav Fischer, 61 pp.
- Nakao M., Sasaki M., Waki T., Iwaki T., Morii Y., Yanagida K., Watanabe M., Tsuchitani Y., Saito T., Asakawa M. 2019. Distribution records of three species of *Leucochloridium* (Trematoda: Leucochloridiidae) in Japan, with comments on their microtaxonomy and ecology. *Parasitology International* 72: 101936. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2019.101936>
- Ohari Y., Kuwahara Y., Itagaki T. 2019. Morphological and genetic characterization of green-banded broodsacs of *Leucochloridium* (Leucochloridiidae: Trematoda) sporocysts detected in *Succinea lauta* in Hokkaido, Japan. *Parasitology international* 68 (1): 53–56. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2018.10.004>
- Prokhorova E.E., Usmanova R.R., Ataev G.L. 2020. An analysis of morphological and molecular genetic characters for species identification of amber snails *Succinea putris* (Succineidae). *Invertebrate Zoology* 17 (1): 1–17. <https://doi.org/10.15298/invertzool.17.1.01>
- Tkach V.V., Pawlowski J., Sharpilo V.P. 2000. Molecular and morphological differentiation between species of the *Plagiorchis vespertilionis* group (Digenea, Plagiorchiidae) occurring in European bats, with a re-description of *P. vespertilionis* (Müller, 1780). *Systematic Parasitology* 47: 9–22. <https://doi.org/10.1023/A:1006358524045>
- Tkach V.V., Littlewood D.T.J., Olson P.D., Kinsella M.J., Swiderski Z. 2003. Molecular phylogenetic analysis of the Microphalloidea Ward, 1901 (Trematoda: Digenea). *Systematic Parasitology* 56: 1–15. <https://doi.org/10.1023/A:1025546001611>
- Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B.C., Remm M., Rozen S.G. 2012. Primer3 – new capabilities and interfaces. *Nucleic acids research* 40 (15): e115. <https://doi.org/10.1093/nar/gks596>
- Zhukova A.A., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S., Tsymbalenko N.V., Ataev G.L. 2014. Identification of species *Leucochloridium paradoxum* and *L. perturbatum* (Trematoda) based on rDNA sequences. *Parazitologiya* 48 (3): 185–192. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1740.0168>

FINDING OF UNUSUALLY COLORED SPORO CYST OF GENUS *LEUCOCHLORIDIUM* IN *SUCCINEA PUTRIS* SNAIL

R. R. Usmanova, E. E. Prokhorova

Keywords: trematodes, *Leucochloridium*, rDNA, genotyping, coloration of sporocyst's broodsacs, *Succinea putris*

SUMMARY

Leucochloridium sp. Carus, 1835 sporocyst with a mature colored broodsac was found in the Boksitogorsk District of Leningrad Region (Russia) in *Succinea putris* L., 1758 snail. The pigmentation of the sporocyst's broodsac was shown to differ from ones of other *Leucochloridium* Carus, 1835 species, previously described for Europe. The obtained sporocyst is most similar by the coloration of its broodsac to the trematodes of the same genus from Japan. The genotyping of the investigated sporocyst by the rDNA (ITS1, ITS2, 5.8S complete and 18S и 28S partly sequences) gene fragments was conducted. Genetic distances between obtained sporocyst and previously described species of *Leucochloridium* genus are higher than intraspecific ones in the most cases. This data and data of morphological analysis can imply that the investigated sporocyst belongs to the separate species of *Leucochloridium* genus, previously not discovered in the European region.

УДК 593.5: 592/599

**MYXIDIUM RHODEI LEGER, 1905 (CNIDARIA, MYXOSPOREA):
СЕЗОННАЯ, ВОЗРАСТНАЯ, ПРОСТРАНСТВЕННАЯ
И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ
ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS*
В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ**

© 2022 г. М. Д. Батуева^{а,*}, Ж. Н. Дугаров^а, Л. Д. Сондуева^а

^аИнститут общей и экспериментальной биологии СО РАН,
ул. Сахьяновой 6, Улан-Удэ, 670047 Россия

*e-mail: badmm_@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.08.2022 г.

После доработки 30.10.2022 г.

Принята к публикации 03.11.2022 г.

Микоспоридия *Myxidium rhodei* Leger, 1905 – распространенный паразит палеарктических карповых рыб, локализующийся преимущественно в боуменовых капсулах почек рыб. В оз. Байкал плотва *Rutilus rutilus* заражена микоспоридией *M. rhodei* при высокой экстенсивности (94–100%) и интенсивности инвазии (до 6000 псевдоцист) в 1999–2021 гг. В данной работе был проведен анализ возрастной, сезонной, многолетней динамики и пространственного распределения зараженности *M. rhodei* плотвы в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Паразит начинает регистрироваться у годовиков, затем интенсивность инвазии плотвы *M. rhodei* увеличивается, достигая максимума у рыб среднего возраста, у старшевозрастных – снижается. *M. rhodei* имеет годичный цикл развития в плотве. Колебания зараженности *M. rhodei* исследуемых рыб в течение 25 лет наблюдений коррелируют с многолетними изменениями гидрологического режима оз. Байкал.

Ключевые слова: Байкал, плотва, микоспоридии, почки, псевдоцисты, *Myxidium rhodei*

DOI: 10.31857/S0031184722060035; **EDN:** FIGUMR

Микоспоридии – широко распространенные эндопаразиты, имеющие двуххозяинный жизненный цикл, где окончательными хозяевами являются олигохеты и полихеты, а промежуточными позвоночные, преимущественно костистые рыбы. Разнообразие микоспоридий велико, в мире насчитывается свыше 2500 видов (Okamura et al., 2018). Род *Myxidium* Bütschli, 1882 представлен 230 видами, которые локализуются преимущественно в желчном пузыре рыб (Eiras et al., 2011; Espinoza et al., 2017; Fariya et al., 2020). *Myxidium rhodei* Leger, 1905 – один из немногих видов из этого рода, имеющих иную локализацию (боуменовы капсулы почек). Типовым хозяином *M. rhodei* явля-

ется обыкновенный горчак *Rhodeus amarus* (Léger, 1930), однако описание от этого хозяина скудное. Позднее *M. rhodei* был отмечен более чем у 40 видов рыб (Шульман, 1984), но наиболее часто встречаются сведения о зараженности *M. rhodei* плотвы обыкновенной *Rutilus rutilus* (Кашковский, 1967; Гуркина, 1983; Dyková et al., 1987; Кеpr, 1987; 1991; Athanassopoulou, Sommerville, 1993a, 1993b; Longshaw et al., 2005; Dzika et al., 2006; Batueva et al., 2015). Кроме того, *M. rhodei* наряду с видами рода *Kudoa* являлся удобным для исследователей объектом изучения интенсивности инвазии среди микоспоридий (Oliva et al., 1992; Ware et al., 2014). Это вероятно, связано с возможностью визуального подсчета плазмодиев в тканях под стереомикроскопом. Так, *M. rhodei* в боуеновой капсуле почек локализуется по одному плазмодию (Dyková et al., 1987; Batueva et al., 2020).

Морфологические, молекулярные и патогистологические исследования *M. rhodei* от плотвы из Чивыркуйского залива были проведены Батуевой и др. (Batueva et al., 2020).

В данной статье представлен анализ сезонной, возрастной и многолетней динамики зараженности плотвы *M. rhodei* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Было исследовано 942 экз. плотвы в Чивыркуйском заливе оз. Байкал в районах Монахово (53°67'N, 109°02'E), оз. Арангатуй (53°59'N, 109°05'E), бухта Онкогон (53°45'N, 109°10'E). Сезонную, возрастную и многолетнюю динамику зараженности рыб исследовали в Монахово. Для изучения сезонной динамики 360 рыб возраста от 5+ до 7+ исследовано в течение зимы (январь), весны (март), лета (конец июня, начало июля) и осени (октябрь) в 2000–2002 гг. Для анализа возрастной динамики исследовано 120 рыб в возрасте от 0+ до 8+. Для изучения пространственного распределения 270 рыб возраста от 5+ до 7+ из районов Монахово, оз. Арангатуй, бухта Онкогон исследовано в конце июня–начале июля. Возраст определяли по чешуе (Hile, 1936).

Экстенсивность инвазии (ЭИ, %) определяли согласно Bush et al. (1997). Интенсивность инвазии и индекс обилия выявляли путем подсчета капсул (псевдоцист) в почках, раздавленных между двумя стеклами размером 10 x 10 см под стереомикроскопом МБС-10 (Ломо, Россия) при увеличении x20.

Статистический анализ проведен путем сравнения различий методом Kruskal-Wallis test (H-test) с $p < 0.05$ и множественных сравнений (post-hoc) для непараметрических данных “Statistica, ver. 8, StatSoft Russia”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная динамика зараженности

В течение всего периода наблюдений экстенсивность инвазии плотвы *M. rhodei* составляла 97% (918/942) *M. rhodei* начинает регистрироваться у годовиков плотвы и ЭИ составляет 61%. У двухлетних рыб зараженность увеличивается до 95%, затем достигает 100 % у рыб от 3+ до 8+. Индекс обилия *M. rhodei* постепенно увеличивается у рыб в возрасте до 6+ и достигает максимума (1665 псевдоцист), затем индекс обилия у старшего возраста достоверно ($P \leq 0.05$) снижается у 7+ (635); 8+ (332) и 9+ (208 псевдоцист, соответственно) (рис. 1).

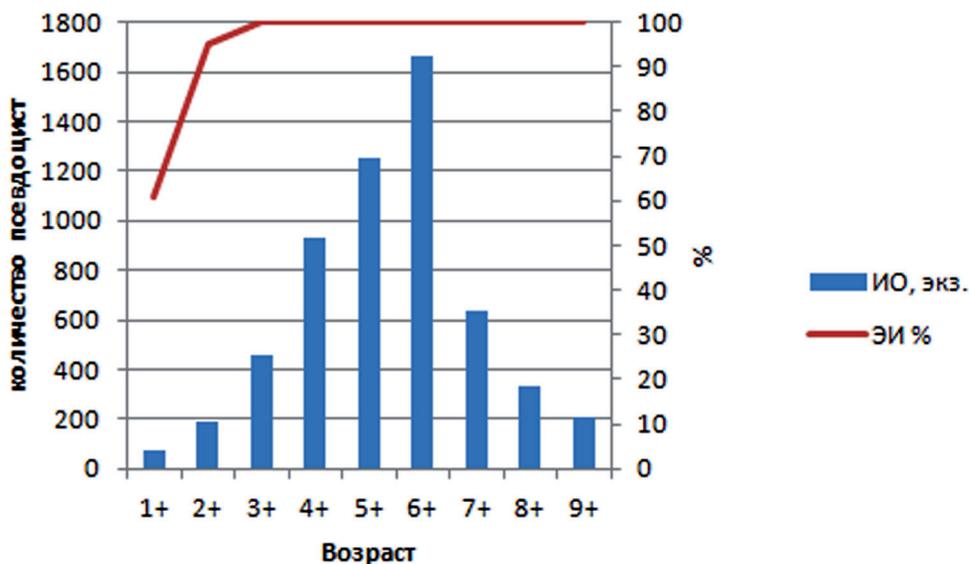


Рисунок 1. Возрастная динамика зараженности плотвы *R. rutilus* микроспоридией *M. rhodei* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.

Figure 1. Age-related dynamics of the roach *R. rutilus* infestation with *M. rhodei* myxosporeans in the Chivyrkui Gulf of Lake Baikal.

Сезонная динамика зараженности

В течение всего года экстенсивность инвазии была высокой (94 весной и 100% в остальные сезоны). Более информативны показатели индекса обилия *M. rhodei*. У плотвы ЭИ меняется в течение всего года с максимумом летом (1578 псевдоцист), осенью, зимой и весной индекс обилия меньше (рис. 2). Летние показатели достоверно выше ($P \leq 0.05$), чем в остальные сезоны года.

Пространственная динамика зараженности

Экстенсивность инвазии плотвы *M. rhodei* во всех точках Чивыркуйского залива летом составляла 100%. Различия наблюдаются только в интенсивности инвазии плотвы.

Интенсивность заражения плотвы варьировала от максимальной (до 6000 псевдоцист) в эвтрофной части Чивыркуйского залива (оз. Арангутуй), в средней части залива Монахово (1578), до (600–20 псевдоцист) в олиготрофной части залива – бухты Онкогон. Различия между точками исследования оз. Арангутуй – бухта Монахово – бухта Онкогон достоверно различаются ($P \leq 0.05$).

Многолетняя динамика зараженности

Нами исследована зараженность плотвы в периоды: 1999–2005, 2007, 2009, 2018, 2021. Экстенсивность инвазии *M. rhodei* у плотвы в течение всего времени исследования была высокой (рис. 3). Незараженные рыбы (4%) отмечались только в 2018 и 2021 гг. Индекс обилия был максимален (в среднем 1406 псевдоцист) в 2000–2004 годах, затем зараженность достоверно ($P \leq 0.05$) уменьшалась в 2018 г. (449 псевдоцист) и 2021 г. (485 псевдоцист).

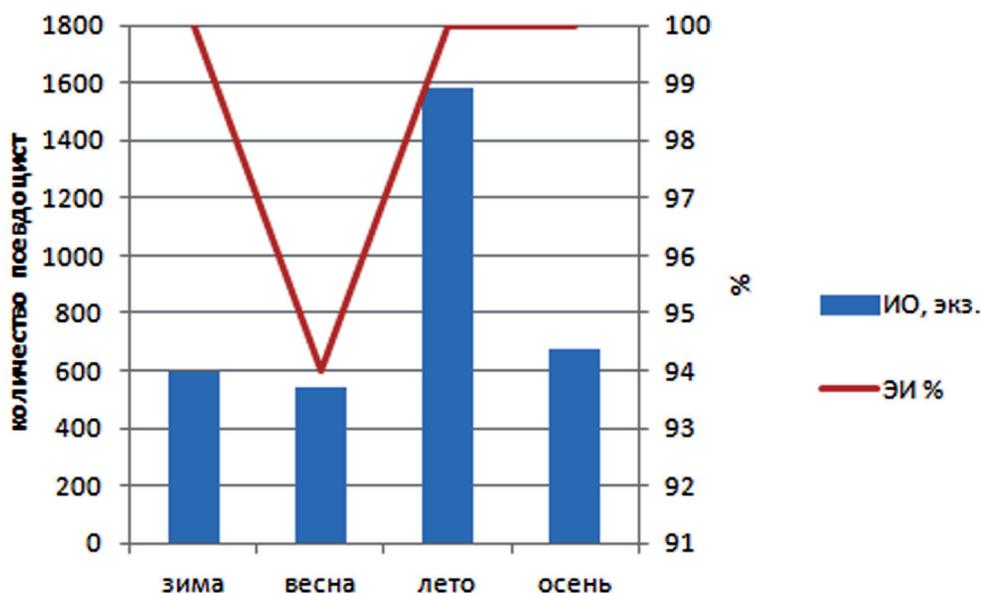


Рисунок 2. Сезонная динамика зараженности плотвы *R. rutilus* микроспоридией *M. rhodei* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.

Figure 2. Seasonal dynamics of the roach *R. rutilus* infestation with *M. rhodei* myxosporeans in the Chivyrkui Gulf of Lake Baikal.

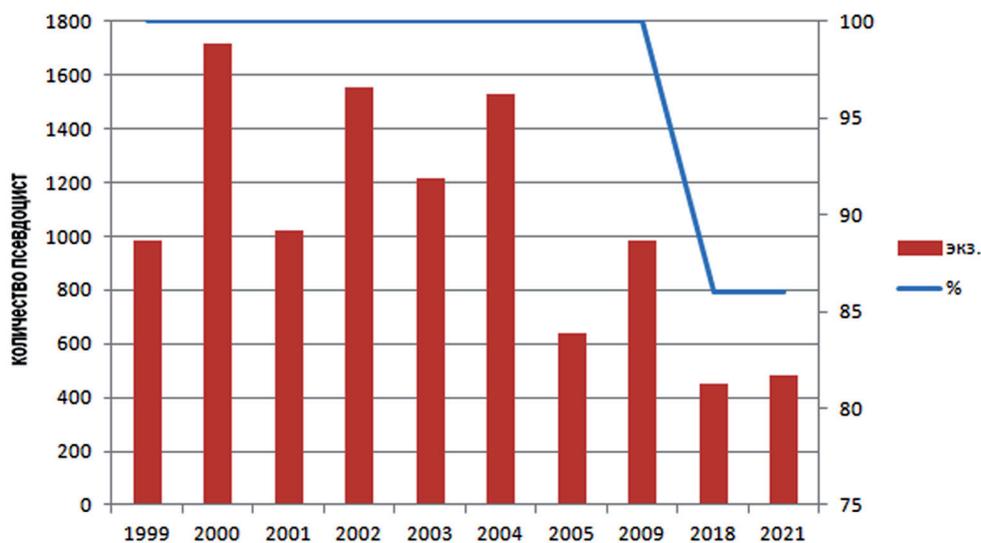


Рисунок 3. Многолетняя динамика зараженности плотвы *R. rutilus* микроспоридией *M. rhodei* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.

Figure 3. Long-term dynamics of the roach *R. rutilus* infestation with *M. rhodei* myxosporeans in the Chivyrkui Gulf of Lake Baikal.

M. rhodei доминирует в сообществе паразитов плотвы в оз. Байкал (Дугаров и др., 2011). У плотвы наблюдается максимальная зараженность, по сравнению с зараженностью рыб *M. rhodei* по данным из литературных источников.

Анализ сезонной динамики зараженности плотвы *M. rhodei* были проведены Кашковским (1967) в Ириклинском водохранилище, Гуркиной (1983) в оз. Врево и в озерах Финляндии (Brummer-Korvenkontio et al., 1991). В Ириклинском водохранилище у плотвы зараженность *M. rhodei* была максимальной зимой, а минимальной летом. Гуркина (1983) отмечает высокую частоту встречаемости *M. rhodei* с июня по сентябрь с максимумом в июле. В октябре происходит некоторое снижение, низкая зараженность в марте и в апреле. В четырех озерах Финляндии колебания сезонной зараженности рыб в озерах различной трофности не синхронны, но, тем не менее, наблюдается небольшое снижение зараженности в конце весны–начале лета, в конце лета и октябре–ноябре. Причины колебаний зараженности плотвы, по мнению этих авторов, связаны со скоростью седиментации спор и особенностями питания рыб в течение года. Однако, как было обнаружено, микроспоридии имеют сложный жизненный цикл, поэтому причиной колебаний зараженности рыб могут быть особенности их заражения актиноспорами. Также было выявлено, что температура воды влияет на созревание и выход актиноспор во внешнюю среду (Yokoyama et al., 1993; El-Matbouli et al., 1999).

Согласно нашим гистологическим исследованиям (Batueva et al., 2020), жизненный цикл *M. rhodei* – годичный: летом плазмодии молодые с псевдоподиями, некоторые из них локализуются в интерстициальной ткани. Созревание спор достаточно быстрое, уже в конце лета–начале осени мы наблюдаем зрелые споры в соединительнотканых капсулах. Вполне вероятно, что в это время созревшие споры могут быть вирулентными и могут попасть во внешнюю среду, а псевдоцисты могут подвергнуться лизису. Осенью мы отмечаем уменьшение количества псевдоцист, по сравнению с началом и серединой лета. Массовая дегенерация соединительнотканых капсул паразита отмечается зимой, продолжается весной, когда количество паразитов достигает минимума. Полное освобождение от паразита в почках в течение года нами не отмечается, незначительная часть псевдоцист со зрелыми спорами может оставаться в почках больше года, затем псевдоцисты постепенно элиминируются. Их количество незначительно, в июне отмечается массовое заражение новой генерацией *M. rhodei*.

Сезонность в динамике зараженности плотвы в Чивыркуйском заливе сходна с динамикой из оз. Врево (Гуркина, 1983) по сравнению с таковым в Ириклинском водохранилище и в четырех озерах Финляндии. По мнению Кашковского (1966), продолжительность жизненного цикла *M. rhodei* в Ириклинском водохранилище – около трех месяцев и жизненный цикл может многократно повторяться в течение года. Вероятно, одна из причин – теплые воды Ириклинского водохранилища, так как температура воды играет существенную роль в созревании и выходе актиноспор во внешнюю среду (El-Matbouli et al., 1999).

В озерах Финляндии (Brummer-Korvenkontio et al., 1991) отмечали уменьшение зараженности у рыб старшего возраста, которое авторы связывали с усилением

иммунного ответа в этой возрастной группе. По нашему мнению, уменьшение зараженности плотвы *M. rhodei* в возрасте 7+ – 9+ в оз. Байкал вероятнее всего связано с тем, что в более глубоких слоях залива обитают популяции крупной плотвы, а популяции плотвы младших возрастных групп – на мелководьях (Картушин, 1958).

Пространственные изменения зараженности рыб *M. rhodei* отмечались в различных по трофности водоемах Финляндии и Польши (Brummer-Korvenkontio et al., 1991; Dzika et al., 2006). Так, исследователями отмечена положительная связь между зараженностью и интенсивностью заражения *M. rhodei* у плотвы в зависимости от трофического уровня водоема: в олиготрофном озере Пеурунка (Финляндия) интенсивность заражения была ниже (65%), чем в эвтрофном озере Саравеси (79%) (Brummer-Korvenkontio et al., 1991). В то же время в озерах Польши с разной степенью эвтрофности зараженность плотвы была выше в слабо эвтрофном, с широкой зоной фитолиторали, озере, чем в загрязненном гиперэвтрофированном озере с процессами дегенерации фитолиторали (Dzika et al., 2006).

Многолетние изменения динамики зараженности данным паразитом рыб, вероятно, связаны с изменением гидрологического режима оз. Байкал (маловодный период 1999–2015 и многоводный 2018–2021) (Гармаев, Цыдыпов, 2019; Никитин, 2021). Связь между колебаниями уровня воды и изменениями структуры инфрасообществ микроспоридий отмечалась Маркоглисом и др. (Marcogliese et al., 2009; Marcogliese, Cone, 2021). Низкий уровень воды и эвтрофирование способствовали увеличению количества видов микроспоридий. Заражению рыб микроспоридиями способствуют факторы, увеличивающие плотность актиноспор, – это малая глубина водоема, слабая проточность и прогреваемость (Hallett, Bartholomew, 2007; Marcogliese et al., 2009; Marcogliese, Cone, 2021).

Таким образом, результаты наших исследований подтверждают литературные данные, что в хорошо прогреваемых мелководных частях водоемов с медленным течением создаются благоприятные условия для обитания олигохет и велика вероятность заражения рыб микроспоридиями, в частности *M. rhodei*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы гос. заданий (регистрационный номер АААА-А17-117011810039-4) и «Влияние изменения уровня воды в озере Байкал на состояние экосистемы озера, определение ущерба объектам экономики и инфраструктуры прибрежной территории Республики Бурятия, Иркутской области в зависимости от уровней озера и сбросов с Иркутской ГЭС».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гармаев Е.Ж., Цыдыпов Б.З. 2019. Уровенный режим оз. Байкал: состояние и перспективы в новых условиях регламентации. Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география 1: 37–44. [Garmaev E.Zh., Tsydyupov B.Z. 2019. Level regime of the Lake Baikal: state and prospects in the new conditions of regulation. Vestnik of Buryat State University. Biology, Geography 1: 37–44. (in Russian)].
- Гуркина Р.А. 1983. Сезонные изменения паразитофауны плотвы озера Врево. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ 197: 85–99. [Gurkina R.A. 1983. Seasonal fluctuations of roach parasite fauna of Lake Vrevo. Sbornik nauchnykh trudov GosNIORKH 197: 85–99. (in Russian)].

- Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М., Сондуева Л.Д., Бурдуковская Т.Г., Батуева М.Д., Пронина С.В. 2011. Зависимость структуры сообществ паразитов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) от возраста хозяина. Биология внутренних вод 1: 86–97. [Dugarov Zh.N., Pronin N.M., Sondueva L.D., Burdukovskaya T.G., Batueva M.D., Pronina S.V. 2011. Dependence that the community structure of the roach *Rutilus rutilus* (L.) Parasites Has on the Host Age. Biology of Inner Water 1: 86–97. (in Russian)].
- Картушин А.И. 1958. Биология сибирской плотвы, ельца, язя и карася в системе озера Байкал. В кн. Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Под ред. М.М. Кожова, К.И. Мишарина. Иркутск, 130–241. [Kartushin A.I. 1958. Biology of Siberian roach, dace, ide and gibel carp in the systems of Lake Baikal. In: Fishes and fisheries in the Baikal basin. Eds Kozhov M.M., Misharin K.I. Irkutsk: 130–241. (in Russian)].
- Кашковский В.В. 1967. Сезонные изменения паразитофауны плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Ириклинского водохранилища. Вопросы ихтиологии 2: 378–386. [Kashkovsky V.V. 1967. Seasonal changes of parasite fauna of roach *Rutilus rutilus* (L.) of Irklynsky reservoir. Voprosy ikhtiologii 2: 378–386. (in Russian)].
- Никитин В.М. 2021. Влияние изменения уровня воды в озере Байкал на состояние экосистемы озера, определение ущерба объектам экономики и инфраструктуры прибрежной территории Республики Бурятия, Иркутской области в зависимости от уровней озера и сбросов Иркутской ГЭС. Итоги Круглого стола «Актуальные вопросы регулирования уровня оз. Байкал» на площадке Научного совета СО РАН. Режим доступа: <https://www.sbras.ru/ru/news/47224> (19 октября 2021). [Nikitin V.M. 2021. The impact of changes in the water level in Lake Baikal on the state of the ecosystem of the lake, determining the damage to economic facilities and infrastructure of the coastal territory of the Republic of Buryatia, the Irkutsk region, depending on the levels of the lake and discharges from the Irkutsk HPP. The results of the round table «Actual issues of regulation of the lake level. Baikal» at the site of the Scientific Council of the SB RAS. Access mode: <https://www.sbras.ru/ru/news/47224> (19 October 2021) (in Russian)].
- Шульман С.С. (отв. ред.) 1984. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л., Наука, 431 с. (Определители по фауне СССР) [Shulman S.S. 1984. Class Muxosporidia. Opredelitel Parazitov Presnovodnykh Rib Fauny SSSR. Leningrad, Nauka, 431 pp. (in Russian)].
- Athanassopoulou F., Sommerville C. 1993a. A comparative study of the myxosporeans *Myxidium rhodei* Léger, 1905 and *Myxidium pfeifferi* Auerbach, 1908 in roach, *Rutilus rutilus* L. Journal of Fish Diseases 16: 27–38.
- Athanassopoulou F., Sommerville C. 1993b. The significance of myxosporean infections in roach, *Rutilus rutilus* L., in different habitats. Journal of Fish Diseases 16: 39–51.
- Batueva M.D., Pronin N.M., Pronina S.V. 2015. Prevalence of *Myxidium rhodei* (Cnidaria, Myxosporrea) in the Lake Baikal basin. Protistology 9: 67–74.
- Batueva M.D., Pan X., Zhang J.Y., Liu X.H., Wei W., Liu Y. 2020. Morphological, histological and molecular characterization of *Myxidium cf. rhodei* infecting the kidney of *Rutilus rutilus*. Diseases of Aquatic Organisms 141: 39–46. <https://doi.org/10.3354/dao03514>
- Brummer-Korvenkontio H., Valtonen E.T., Pugachev O.N. 1991. Myxosporrea parasites in roach, *Rutilus rutilus* (Linnaeus), from four lakes in central Finland. Journal of Fish Biology 38: 573–586.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. Journal of Parasitology 83: 575–583.
- Dyková I., Lom J., Crupcheva G. 1987. Pathogenicity and some structural features of *Myxidium rhodei* (Myxozoa: Myxosporrea) from the kidney of the roach *Rutilus rutilus*. Diseases of Aquatic Organisms 2: 109–115.
- Dzika E., Wlasow T., Hoffmann R.W. 2006. *Myxidium rhodei* Léger, 1905 (Myxozoa: Myxosporrea) infection in roach from four lakes of northern Poland. Bulletin of European Association of Fish Pathology 26: 119–124.
- Eiras J.C., Saraiva A., Cruz C.F., Santos M.J., Fiala I. 2011. Synopsis of the species of *Myxidium* Bütschli, 1882 (Myxozoa: Myxosporrea: Bivalvulida). Systematic Parasitology 80: 81–116. <https://doi.org/10.1007/s11230-014-9484-5>
- El-Matbouli M., McDowell T.S., Antonio D.B., Andree K.B., Hedrick R.P. 1999. Effect of water temperature on the development, release and survival of the triactinomyxon stage of *Myxobolus cerebralis* in its oligochaete host. International Journal for Parasitology 29: 627–641. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(99\)00009-0](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(99)00009-0)
- Espinoza L.L., Mertins O., Gama G.S., Fernandes Patta A.C.M., Mathews P.D. 2017. A new *Myxidium* species (Myxozoa: Myxosporrea) infecting the gallbladder of the turtle *Podocnemis unifilis* (Testudines: Podocnemididae) from Peruvian Amazon. Acta Tropica 172: 75–79. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2017.04.021>

- Fariya N., Kaur H., Abidi R. 2020. *Myxidium ticto* n. sp., a myxozoan parasite infecting kidney of fresh water barb *Puntius ticto* (Hamilton, 1822) from river Gomti, Lucknow (U.P). Journal of Parasitic Diseases 44: 126–130. [https://doi: 10.1007/s12639-019-01171-x](https://doi.org/10.1007/s12639-019-01171-x)
- Hallett S.L., Bartolomew J.L. 2007. Effects of water flow on the infection dynamics of *Myxobolus cerebralis*. Parasitology 135: 371–384. <https://doi.org/10.1017/S0031182007003976>
- Hile R. 1936. Age Determination of Fish from Scales; Method and Application to Fish Cultural Problems. Progressive Fish-Culturist 3: 1–5.
- Kepr T. 1987. *Myxidium rhodei* Léger, 1905 (Protozoa, Myxosporia) in the muscle and liver-tissue of the Roach, *Rutilus rutilus* (Linne). Folia Parasitologica 34: 181–181.
- Kepr T. 1991. Parasitic protozoa of cyprinid fishes: protozoa of the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in Czechoslovakia. Folia Parasitologica 38: 11–21.
- Léger L. 1930. Myxosporidies nouvelles ou peu connues du genre “*Myxidium*” chez les poissons d’eau douce. Travaux du Laboratoire d’Hydrobiologie et Pisciculture de l’Université de Grenoble 22: 231–243.
- Longshaw M., Frear P.A., Feist S.W. 2005. Descriptions, development and pathogenicity of myxozoan (Myxozoa: Myxosporia) parasites of juvenile cyprinids (Pisces: Cyprinidae). Journal of Fish Diseases 28: 489–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2005.00656.x>
- Marcogliese D.J., Cone D.K. 2021. Myxozoan Communities in Two Cyprinid Fishes from Mesotrophic and Eutrophic Rivers. J. Parasitol 101: 39–47. <https://doi.org/10.1645/20-76>
- Marcogliese D.J., Gendron A.D., Cone D.K. 2009. Impact of municipal effluents and hydrological regime on myxozoan parasite communities of fish. International Journal for Parasitology 39: 1345–1351. [https://doi: 10.1016/j.ijpara.2009.04.007](https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.04.007)
- Okamura B., Hartigan A., Naldoni J. 2018. Extensive uncharted biodiversity: the parasite dimension. Integrative and Comparative Biology 58: 1132–1145. <https://doi.org/10.1093/icb/icy039>
- Oliva M., Luque J.L., Teran L., Llican L. 1992. *Kudoa sciaenae* (Myxozoa: Multivalvulidae) cysts distribution in the somatic muscles of *Stellifer minor* (Tschudi, 1844) (Pisces: Scienidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 87 (1): 33–35.
- Ware S., Roumillat W.A., Connors V.A., Buron I. 2014. Distribution of *Kudoa inornata* plasmodia in the musculature of its host, the spotted seatrout *Cynoscion nebulosus*. Comparative Parasitology 81 (1): 10–14.
- Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. 1993. Some biological characteristics of actinosporeans from the oligochaete *Branchiura sowerbyi*. Diseases Aquatic Organisms 17: 223–228. [https://doi:10.3354/dao017223](https://doi.org/10.3354/dao017223)

**MYXIDIUM RHODEI LEGER, 1905 (CNIDARIA, MYXOSPOREA):
AGE-RELATED, SEASONAL, SPATIAL DYNAMICS
AND LONG-TERM SURVEY OF COMMON ROACH *RUTILUS RUTILUS*
INFECTION IN CHIVIRKUY BAY LAKE BAIKAL**

M. D. Batueva*, Zh. N. Dugarov, L. D. Sondueva

Keywords: Lake Baikal, common roach, myxosporean, kidney, pseudocysts, *Myxidium rhodei*

SUMMARY

The myxosporean *Myxidium rhodei* Leger, 1905 is a common parasite of Palearctic cyprinids. The parasite occurs predominantly in Bowman’s capsules of the kidney of the common roach *Rutilus rutilus*. In 1999–2021, these fish were infested with *M. rhodei* at a high prevalence (94–100%) and intensity of invasion (up to 1578 pseudocysts). In this work, we analyzed the age-related, seasonal, long-term dynamics, and spatial distribution of the roach *M. rhodei* infestation in the Chivyrkuisky Bay of Lake Baikal. The parasite is primarily recorded in yearlings, then the intensity of *M. rhodei* roach invasion increases, reaching the maximum in middle-aged fish, and decreasing in older ones. *M. rhodei* has an annual developmental cycle in roach. Fluctuations in *M. rhodei* infestation of the studied fish during 25 years of observations correlate with long-term changes in the hydrological regime of Lake Baikal.

УДК 595.421:616.636 (571.17)

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПРИРОДНОГО ОЧАГА БАБЕЗИОЗА СОБАК В КУЗНЕЦКО-САЛАИРСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ (КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2022 г. А. В. Ковалевский^{a,b,*}, Е. М. Лучникова^a,
Е. Д. Вдовина^a, К. С. Зубко^a, М. А. Носков^a,
С. Н. Яковлева^a, И. С. Гребенщиков^a

^aКемеровский государственный университет,
ул. Красная, 6, Кемерово, 650000 Россия

^b Томский сельскохозяйственный институт – филиал ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ,
ул. Карла Маркса, 19, Томск, 634050 Россия

*e-mail: passer125@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.07.2022 г.

После доработки 21.10.2022 г.

Принята к публикации 25.10.2022 г.

Представлены результаты собственных исследований и обзор литературных источников по распространению и некоторым экологическим особенностям, способствующим поддержанию природного очага бабезиоза собак в Кузнецко-Салаирской горной области. Среди собак, владельцы которых обращались в Кузбасскую станцию по борьбе с болезнями животных, доля особей с поставленным диагнозом – бабезиоз – составила 17%. В период максимального подъёма заболеваемости для каждой второй собаки ставится этот диагноз. Среди луговых клещей *Dermacentor reticulatus* (основного переносчика *Babesia canis*) доля инфицированных *B. canis* составляет около 12%. Среди диких животных *B. canis* обнаружены в крови зайца-беляка *Lepus timidus* и европейского лося *Alces alces*. Границы распространения *D. reticulatus* в обсуждаемом регионе соответствуют границам лесостепи, которая, в свою очередь, увеличивается за счёт сокращения площади темнохвойных таёжных лесов из-за чрезмерной антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: бабезиоз, *Babesia canis*, *Dermacentor reticulatus*, клещи, природный очаг

DOI: 10.31857/S0031184722060047; **EDN:** FIVJWZ

За последние двадцать лет в Европе (Mierzejewska et al., 2015; Dwużnik-Szarek et al., 2021) и России (Белименко и др., 2012), в том числе и Кемеровской области, обострилась ситуация по заболеванию бабезиозом среди домашних собак *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758 (Ковалевский и др., 2018). Бабезиоз домашних собак, как и других представителей семейства Псовые Canidae Fischer, 1817, вызывается

простейшими кровепаразитами *Babesia canis* (Piana, Galli-Valerio, 1895). При этом отмечается, что без проведения своевременной диагностики и лечения, при переходе заболевания в острую фазу, гибель собак достигает 99% (Понамарёв и др., 2018). Одним из видоспецифичных переносчиков *B. canis* является луговой клещ *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1794) (Mehlhorn, 2016), обилие которого на территории Кузнецко-Салаирской горной области за последние десятилетия также выросло (Калягин и др., 2008). Согласно результатам опросов среди владельцев собак охотничьих пород, обратившихся в ветеринарные клиники, за последние 10 лет доля собак с заражением бабезиозом выросла в 3 раза (Ковалевский и др., 2018). Имеющиеся статистические материалы с 2016 по 2020 гг. свидетельствуют, что в г. Кемерово среди всех заболеваний собак бабезиоз является наиболее распространённым, это заболевание в среднем диагностируется у 17% собак, поступивших в Кузбасскую станцию по борьбе с болезнями животных (табл. 1). Настораживает и факт участвовавших случаев заболевания бабезиозом среди собак, не покидающих пределы г. Кемерово. Таким образом, в связи с высоким распространением бабезиоза возникла необходимость более детального изучения природного очага.

Цель исследования: дать морфофункциональную характеристику природного очага бабезиоза собак в Кузнецко-Салаирской горной области.

Таблица 1. Обращения владельцев собак в Кузбасскую станцию по борьбе с болезнями животных за период с 2016 по 2020 г.

Table 1. Appeals of dog owners to the Kuzbass Station for the Control of Animal Diseases for the period from 2016 to 2020

| Год | Обратилось владельцев собак | Собаки с поставленным диагнозом «бабезиоз» | |
|-------|-----------------------------|--|----|
| | | Количество особей | % |
| 2016 | 2995 | 457 | 15 |
| 2017 | 3187 | 438 | 14 |
| 2018 | 3165 | 531 | 17 |
| 2019 | 3429 | 782 | 23 |
| 2020 | 4069 | 629 | 16 |
| Итого | 16845 | 2837 | 17 |

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для оценки динамики заболеваемости собак бабезиозом использованы статистические материалы Кузбасской станции по борьбе с болезнями животных (СББЖ) за 2016–2020 гг., а также информация из других ветеринарных учреждений Кемеровской области. Диагностика бабезиоза у домашних собак в ветеринарных учреждениях проводилась на основе клинических симптомов и результатов микроскопического исследования эритроцитов с окрашиванием азур-эозином по Романовскому-Гимзе в соответствии с Методическими указаниями по лабораторной диагностике пироплазмидозов животных.

Для оценки динамики численности *D. reticulatus* с 2018 по 2020 гг. после полного схода снега и до установления относительно устойчивого снежного покрова (с мая по октябрь) на

южной окраине г. Кемерово (55°18'09.1" N, 86°09'06.4" E) еженедельно проводились учёты относительной численности. Общая длина маршрута за этот период составила 256 км. По возможности учёты проводились в наиболее благоприятный день декады, но не ранее чем через 5 дней после предыдущего учёта. На этой точке собрано 3192 особи *D. reticulatus*, что составило 97% от общего количества клещей семейства Иксодовые Ixodidae. Остальные 3% представлены клещом Павловского *Ixodes pavlovskyi* Pomerantsev, 1946 и таёжным клещом *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930).

Дополнительно использовали данные разовых учётов на флаг и осмотра животных, проводимых в различных участках Кемеровской области: г. Кемерово и его окрестности (55°21'15" N, 86°05'23" E), окр. пгт. Бачатский (54°16'53" N, 86°09'48" E), г. Новокузнецк (53°43'59" N, 87°5'23" E), окр. г. Мыски (53°42'42.3" N, 87°47'48.9" E), окр. пос. Перехляй (54°51'30" N, 86°34'38" E), окр. пгт. Зеленогорский (55°00'20" N, 86°55'45" E). После проведения видовой диагностики клещей хранили живыми в пробирках с дифференцированной влажностью в холодильнике при температуре +4°C. Видовая диагностика клещей проводилась по морфологическим признакам (Филиппова, 1997; Якименко, 2013).

Для определения доли заражения бабеззиями клещей и кровь диких животных подвергли ПЦР-диагностике на наличие фрагментов молекул ДНК *B. canis*. Для выделения ДНК использовали стандартный фенол-хлороформный метод (Ali et al., 2017). В случае работы с клещами осуществляли предварительную гомогенизацию материала. Амплификация проводилась методом SYBR RealTime ПЦР с использованием мастер микса BiolabMix SYBR Green (БиолабМикс, Новосибирск, Россия) и праймеров из коммерческого набора на наличие и видовой состав возбудителей бабезиоза (Галарт Диагностикум, Москва, Россия). Амплификация проводилась с использованием прибора BioRad CFX Connect. Параметры реакции: предварительная денатурация 95°C в течение 6 мин, 45 циклов амплификации (денатурация 95°C в течение 15 с, отжиг праймеров 58°C в течение 30 с, элонгация 72°C в течение 40 с), плавление продуктов амплификации, от 65 до 95°C, с шагом 0.5°C по 5 с на шаг.

Для уточнения видового состава прокормителей личинок, нимф и имаго клещей в городской черте (55°18'09.1" N, 86°09'06.4" E) были проведены отловы мелких млекопитающих с помощью трапиковых живоловок. Всего отловлено 103 особи (табл. 2).

Таблица 2. Результаты отловов мелких млекопитающих в черте г. Кемерово в 2019–2020 гг.
Table 2. Results of captures of small mammals within the city of Kemerovo in 2019–2020

| № | Вид | Отловлено особей |
|----|--|------------------|
| 1 | Обыкновенная бурозубка <i>Sorex araneus</i> (Linnaeus, 1758) | 22 |
| 2 | Тундрная бурозубка <i>Sorex tundrensis</i> (Merriam, 1900) | 4 |
| 3 | Малая бурозубка <i>Sorex minutus</i> (Linnaeus, 1766) | 1 |
| 4 | Полевая мышь <i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771) | 20 |
| 5 | Малая лесная мышь <i>Apodemus uralensis</i> (Pallas, 1811) | 26 |
| 6 | Полевка-экономка <i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776 | 2 |
| 7 | Узкочерепная полевка <i>Microtus gregalis</i> (Pallas, 1778) | 2 |
| 8 | Обыкновенная полёвка <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1779) | 7 |
| 9 | Красная полёвка <i>Myodes rutilus</i> (Pallas, 1779) | 3 |
| 10 | Рыжая полёвка <i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780) | 16 |

Дополнительно проведены осмотры на наличие клещей и исследования крови на наличие ДНК *B. canis* у 12 зайцев-беляков, двух обыкновенных лисиц, двух сибирских косуль и одного европейского лося. Кровь этих животных была получена от Кемеровской областной общественной организации охотников и рыболовов (КООООиР). Забор крови осуществлялся охотниками из пулевых ранений в пробирки с антикоагулянтом. Сами животные были добыты с территории Кузнецкой котловины по разрешениям, выданным Департаментом по охране объектов животного мира Кузбасса.

Названия млекопитающих и иксодовых клещей приведены в соответствии с таксономической сводкой ITIS (Integrated Taxonomic Information System). Названия простейших приведены в соответствии с Энциклопедией паразитологии (Mehlhorn, 2016). При этом *B. canis sensu lato* на основании молекулярных исследований в настоящее время разделяют на три самостоятельных вида: *B. rossi*, *B. vogeli* и *B. canis sensu stricto*, последних два вида обнаружены на территории России. *B. vogeli* распространён в тропическом, субтропическом и средиземноморском регионах. Ближайшие к району исследования находки *B. vogeli* известны из Ростовской области, где широко распространена микст-инвазия *B. vogeli* и *B. canis* (Irwin, 2009; Карташев и др., 2010; Solano-Gallego et al., 2016). В настоящем исследовании все три выделяемых вида не дифференцируются и рассматриваются как один вид – *B. canis sensu lato*, так как используемая тест-система ПЦР-диагностики не дифференцирует эти виды. Исходя из географического распространения этих трёх видов бабезий, с высокой долей вероятности в обследуемом регионе мы обнаруживаем именно *B. canis sensu stricto*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нами было проведено видовое определение 126 клещей, снятых с домашних собак в Кемеровской межобластной ветеринарной лаборатории в 2019 и 2020 гг., и установлено, что доля *D. reticulatus* составила 79%, *I. persulcatus* – 18%, *I. pavlovskiy* – 3%. Клещи *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) и *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 — возможные переносчики *B. canis*, в сборах отсутствовали.

В сезонной динамике *D. reticulatus* чётко прослеживаются два ярко выраженных пика активности имагинальной фазы в мае и августе–сентябре (рис. 1). Это связано с особенностью цикла развития: в первую волну активизируются перезимовавшие клещи, а вторая волна представлена имаго, появившимися в текущем году, что согласуется с литературными данными.

Сезонная динамика заболеваемости домашних собак бабезиозом в районе исследования также имеет два пика и коррелирует с сезонной активностью основного переносчика *B. canis* – *D. reticulatus*. Пики обращения владельцев домашних собак с диагностированным бабезиозом приходятся на май и сентябрь (рис. 2), в эти периоды практически у каждой второй собаки, поступающей в Кузбасскую станцию по борьбе с болезнями животных, диагностируют бабезиоз.

Анализ луговых клещей, собранных в Кемеровской области в 2019–2020 гг., выявил, что доля клещей, инфицированных *B. canis*, составила в среднем 12% ($n = 335$) (табл. 3). Достоверных различий в заражённости между самками и самцами не выявлено ($P < 0.05$).

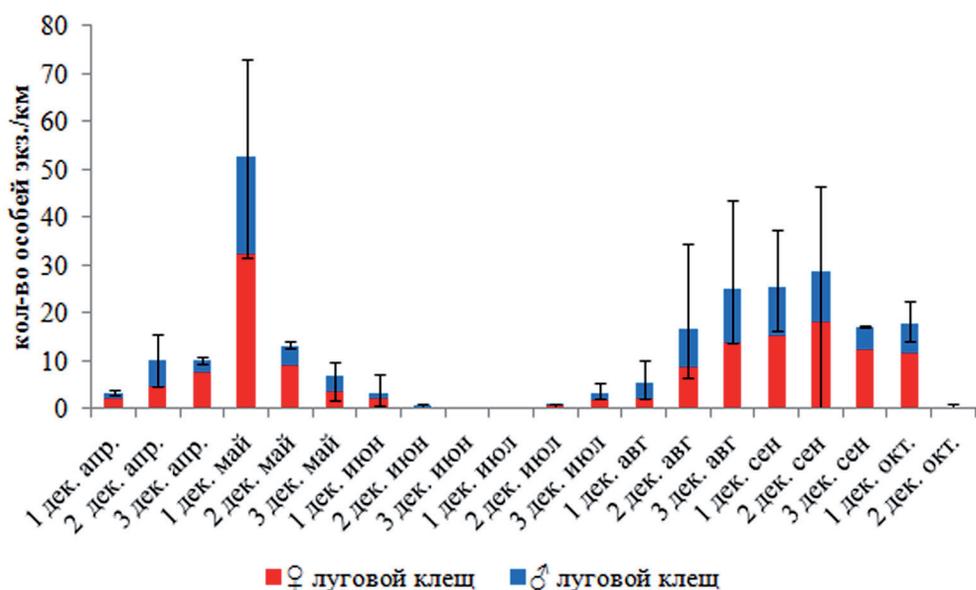


Рисунок 1. Сезонная активность имагинальной фазы лугового клеща *Dermacentor reticulatus* по результатам учётов на флаг в 2018–2020 гг. с минимальными и максимальными значениями подекадных учётов в г. Кемерово.

Figure 1. Seasonal activity of the adults of *Dermacentor reticulatus* based on the results of counts by flagging in 2018–2020 with minimum and maximum values of ten-day counts in Kemerovo.

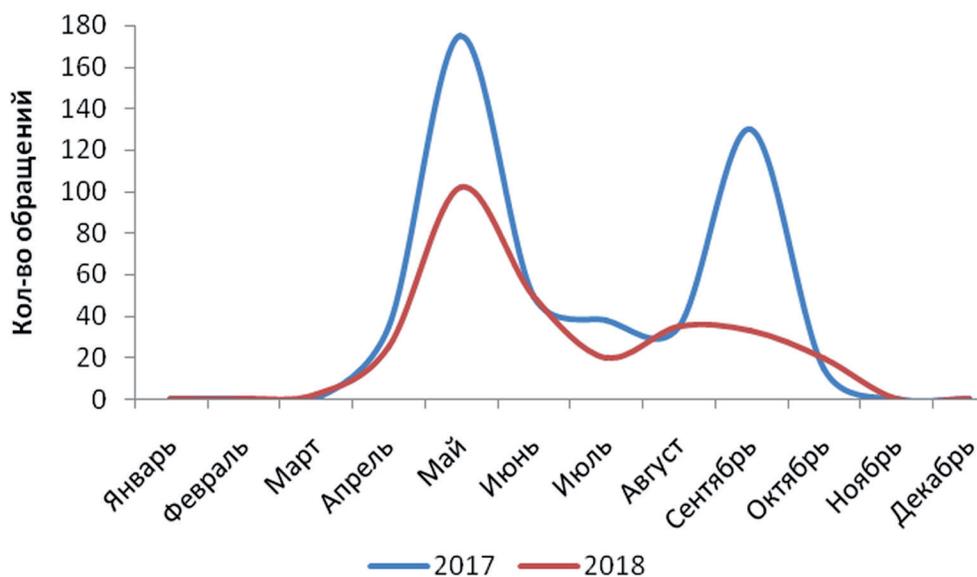


Рисунок 2. Динамика обращений по месяцам владельцев собак с подтверждённым диагнозом «бабезиоз» в Кузбасскую станцию по борьбе с болезнями животных в 2017 и 2018 гг.

Figure 2. Dynamics of visits to the Kuzbass Animal Disease Control Station by months of dogs with a confirmed diagnosis of babesiosis in 2017 and 2018.

Таблица 3. Инфицированность *D. reticulatus* бабезиями *B. canis* в Кемеровской области в 2019–2020 гг.

Table 3. Infection of *D. reticulatus* with *B. canis* in the Kemerovo region in 2019–2021

| Место сбора | Количество исследованных особей | Доля инфицированных особей, % |
|---|---------------------------------|-------------------------------|
| г. Кемерово (ул. 62 проезд) | 197 | 17,3 |
| г. Кемерово (ул. Шахтовая) | 76 | 3,9 |
| г. Новокузнецк (ул. Редаковский подъём) | 62 | 6,5 |
| Итого | 335 | 12,2 |

Рассматривая изменение доли инфицированных *D. reticulatus* в течение сезона, стоит обратить внимание на тот факт, что клещи, собранные в апреле, ещё при сохраняющемся местами снежном покрове, наименее всего инфицированы бабезиями, в то время как в мае доля инфицированных клещей достигает максимальных значений (рис. 3).

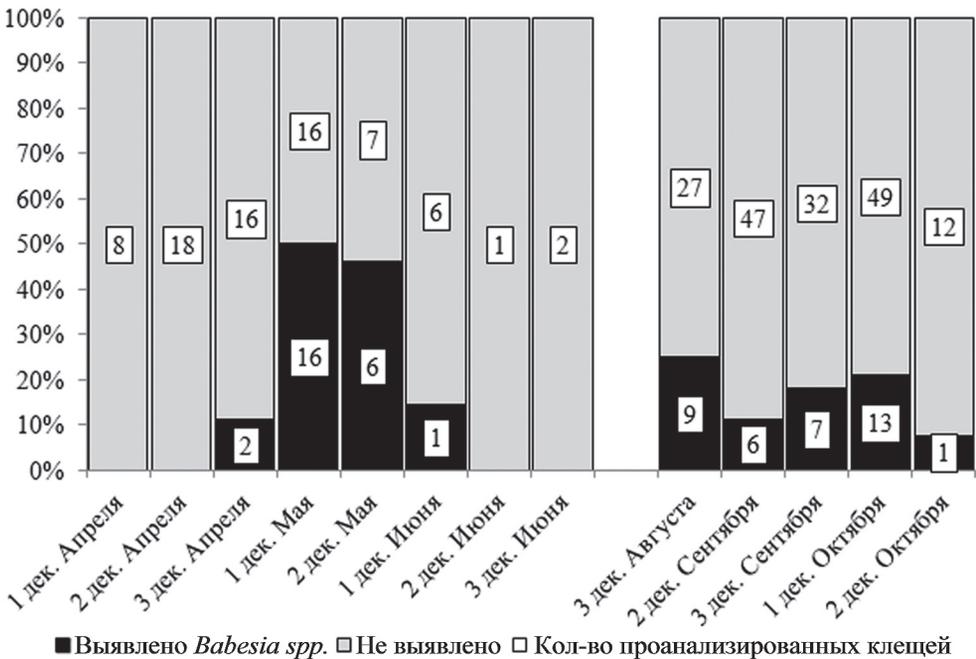


Рисунок 3. Сезонная динамика инфицирования бабезиями *Babesia* spp. луговых клещей *Dermacentor reticulatus*, собранных в окр. г. Кемерово в 2019–2021 гг.

Figure 3. Seasonal dynamics of infection with *Babesia* spp. of *Dermacentor reticulatus* collected in the vicinity of Kemerovo in 2019–2021.

По результатам ПЦР-анализа крови 103 особей мелких млекопитающих (см. табл. 2) с территории, где 17.3% взрослых *D. reticulatus* инфицированы *B. canis*, выявлена всего одна особь обыкновенной бурозубки, в крови которой была обнаружена ДНК *B. canis*.

Результаты ПЦР-анализа на наличие ДНК *B. canis* в крови промысловых зверей с территории Кузнецко-Салаирской горной области представлены в табл. 4.

Таблица 4. Результаты исследования крови диких видов млекопитающих, отловленных в Кузнецкой котловине, на наличие *Babesia canis*

Table 4. Results of a blood test of wild mammals caught in the Kuznetsk Basin for the presence of *Babesia canis*

| Вид | Количество обследованных особей | Количество особей с выявленными ДНК <i>B. canis</i> |
|---|---------------------------------|---|
| Заяц-беляк <i>Lepus timidus</i> (Linnaeus, 1758) | 12 | 3 |
| Обыкновенная лисица <i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus, 1758) | 2 | 0 |
| Европейский лось <i>Alces alces</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | 1 |
| Сибирская косуля <i>Capreolus pygargus</i> (Pallas, 1771) | 2 | 0 |

ОБСУЖДЕНИЕ

Роль иксодовых клещей в функционировании очага бабезиоза

На территории Кузнецко-Салаирской горной области подтверждено обитание девяти видов клещей семейства Ixodidae. Среди клещей, представляющих наибольшую эпизоотическую угрозу в регионе, можно выделить четыре наиболее распространённых вида с пастбищно-подстерегающим типом паразитирования. В степной и лесостепной зоне наиболее распространены клещи рода *Dermacentor* Koch, 1844, в то время как в таёжной части обитают таёжный клещ *I. persulcatus* и клещ Павловского *I. pavlovskyi*. На хорошо прогреваемых открытых и увлажнённых участках мозаично встречается *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 (Ковалевский и др., 2018; Kovalevskiy et al., 2018). По периферии Кузнецкой котловины в лесостепной зоне, в том числе в окрестностях городов Кемерово и Новокузнецк, отмечается симпатрия *D. reticulatus*, *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*.

По литературным данным, конечными хозяевами *B. canis* могут выступать: луговой клещ *D. reticulatus*, возможно, клещи рода *Haemaphysalis* C.L. Koch, 1844. Простейшие *B. canis* передаются как со слюной при укусе млекопитающего клещом, так и трансвариально при откладке клещами заражённых яиц (Крылов, 1996; Mehlhorn, 2016; Solano-Gallego et al., 2016).

Таким образом, основным переносчиком *B. canis* в регионе следует считать именно *D. reticulatus*. С учётом того, что бабезиоз собак имеет ярко выраженную сезонность с пиками в весенний и осенний периоды (рис. 2), а доля инфицированных бабезиями *D. reticulatus* составляет около 12% (табл. 3), на фоне распространения *D. reticulatus* можно утверждать, что бабезиоз собак за последние десятилетия принял характер сезонной эпизоотии с максимальными пиками заболеваемости в мае и сентябре.

Анализ сезонной динамики заражения *D. reticulatus* выявил, что среди первых клещей, собранных при ещё сохраняющемся снежном покрове, доля инфицированных бабезиями особей минимальна (рис. 3). Вероятно, паразит влияет на сезонную активность *D. reticulatus*, снижая его толерантность к субоптимальным температурным границам, из-за чего инфицированные *D. reticulatus* активизируются позже. Учитывая возможность прокармливания множества клещей на одном животном и трансвариальной передачи *B. canis*, следовало бы ожидать значительного роста доли инфицированных клещей во вторую (осеннюю) волну. Однако этого не происходит, по-видимому, из-за развития иммунного ответа в организме большинства видов млекопитающих или их невосприимчивости к патогену. Тем не менее, изучение изменения активности инфицированных и неинфицированных клещей в течение сезона требует дополнительного исследования на более репрезентативной выборке.

Функционирование и экология природного очага бабезиоза в регионе

Несмотря на складывающуюся в регионе неблагоприятную эпизоотическую ситуацию с бабезиозом собак, механизмы функционирования природного очага заболевания в Кузнецко-Салаирской горной области остаются малоизученными.

Весь цикл развития *D. reticulatus* занимает один год. Перезимовавшие взрослые особи активизируются сразу после схода снега (рис. 1), питаются и копулируют на крупных и средних млекопитающих, после чего откладывают яйца. Из яиц появляются личинки, в Кузнецко-Салаирской горной области максимальный пик их активности приходится на июнь–июль. Напившиеся на мелких, реже средних млекопитающих, личинки отваливаются и метаморфизируются в нимф, максимальный пик активности которых приходится на июль–август. Нимфы, в свою очередь, напившись на мелких, реже средних млекопитающих, так же отваливаются и превращаются в имаго. *Dermacentor reticulatus* зимует на стадии имаго. Голодные личинки и нимфы, не успевшие метаморфизировать, погибают (Арзамасов, 1961; Попов, 1962; Якименко и др., 2013). Дж. Носек отмечает возможность зимовки напившихся личинок, нимф и взрослых самок. Если напившиеся нимфы линяют следующей весной, то размер клеща значительно меньше среднего (Nosek, 1979, цит. по: Földvári et al., 2016).

Хозяевами-прокормителями луговых клещей на всех стадиях являются преимущественно млекопитающие (в Западной Сибири 55 видов), редко птицы (Якименко и др., 2013). В качестве прокормителей личинок и нимф выступают мелкие и средние млекопитающие: узкочерепная полёвка, полевая мышь, красная полёвка, водяная

полёвка *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758), заяц-беляк, ласка *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766), азиатский бурундук *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769 и др. В зависимости от района исследований основные и второстепенные прокормители представлены разными видами. В наших исследованиях прокормителями личинок и нимф оказались доминирующие виды сообщества – рыжая полёвка, обыкновенная полёвка, узкочрепная полёвка, обыкновенная и малая бурозубки. В городской черте Кемерово доля заклещевлённых мелких млекопитающих составила 10.6%. Здесь они выступали в основном в качестве прокормителей личинок и нимф *D. reticulatus*.

Так как луговые клещи с этой же территории показали инфицированность *B. canis* (17.3%), логично было бы ожидать наличия *B. canis* в крови мелких млекопитающих, выступающих прокормителями инфицированных нимф и личинок клещей, но ПЦР-анализ крови 103 особей мелких млекопитающих (табл. 2) выявил только у одной обыкновенной бурозубки наличие ДНК *B. canis*. Обнаружение ДНК *B. canis* у единичных особей мелких млекопитающих, вероятно, связано с питанием инфицированных клещей на животном. Тем не менее, достоверных фактов, подтверждающих возможность размножения этого простейшего в эритроцитах мелких млекопитающих, нет. Таким образом, несмотря на установленный факт прокормительства личинок и нимф *D. reticulatus* (видоспецифичного переносчика *B. canis*) на мелких млекопитающих, к настоящему времени нет данных, подтверждающих непосредственную вовлечённость мелких млекопитающих в жизненный цикл *B. canis*, что согласуется с литературными источниками (Mehlhorn, 2016).

Имаго *D. reticulatus*, как правило, прокармливаются на млекопитающих средних и крупных размеров, заражая последних *B. canis*. При укусе клеща бабезии попадают в кровотоки и поражают эритроциты, размножаясь в них бесполом путём, разрушают клетки с выделением в кровотоки бабезий новой генерации, готовых к атаке на другие эритроциты (Белименко и др., 2012; Leal et al., 2012). Имеются сведения о передаче *B. canis* от матери к щенкам (Földvári et al., 2016). Вероятно, внутри эритроцитов во время родов, возможно, некоторое количество *B. canis* способно проникать через плацентарный барьер. В ветеринарных клиниках Кемеровской области также были отмечены случаи рождения от самок домашних собак, переболевших бабезиозом, щенков, инфицированных бабезиями. В случае выздоровления у собак формируется нестерильный иммунитет (премуниция). Антитела к возбудителю сохраняются до его полного исчезновения (Белименко и др., 2012, 2013).

Для заболевания характерно наличие среди домашних собак бессимптомного носительства. В г. Кемерово доля бабезионосительства (в том числе бессимптомного) среди домашних собак, поступивших в ветеринарный центр КемГУ в 2018 г., оценивалась в 5%. Среди переболевших собак у 27% отмечается факт бабезионосительства после выздоровления, которое может продолжаться до года (Парадникова и др., 2019). В г. Барнаул доля бабезионосительства в 2015–2017 гг. в среднем составляла 36% от обследованного поголовья (Понамарёв и др., 2018). Пар с соавт. (2006, 2011)

указывают, что в среднем бабезии обнаруживаются примерно у 30% собак, с которыми владельцы обратились в клиники в Западной Сибири.

Известны отдельные случаи нападения клещей на домашних собак в течение всей зимы. Владельцы домашних собак охотничьих пород отмечают, что в начале фенологической зимы, после установления неглубокого снежного покрова собаки, разрывающие норы, подвергаются нападению клещей, зимующих в воздушной прослойке листопадной подстилки. Наиболее поздние нападения *D. reticulatus* отмечались до 10 ноября, т.е. примерно через полмесяца после установления устойчивого снежного покрова в регионе. В феврале 2018 г. в приёмное отделение Кузбасской станции по борьбе с болезнями животных обратился владелец с собакой, на шее которой был присосавшийся клещ. По результатам лабораторной диагностики и анамнеза был диагностирован бабезиоз. При этом было установлено, что клещ *D. reticulatus* напал на собаку на территории теплотрассы, где даже в зимние месяцы достаточно тепло. В Европе отмечается круглогодичная активность *D. reticulatus* при мягкой зиме, со среднесуточной температурой около 0°C (Földvári et al., 2016).

По сведениям Кузбасской СББЖ, заклещевлённость безнадзорных домашних собак в бесснежный период достигает 95%. В последние годы численность безнадзорных собак значительно выросла из-за запрета их отстрела согласно Федеральному закону от 27 декабря 2018 г. N 498-ФЗ «Об ответственном обращении с животными...». По сведениям Департамента по охране объектов животного мира Кузбасса участились случаи нападения стай безнадзорных собак на зайцев-беляков и косуль в охотничьих угодьях. По сообщениям КООООиР на отдельных охотничьих обходах безнадзорными домашними собаками истребляется около 20% поголовья сибирской косули. Таким образом, проникновение безнадзорных домашних собак в естественные ландшафты и их контакты с дикими животными позволяют рассматривать их, как значимых (не тушиковых) для региона промежуточных хозяев *B. canis*.

Влияние кровяного паразита *B. canis* на состояние здоровья диких животных изучено слабо. Фёльдвари с соавт. (Földvári et al., 2016) пишет о загадочности естественного цикла *B. canis* в дикой природе, так как для него нет известного хозяина-резервуара, по его мнению, эволюционно *B. canis* возник именно у одомашненных собак (или их предков) и уже с ними распространился по Земле, а не у родственных диких животных. Заражение волка *Canis lupus* Linnaeus, 1758 бабезиозом может привести к его гибели, фактических доказательств потенциальной роли волков как бессимптомных носителей нет (Földvári et al., 2016). В Хорватии посмертный анализ 109 погибших волков показал наличие у семи из них ДНК *B. canis* (Beck et al., 2017). Принимая во внимание, что собака домашняя *C. lupus familiaris* (Linnaeus, 1758) и таёжный волк *C. lupus lupus* Linnaeus, 1758 – это один биологический вид, в лесостепной зоне Сибирского региона следует ожидать возможное бессимптомное носительство *B. canis* волками подобно безнадзорным домашним собакам.

В работе Ходжича с соавт. (Hodžić et al., 2015) отмечается факт носительства *B. canis* у 1% обследованных обыкновенных лисиц. В нашем случае *B. canis* в крови обыкновенных лисиц из Кузнецкой котловины выявлены не были, что, по-видимому, связано с недостаточной выборкой (табл. 4). По мнению Фёльдвари с соавт. (2016), обыкновенную лисицу также можно исключить из потенциальных естественных резервуаров бабезиоза собак ввиду низкой доли особей, инфицированных *B. canis*. Тем не менее, роль обыкновенной лисицы в поддержании очага бабезиоза собак требует дополнительного исследования.

Стоит отметить высокую долю летней заклещевлённости личинками и нимфами зайцев-беляков в Кузнецкой котловине. Индекс обилия (в среднем до 16 луговых клещей на одном зайце-беляке) и индекс встречаемости (в среднем до 92%) могут быть в несколько раз выше, чем у многих видов мелких млекопитающих (Попов, 1962). В то же время, согласно нашим опросам охотников, промышляющих в Кузнецко-Салаирской горной области, и по собственным наблюдениям, примерно до середины октября зайцы-беляки сильно заклещевлены, но через две недели после установления устойчивого снежного покрова на добытых зайцах клещи уже отсутствуют. Вероятно, во время линьки и смены летнего наряда на зимний происходит очищение зайцев от закрепившихся на их шерсти клещей. Попов (1962) отмечает возможность зимовки *D. reticulatus* на зайцах. Несмотря на высокую заклещевлённость зайцев-беляков, ПЦР-диагностика показала относительно низкую заражённость их бабезиями – из 12 обследованных особей инфицированными оказались три.

По опросам охотников зимой на европейских лосях в Кузнецкой котловине единично обнаруживаются иксодовые клещи. В крови европейского лося, добытого в лесостепной зоне, возбудители *B. canis* были обнаружены нами методом ПЦР в большом количестве.

1 февраля 2018 г. в г. Кемерово на одомашненном северном олене *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) было обнаружено более сотни клещей, из которых 32 особи были переданы на определение в Кемеровский государственный университет. Все переданные клещи оказались самцами *D. reticulatus*. Также нами отмечен случай зимовки этих клещей на сибирской косуле (Калягин, Зубко, 2003). Тем не менее, фактов вовлечённости косуль и северных оленей в циркуляцию *B. canis* нет.

D. reticulatus обычно зимует в листопадной подстилке, редко в шерсти животных можно обнаружить самцов-имаго *D. reticulatus*, находящихся в голодном состоянии. Балашов (1967, с. 93) пишет: «Клещи с осени и до весеннего потепления остаются прикрепленными, но не питаются. Особенно распространено это явление в роде *Dermacentor*». В период спаривания самцы-имаго *D. reticulatus* периодически поглощают свежую кровь и в поисках самок могут менять места прикрепления (Балашов, 1998, с. 179). Питающиеся самки-имаго клещей рода *Dermacentor* выделяют половые аттрактанты. Под их влиянием самцы, питавшиеся 3–5 сут и способные к копуляции,

открепляются, находят готовых к спариванию самок, копулируют с ними и затем повторно присасываются вблизи от них (Sonenshine, 1985; Балашов, 1998, с. 179). Из-за прерывистого пищевого поведения *D. reticulatus* считаются важными переносчиками нескольких патогенных агентов, что является важным эпизоотическим отличием по сравнению с самцами *Ixodes* spp. (Földvári et al., 2016). Таким образом, в период размножения одни и те же инфицированные самцы-имаго *D. reticulatus* длительное время могут кусать и постоянно заражать своего прокормителя, тем самым препятствуя его полному выздоровлению и повышая вероятность инфицирования других присосавшихся клещей. Присасывание самцов и самок *D. reticulatus* в зимнее время возможно, но связано с пребыванием животного в условиях положительных температур (теплотрасса, отапливаемые хозяйственные животноводческие постройки и прочее), где сохраняется активность клещей, и они могут приступить к размножению.

Нахождение ДНК *B. canis* в крови зайцев-беляков и европейских лосей свидетельствует об их вовлечённости в функционирование природного очага в качестве резервуарных хозяев, однако их роль и значимость в этом процессе требуют уточнения, так как реакция организма этих животных на проникновение *B. canis* не изучена. Так как литературные источники не содержат сведений о находках *B. canis* в крови зайцев-беляков и европейских лосей, для подтверждения полученных результатов необходимо провести секвенирование.

Границы природного очага бабезиоза собак в Кузнецко-Салаирской горной области

Несмотря на рост заболеваемости в последние годы, количество пострадавших от бабезиоза домашних собак значительно различается в разных физико-географических провинциях Кузнецко-Салаирской горной области. Это связано с тем, что основным переносчик бабезиоза *D. reticulatus* распространён по области очень мозаично, его доля в общих сборах клещей сем. Иксодовые Ixodidae, проводимых Центром гигиены и эпидемиологии в Кемеровской области, с территории всего региона не превышает 1% (Ефимова и др., 2017; Ковалевский и др., 2018).

В пределах обсуждаемого региона *D. reticulatus* обнаружен в зоне Кузнецкой степи и лесостепи (Ковалевский и др., 2018). В северной лесостепи (окр. г. Мариинск, окр. пгт. Тяжинский) *D. reticulatus* встречается крайне редко (Чигирик, Плешивцева-Ерошкина, 1969; Kovalevskiy et al., 2018), поэтому здесь бабезиоз собак не получил распространения. Южные границы распространения бабезиоза в области также совпадают с границами ареала *D. reticulatus*. За пределами степной и лесостепной природных зон Кузнецкой котловины заражения собак регистрируются единично и связаны с выездом в лесостепные районы области. Данные о частоте заболевания собак бабезиозом, об особенностях биологии *D. reticulatus* и о расположении степных и лесостепных ландшафтов позволяют определить границы природного очага *B. canis* (рис. 4).

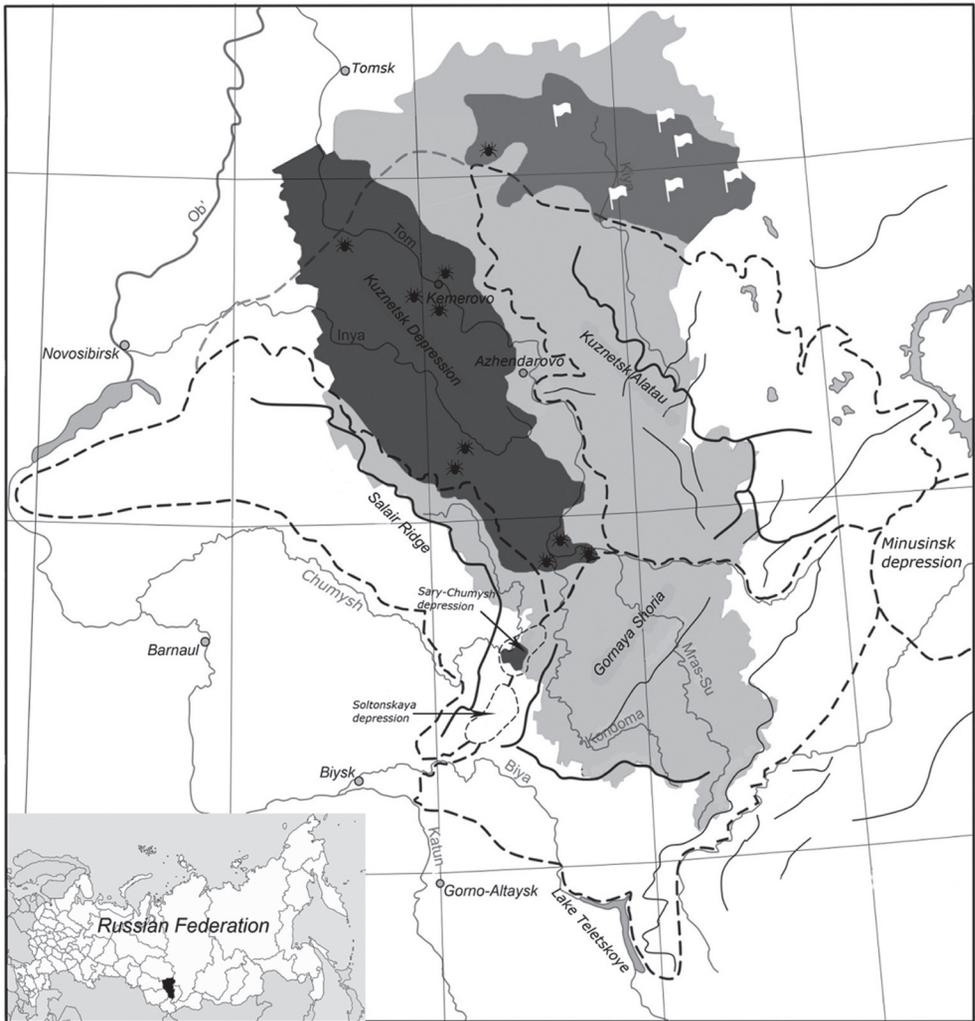


Рисунок 4. Кузнецкая степь и лесостепь (тёмно-серый) и северная Мариинская лесостепь (серый) – ареалы лугового клеща *Dermacentor reticulatus* в Кузнецко-Салаирской горной области. Территория Кемеровской области выделена светло-серым. Пунктирными линиями выделены Кузнецко-Салаирская горная область и её провинции. Чёрные клещи – места обнаружения *D. reticulatus*. Белый флажок – обследованные места, где *D. reticulatus* не обнаружен.

Figure 4. Kuznetsk steppe and forest-steppe (dark gray) and northern Mariinsky forest-steppe (grey) – habitats of the *Dermacentor reticulatus* in the Kuznetsk-Salair mountains. The territory of the Kemerovo Region is highlighted in light grey. The dotted lines highlight the Kuznetsk-Salair mountains and its provinces. Black ticks are the places where *D. reticulatus* was found. White flag – surveyed sites where *D. reticulatus* was not found.

В качестве основной причины распространения бабезиоза собак в регионе следует считать увеличение численности *D. reticulatus*, отмеченное ещё в 1990-х годах (Калягин и др., 2008).

Среди основных причин, способствующих росту численности лугового клеща, можно выделить следующие факторы:

– прекращение в начале 1980-х гг. масштабных акарицидных обработок территорий и появление большого количества заброшенных и зарастающих сельскохозяйственных полей в 1990-х гг.;

– увеличение площади лесостепи в регионе и сокращение тайги. По сравнению с 1980-ми годами площадь таёжной зоны в Кемеровской области сократилась более чем на 10% и продолжает сокращаться не только из-за лесохозяйственной деятельности, но и угледобывающей. После окончания разработки угольных пластов, даже после проведённой биологической (лесной) рекультивации, из-за нарушенного гидрорежима на местах сведённых таёжных лесов формируются более ксерофильные паразональные растительные сообщества. Общая площадь нарушенных земель в регионе оценивается в 100 тыс. га (Ковалевский и др., 2021). В результате на рекультивированных отвалах горных пород на месте сведённых таежных лесов чаще обнаруживаются именно *D. reticulatus*, а не характерный для тайги *I. persulcatus*. Именно с сокращением площади лесов, а не климатическими изменениями связывают увеличение обилия *D. reticulatus* и рост переносимых им заболеваний в Польше (Mierzejewska et al., 2017).

Подводя итог вышесказанному, можно прогнозировать в регионе дальнейшее расширение ареала *D. reticulatus*, а вместе с ним и расширение очага бабезиоза собак.

ВЫВОДЫ

1. В настоящее время бабезиоз домашних собак на территории Кузнецкой котловины принял характер сезонной эпизоотии. В период максимального подъёма заболеваемости почти у каждой второй домашней собаки, поступившей в ветеринарные учреждения, диагностируется бабезиоз.

2. Максимальный подъём заболеваемости домашних собак бабезиозом приходится на май и август–сентябрь и совпадает с максимальной активностью имаго лугового клеща *D. reticulatus*. Случаи заражения в зимние месяцы крайне редки и связаны с посещением уличных источников тепла (теплотрассы).

3. В Кузнецко-Салаирской горной области основным переносчиком бабезиоза и конечным хозяином выступает луговой клещ *D. reticulatus*. Роль *H. concinna*, как возможного переносчика *B. canis*, требует дополнительного изучения.

4. *D. reticulatus* активизируется в апреле сразу после схода снега, но клещи, инфицированные *B. canis*, в сборах обнаруживаются только в мае.

5. Границами природного очага *B. canis* следует считать границы распространения *D. reticulatus*, который, в свою очередь, предпочитает селиться по лесостепным и степным районам Кузнецкой котловины.

6. Основной причиной увеличения обилия *D. reticulatus* в регионе следует считать снижение площади темнохвойных таёжных лесов и замещение их лесостепными участками из-за чрезмерной антропогенной нагрузки. В северных лесостепных районах области бабезиоз среди собак пока встречается крайне редко, но из-за расширения ареала лугового клеща эта территория может рассматриваться в качестве потенциальной для распространения очага заболевания.

7. Основным промежуточным и резервуарным хозяином *B. canis* в окрестностях населенных пунктов следует считать безнадзорных домашних собак. В удаленных от человеческого жилья местах основная роль бессимптомного носительства бабезиоза, по-видимому, принадлежит диким животным, в крови которых обнаруживаются ДНК *B. canis*: волк, обыкновенная лисица, заяц-беляк и европейский лось. Тем не менее информация об их роли в этом процессе фрагментарна и требует дополнительного изучения. *D. reticulatus* стоит повсеместно рассматривать в качестве конечного и резервуарного хозяина *B. canis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторский коллектив выражает благодарность Т. С. Никошенко – ветеринарному врачу Кузбасской станции по борьбе с болезнями животных (г. Кемерово, Россия) за предоставленные сведения по статистике заболеваемости бабезиозом собак и А. С. Сметанину – охотоведу Кемеровской областной общественной организации охотников и рыболовов (г. Кемерово, Россия) за помощь в сборе биологического материала с диких животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзамасов И.Т. 1961. Иксодовые клещи. Минск, Издательство академии наук Белорусской ССР, 132 с. [Arzamasov I.T. 1961. Ixodid ticks. Minsk, Publishing House of the Academy of Sciences of the Belarussian USSR, 132 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) – переносчики болезней человека и животных. Ленинград, Наука, 319 с. [Balashov Yu.S. 1967. Blood-sucking ticks (Ixodoidea) – carriers of human and animal diseases. Leningrad, Nauka, 319 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. Ixodid ticks are parasites and vectors of infections. SPb., Nauka, 287 pp. (in Russian)].
- Белименко В.В., Заблоцкий В.Т., Сарухян А.Р., Христиановский П.И. 2012. Бабезиоз собак. Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные 2: 42–46. [Belimenko V.V., Zablotsky V.T., Sarukhanyan A.R., Khristianovsky P.I. 2012. Canine babesiosis. Russian Veterinary Journal. Small Domestic and Wild Animals 2: 42–46. (in Russian)]. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17670709> (19 октября 2022).
- Белименко В.В., Сарухян А.Р., Заблоцкий В.Т. 2013. Бабезиоз собак (история открытия, патогенез, клинические признаки, современные методы диагностики, терапии и профилактики). Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные 3: 46–48. [Belimenko V.V., Sarukhanyan A.R., Zablotsky V.T. 2013. Canine babesiosis (history of discovery, pathogenesis, clinical signs, modern methods of diagnosis, therapy and prevention). Russian Veterinary Journal. Small Domestic and Wild Animals 3: 46–48. (in Russian)]. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19119789> (19 октября 2022).

- Ефимова А.Р., Рудакова С.А., Дроздова О.М., Рудаков Н.В., Якименко В.В. 2017. Видовой состав переносчиков клещевых инфекций в Кемеровской области. *Фундаментальная и клиническая медицина* 2 (2): 6–13. [Efimova A.R., Rudakova S.A., Drozdova O.M., Rudakov N.V., Yakimenko V.V. 2017. Species composition of tick-borne infection vectors in the Kemerovo region. *Fundamental And Clinical Medicine* 2 (2): 6–13. (in Russian)]. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29679356> (19 октября 2022).
- Калягин Ю.С., Зубко К.С. 2003. Нахождение на косуле зимующих самцов лугового клеща. Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы VII съезда Териологического общества, Москва, Россия, 6–7 февраля 2003 г., 147–148. [Kalyagin Yu.S., Zubko K.S. 2003. Finding wintering males of the *Dermacentor reticulatus* on the roe deer. *Theriofauna of Russia and adjacent territories. Proceedings of the VII Congress of the Theriological Society, Moscow, Russia, February 6–7, 2003*, 147–148. (in Russian)].
- Калягин Ю.С., Баранов Е.Н., Богданов В.Р., Зубко К.С. 2008. Основные итоги эколого-фаунистических исследований иксодовых клещей Кемеровской области на кафедре зоологии и экологии Кемеровского государственного университета. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. Энтомологические исследования в Западной Сибири. Кемерово, Юнити, 6: 43–50. [Kalyagin Yu.S., Baranov E.N., Bogdanov V.R., Zubko K.S. 2008. The main results of ecological and faunal studies of ixodid ticks in the Kemerovo region at the Department of Zoology and Ecology of the Kemerovo State University. *Proceedings of the Kemerovo branch of the Russian Entomological Society. Entomological research in Western Siberia. Kemerovo, Unity*, 6: 43–50. (in Russian)].
- Карташов С.Н., Ермаков А.М., Ключников А.Г., Миронова Л.П., Миронова А.А., Ярошенко Н.В., Бойко В.П. 2010. Бабезиоз собак: новые экологические, молекулярно-генетические и клинико-лабораторные аспекты. *Ветеринария Кубани* 5: 22–24. [Kartashov S.N., Ermakov A.M., Klyuchnikov A.G., Mironova L.P., Mironova A.A., Yaroshenko N.V., Boyko V.P. 2010. Canine babesiosis: new ecological, molecular genetics, clinical, and laboratory aspects. *Veterinaria Kubani* 5: 22–24. (in Russian)]. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15258379> (19 октября 2022).
- Ковалевский А.В., Зубко К.С., Ефимова А.Р., Лучникова Е.М., Дроздова О.М. 2018. Распространение и некоторые особенности биологии иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) в Кузнецко-Салаирской горной области (Кемеровская область, Россия). *Паразитология* 52 (5): 403–416. [Kovalevsky A.V., Zubko K.S., Efimova A.R., Luchnikova E.M., Drozdova O.M. 2018. Distribution and some biological features of ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae) in the Kuznetsk-Salair mountain area (Kemerovo province, Russia). *Parasitologia* 52 (5): 403–416. (in Russian)]. <https://doi.org/10.7868/S0031184718050050>
- Ковалевский А.В., Тарасова И.В., Лучникова Е.М., Филиппова А.В., Воронина Л.А., Гашков С.И., Ильяшенко В.Б., Зубко К.С., Сметанин А.В., Ефимов Д.А. 2021. Лесная рекультивация угольных отвалов с позиции сохранения фаунистического разнообразия Кузбасса. *Лесоведение* 5: 509–522. [Kovalevsky A.V., Tarasova I.V., Luchnikova E.M., Filippova A.V., Voronina L.A., Gashkov S.I., Ilyashenko V.B., Zubko K.S., Smetanin A.V., Efimov D.A. 2021. Forest reclamation of coal dumps from the perspective of preserving the fauna on the example of the Kuznetsk Coal Basin. *Russian Journal of Forest Science* 5:509–522. (in Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0024114821050065>
- Крылов М.В. 1996. Определитель паразитических простейших (человека, домашних животных и сельскохозяйственных растений). Новосибирск, 605 с. [Krylov M.V. 1996. *Key to protozoan parasites (of man, domestic animals and of agricultural plants)*. Novosibirsk, 605 pp. (in Russian)].
- Парадникова С.А., Вдовина Е.Д., Баранова Е.Д. 2019. Сезонная динамика заболеваемости собак бабезиозом на территории города Кемерово. Междисциплинарные подходы в биологии, медицине и науках о Земле: теоретические и прикладные аспекты: материалы симпозиума XIV (XLVI) Международной научно-практической конференции «Образование, наука, инновации: вклад молодых исследователей», посвящённой 45-летию Кемеровского государственного университета. Кемерово, 20: 101–104. [Paradnikova S.A., Vdovina E.D., Baranova E.D. 2019. Seasonal dynamics of the incidence of babesiosis in dogs in the city of Kemerovo. *Interdisciplinary approaches in biology, medicine and geosciences: theoretical*

- and applied aspects: proceedings of the symposium XIV (XLVI) of the International scientific-practical conference «Education, science, innovations: the contribution of young researchers», dedicated to the 45th anniversary of Kemerovo State University. Kemerovo, 20: 101–104. (in Russian)].
- Понамарёв Н.М., Тихая Н.В., Новикова М.Ю. 2018. Эпизоотология babesиоза среди собак в городе Барнауле. Вестник Алтайского государственного аграрного университета. Барнаул, 5 (163): 136–141. [Ponamarev N.M., Tikhaya N.V., Novikova M.Yu. 2018. Epizootology of babesiosis among dogs in the city of Barnaul. Bulletin of the Altai State Agrarian University. Barnaul, 5 (163): 136–141. (in Russian)]. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=35315015> (19 октября 2022).
- Попов В. М. 1962. Иксодовые клещи Западной Сибири (систематика, характеристика, экология и географическое распространение отдельных видов, эпидемиологическое и эпизоотологическое значение, борьба с иксодовыми клещами). Томск, Издательство Томского университета, 260 с. [Popov V.M. 1962. Ixodid ticks of Western Siberia (systematics, characteristics, ecology and geographical distribution of individual species, epidemiological and epizootological significance, control of ixodid ticks). Tomsk, Tomsk University Press, 260 pp. (in Russian)].
- Рар В.А., Боляхина С.А., Захаренко Л.П., Астанин В.П. 2006. *Babesia canis canis* – основной инфекционный агент babesиоза собак в Новосибирской области. Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные 2: 14–16. [Rar V.A., Bolyakhina S.A., Zakharenko L.P., Astanin V.P. 2006. *Babesia canis canis* is the main infectious agent of canine babesiosis in the Novosibirsk region. Russian veterinary journal. Small domestic and wild animals 2: 14–16. (in Russian)].
- Рар В.А., Епихина Т.И., Боляхина С.А. 2011. Распространение и генетическое разнообразие babesий на территории Северного Урала, Западной Сибири и Дальнего Востока. Инфекции, передаваемые в Сибирском регионе. Новосибирск, Изд-во СО РАН, 395 с. [Rar V.A., Epikhina T.I., Bolyakhina S.A. 2011. Distribution and genetic diversity of *Babesia* in the Northern Urals, Western Siberia and the Far East. Infections transmitted in the Siberian region. Novosibirsk, Publishing House of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 395 pp. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т. 4, вып. 5). СПб., Наука, 488 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Amblyomminae (Fauna of Russia and neighbouring countries. Arachnoidea; Vol. IV, issue 5). St. Petersburg, Nauka, 488 pp. (in Russian)].
- Чигирик Е.Д., Плешивцева-Ерошкина Е.А. 1969. Иксодовые клещи Кемеровской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 423–426. [Chigirik E.D., Pleshivtseva-Eroshkina E.A. 1969. Ixodid ticks of the Kemerovo region. Medical parasitology and parasitic diseases 4: 423–426. (in Russian)].
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. 2013. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск: ООО Издательский центр «Омский научный вестник», 240 с. [Yakimenko V.V., Malkova M.G., Shpynov S.N. 2013. Ixodid ticks of Western Siberia: fauna, ecology, basic research methods. Omsk: LLC Publishing Center «Omsk Scientific Bulletin», 240 pp. (in Russian)]. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21707150> (19 октября 2022).
- Ali N., Rampazzo R.C.P., Costa A.D.T., Krieger M.A. 2017. Current Nucleic Acid Extraction Methods and Their Implications to Point-of-Care Diagnostics. BioMed Research International. 2017:9306564. <https://doi.org/10.1155/2017/9306564>
- Beck A., Huber D., Polkinghorne A., Gudankurilj A., Benko V., Mrljak V., Reljic S., Kusak J., Reil I., Beck R. 2017. The prevalence and impact of *Babesia canis* and *Theileria* sp. in free-ranging grey wolf (*Canis lupus*) populations in Croatia. Parasites & Vectors 10: 168. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2106-8>
- Dwużnik-Szarek D., Mierzejewska E.J., Rodo A., Goździk K., Behnke-Borowczyk J., Kiewra D., Kartawik N., Bajer A. 2021. Monitoring the expansion of *Dermacentor reticulatus* and occurrence of canine babesiosis in Poland in 2016–2018. Parasites & Vectors 14: 267. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04758-7>
- Földvári G., Široký P., Szekeres S., Majoros G., Sprong H. 2016. *Dermacentor reticulatus*: a vector on the rise. Parasites & Vectors 9:14. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1599-x>

- Hodžić A., Alić A., Fuehrer H.-P., Harl J., Wille-Piazzai W., Duscher G.G. 2015. A molecular survey of vector-borne pathogens in red foxes (*Vulpes vulpes*) from Bosnia and Herzegovina. *Parasites & Vectors* 8: 88. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-0692-x>
- Integrated Taxonomic Information System (ITIS) on-line database. [ht tps://doi.org/10.5066/F7KH0KBB](https://doi.org/10.5066/F7KH0KBB)
- Irwin P.J. 2009. Canine babesiosis: from molecular taxonomy to control. *Parasites & Vectors* 2 (1): S4. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-2-S1-S4>
- Kovalevskiy A.V., Zubko K.S., Efimova A.R., Luchnikova E.M., Drozdova O.M. 2018. Distribution and some biological features of Ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae) in Kuznetsk-Salair mountain area (Kemerovo province, Russia). *Entomological Review* 98 (9): 1379–1388. [ht tps://doi.org/10.1134/S0013873818090154](https://doi.org/10.1134/S0013873818090154)
- Leal P.D.S., Flausino W., Lopes C.W.G. 2012. Diagnosis of concomitant infections due to *Neospora caninum*, *Babesia canis* and *Ehrlichia* spp. in adult canine Golden Retriever breed – Case report. *Revista Brasileira de Medicina Veterinária* 34 (1): 47–51.
- Mehlhorn H. (Ed.) 2016. *Encyclopedia of Parasitology*. Berlin, Heidelberg, Springer, 3084 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-43978-4>
- Mierzejewska E.J., Pawelczyk A., Radkowski M., Welc-Falęciak R., Bajer A. 2015. Pathogens vectored by the tick, *Dermacentor reticulatus*, in endemic regions and zones of expansion in Poland. *Parasites & Vectors* 8:490. [ht tps://doi.org/10.1186/s13071-015-1099-4](https://doi.org/10.1186/s13071-015-1099-4)
- Mierzejewska E.J., Estrada-Peña A., Bajer A. 2017. Spread of *Dermacentor reticulatus* is associated with the loss of forest area. *Experimental and Applied Acarology*. 72: 399–413. <https://doi.org/10.1007/s10493-017-0160-8>
- Solano-Gallego L., Sainz Á., Roura X., Estrada-Peña A., Miró G. 2016. A review of canine babesiosis: the European perspective. *Parasites & Vectors* 9: 336. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1596-0>
- Sonenshine D.E. 1985. Pheromones and other semiochemicals of the Acari. *Annual Review of Entomology* 30: 1–28. [ht tps://doi.org/10.1146/annurev.en.30.010185.000245](https://doi.org/10.1146/annurev.en.30.010185.000245)

FUNCTIONING OF THE NATURAL FOCUS OF CANINE BABESIOSIS IN THE KUZNETSK-SALAIR MOUNTAINS (KEMEROVO REGION, RUSSIA)

A. V. Kovalevskiy, E. M. Luchnikova, E. D. Vdovina, K. S. Zubko,
M. A. Noskov, S. N. Yakovleva, I. S. Grebenshchikov

Keywords: babesiosis, *Babesia canis*, *Dermacentor reticulatus*, ticks, natural focus.

SUMMARY

The article presents the results of our own research and a review of literature on the distribution and some ecological features that contribute to the maintenance of the canine babesiosis natural focus in the Kuznetsk-Salair mountains. Among all admissions of dog owners to the Kuzbass Station for the Control of Animal Diseases, the proportion of dogs diagnosed with babesiosis was 17%. During the period of the maximum rise, this diagnosis was true for every second dog. Among *Dermacentor reticulatus* ticks (the main vector of *Babesia canis*), the proportion infected with *B. canis* constituted about 12%. Among wild animals, *B. canis* was revealed in the blood of the *Lepus timidus* and the *Alces alces*. The boundaries of the distribution of *D. reticulatus* in the region corresponded to the boundaries of the forest-steppe, which, in turn, is increasing due to the reduction in the area of dark coniferous taiga forests due to excessive anthropogenic impact.

УДК 576.895.42:595.421:574.34

**ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ТАЕЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS* SCHULZE, 1930
(ACARINA, IXODIDAE) В ОКРЕСТНОСТЯХ
БАЙКАЛЬСКОГО ТРАКТА (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

© 2022 г. Ю. А. Вержуцкая^{а,*}, Д. Б. Вержуцкий^а,
Е. И. Андаев^а, А. Я. Никитин^а

^аФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт
Роспотребнадзора, ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047 Россия
*e-mail: linika@mail.ru

Поступила в редакцию 14.10.2022 г.

После доработки 03.11.2022 г.

Принята к публикации 19.11.2022 г.

Байкальский тракт имеет протяженность около 70 км и связывает г. Иркутск с поселком Листвянка, находящимся на побережье озера Байкал. Для тракта характерны интенсивное движение автотранспорта и значительная рекреационная нагрузка с расположением вблизи полотна дороги множества садоводств, коттеджных поселков и туристических баз. Средняя численность таежного клеща за все годы наблюдений в окрестностях тракта составила 27.4 ± 4.96 особей на флаго-час, при максимально зарегистрированном обилии в 255 особей на флаго-час. В окрестностях этой автодороги выделены ядра популяций таежного клеща – участки с высокой и устойчивой численностью таежного клеща. В пространственной динамике клещевого населения наблюдается возрастание средней численности и плотности населения таежного клеща по мере удаления от города, которое достигает максимумов в середине тракта (30–52 км – в среднем 41.1 ± 9.2 особей на флаго-час, до 90% маршрутов заселены клещами), а затем вновь снижается при приближении к оз. Байкал. В многолетней динамике его численности отмечено изменение структуры клещевого населения начиная с 2018 г.: уменьшение доли маршрутов без клещей и возрастание доли маршрутов со средней и выше средней численностью клещей. На основе проведенных исследований можно достаточно обоснованно предполагать, что в окрестностях Байкальского тракта расположены три популяции таежного клеща, характеризующиеся своеобразием пространственной структуры численности и ее динамики.

Ключевые слова: таежный клещ, динамика численности популяций, пространственная структура популяций, Верхнее Приангарье

DOI: 10.31857/S0031184722060059, EDN: FIVNER

Верхнее Приангарье в физико-географическом отношении занимает юг Восточной Сибири, в административном – южную часть Иркутской области. Ключевым участком исследования особенностей пространственной структуры у популяций таежного клеща на территории Верхнего Приангарья выбран правый берег р. Ангара, от г. Иркутска (52°17' N, 104°16' E) до пос. Листвянка (51°51' N, 104°51' E), пересекаемый Байкальским трактом (часть федеральной трассы М55 с обозначением М55Л). Расположение тракта – между Байкалом и областным центром – определяет его преимущественно туристическо-рекреационную функцию (Бобрышев, 2011), а также значительную урбанизацию – около 3 тыс. га земель по обеим сторонам тракта занимают поселения, дачи и базы отдыха, причем общая площадь земель рекреационно-хозяйственного назначения вокруг г. Иркутска составляет 13 тыс. га (Зедгенизов, 2016). Таким образом, на долю Байкальского тракта приходится почти четверть (23%) используемых земель в окрестностях областного центра.

От 60 до 80% и более всей заболеваемости населения клещевым энцефалитом (КЭ) и иксодовыми клещевыми боррелиозами (ИКБ) в Иркутской области приходится на южную её часть, где вокруг крупных городов существуют наиболее активные очаги КЭ и ИКБ (Никитин, Антонова, 2005; Козлова, 2008). Из них особое внимание заслуживают очаги в окрестностях Байкальского тракта. В первом десятилетии XXI века около 30% всех случаев присасывания клещей к людям, посетившим рекреационную зону г. Иркутска, было связано с пребыванием на Байкальском тракте (Козлова, 2008). На долю данного направления приходилось 31% от числа всех случаев заболеваний клещевым энцефалитом, регистрируемых в г. Иркутске за период с 1995 по 2016 гг., и 23% заболеваний иксодовым клещевым боррелиозом в 2005–2013 гг. (Мельникова, Андаев, 2017), а в период 2005–2020 гг. (Мельникова и др., 2021б) – уже 44% всех заболеваний клещевым энцефалитом и 35% иксодовым клещевым боррелиозом. Таким образом, можно констатировать, что доля заражений людей клещевыми инфекциями, связанная с нападениями клещей в окрестностях Байкальского тракта, за последнее десятилетие существенно увеличилась. Другие рекреационные направления вокруг города менее значимы, например, вклад Голоустненского тракта в структуру заболеваемости населения КЭ не превышает 14% (Мельникова, Андаев, 2017). Таким образом, территория вдоль Байкальского тракта уже с конца 80-х годов XX века остается наиболее неблагополучной в Приангарье в отношении риска заражения инфекциями, передающимися иксодовыми клещами (Никитин, Антонова, 2005).

На территории Приангарья зарегистрировано 6 видов иксодовых клещей (Данчинова, 2006; Данчинова и др., 2007). На территории вдоль Байкальского тракта обитают три вида иксодид – *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (таежный клещ); *Dermacentor silvarum* Olenov, 1932; *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844. Первый вид абсолютно преобладает, другие два встречаются единично. Отмечена находка *H. japonica* doug-

lasi Nuttall et Warburton, 1915 в окрестностях рассматриваемого тракта (Мельникова и др., 2021б). Численность таежного клеща вдоль тракта является объектом постоянного внимания профильных организаций, занимающихся проблемами профилактики клещевых инфекций. Однако исследователи преимущественно ограничивались ежегодными наблюдениями на определенных стационарных площадках и маршрутах, не обследуя территорию вдоль тракта по всей протяженности, поскольку эта работа требует многократно больше кадровых, временных и материальных ресурсов. Соответственно, хотя вопрос о возможном существовании вдоль Байкальского тракта нескольких популяций клещей формулировался и ранее (Никитин, Сосунова, 2003; Никитин, Антонова, 2005), решить его не представлялось возможным.

Относительно недавно (Вержуцкий, Вержуцкая, 2015) опубликованы первые результаты изучения в 2012–2014 гг. пространственной организации населения клеща *I. persulcatus* в пределах всего Байкальского тракта. В цитируемой статье была показана выраженная неравномерность в распределении клещей по обследованным участкам по обеим сторонам трассы на всем протяжении тракта (7–68 км). В данной публикации изложенные ранее предварительные результаты исследований дополнены новыми данными по обследованию указанной территории в 2018, 2020 и 2021 гг., а также проведено обобщение всех имеющихся материалов, собранных при осуществлении указанных работ. Цель работы – рассмотреть особенности пространственного распределения таежного клеща *I. persulcatus* в окрестностях Байкальского тракта (Иркутская область). В связи с этим поставлены задачи: картографировать пространственное размещение клещей на отдельных выделах ключевого участка и описать особенности и динамику распределения клещей.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ КЛЮЧЕВОГО УЧАСТКА ИССЛЕДОВАНИЯ И ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ИЗУЧЕНИЯ КЛЕЩЕВОГО НАСЕЛЕНИЯ

Ключевой участок исследования находится на правом берегу Иркутского водохранилища от г. Иркутска до пос. Листвянка, расположенного на берегу озера Байкал в непосредственной близости от истока реки Ангары. Указанные населенные пункты соединяются федеральной автомобильной трассой «Байкальский тракт», окрестности которого представляет собой рекреационную зону г. Иркутска. С юго-западной стороны район исследований ограничен акваторией Иркутского водохранилища, с юго-востока – акваторией Байкала. С северо-запада расположены сельскохозяйственные и селитебные территории, непосредственно прилегающие к границам г. Иркутска, одновременно служащие барьером на пути возможного распространения клещей. С северо-востока существенные преграды для распространения клещей отсутствуют до долины р. Ушаковка и Онетского хребта, разделяющего бассейны рек Крестовая и Бугульдейка. Общая площадь всей территории в указанных границах составляет около 1000 км².

Рельеф местности на правом берегу Иркутского водохранилища в основном равнинно-холмистый, в физико-географическом отношении эта территория является юго-восточной частью Иркутско-Черемховской предгорной равнины. При приближении к Байкалу рельеф сменяется на горный (Приморский хребет) и на протяжении последних 10–12 км тракта крутые склоны гор подступают вплотную к Байкалу (Бром, 1959; Географическая..., 2017, 2019).

Климат данной местности резко континентальный, атмосферное увлажнение оптимальное (индекс сухости 0.45–1.00), лето относительно теплое (сумма температур воздуха выше 10°C – более 1000), зима умеренно суровая со средней температурой воздуха в самом холодном месяце года – январе – выше: –30°C (Географическая..., 2017). Близость Байкала оказывает значительное влияние на климатические особенности окрестностей Байкальского тракта, сглаживая амплитуду колебаний температуры, обеспечивая повышенную влажность воздуха и почвенной подстилки, оказывая отопляющее действие зимой и охлаждающее – летом (Географическая..., 2017). При этом существует градиентность влияния Байкала по мере удаления от озера к областному центру. Например, снежность зимы на протяжении тракта неодинакова – примерно до границы 15–20 км от г. Иркутска зимы малоснежные с максимальной высотой снежного покрова менее 50 см, ближе к Байкалу – зимы снежные, максимальная высота снежного покрова здесь более 50 см (Географическая..., 2017). Известно, что необычно сильное снижение температуры почвенной подстилки в отдельные периоды года приводит к самым неблагоприятным последствиям для таежного клеща, как и для европейского лесного (Сироткин, Коренберг, 2018). Высокий снежный покров, под которым сохраняется стабильный температурный режим поверхности почвы, увеличивает шансы выживания всех зимующих фаз таежного клеща (личинок, нимф, голодных имаго), мелких млекопитающих – прокормителей клещей и травяного яруса растительности, что в перспективе также способствует выживаемости последних.

Градиентность влияния Байкала вдоль Байкальского тракта существенно смягчается влиянием водохранилища Иркутской ГЭС. Иркутское водохранилище образовано путем возведения плотины на р. Ангара в черте г. Иркутска в 1950–1959 гг. Наиболее интенсивное заполнение ложа водохранилища произошло в 1956–1958 гг., когда уровень водной поверхности у плотины был поднят на 28 м и подпор воды дошел до Байкала (Бром, 1959). В результате заполнения водохранилища ушла под воду вся бывшая долина р. Ангара от Иркутска до Байкала, где были расположены свыше 200 населенных пунктов, участки шоссейной дороги Иркутск–Листвянка и Транссибирской железнодорожной магистрали. Оказались затопленными водой 323 км² сельскохозяйственных земель (Географическая..., 2019). Часть населенных пунктов была перенесена выше по берегу, часть перевезена в более отдаленные районы, остальные ликвидированы. Образовалось водохранилище протяженностью 65 км и шириной от 0.9 км в истоке до 4 км у плотины, не считая заливов, сильно изрезав-

ших берега. Эти заливы возникли на месте долин бывших притоков Ангары, некоторые из них простираются до 11 км в стороны от главного бассейна (Бром, 1959; Географическая..., 2019). Водохранилища такой большой емкости, как Иркутское (среднемноголетний объем воды 27 км³), оказывают существенное влияние (отепляющее зимой и охлаждающее летом) на климат в прибрежной зоне до 5–10 км по обе стороны от берегов. Кроме того, наблюдаются изменения суточных температур воздуха, значительное увеличение суммы температур свыше 10°C, повышение влажности, расширение продолжительности безморозного периода года за счет увеличения количества относительно теплых осенних дней, образование незамерзающих зимой полыней возле плотины. Для каскада Ангарских водохранилищ, в число которых входит Иркутское, прогнозировалось ухудшение эпидемиологической ситуации по клещевому энцефалиту (Данчинова, 1990), поскольку отепляющее и увлажняющее влияние водохранилищ в целом улучшает условия выживания иксодовых клещей и их прокормителей как при зимовке, так и в теплое время года.

В соответствии с районированием ареала таежного клеща в Евразии по климатическим показателям (Коренберг, 1979; Коренберг и др., 2013) территория окрестностей Байкальского тракта находится в пределах Западнобайкальского регионального комплекса популяций таежного клеща, который в свою очередь входит в Среднесибирско-Забайкальскую часть ареала таежного клеща. Данная часть ареала характеризуется суровостью климата и большими перепадами температур, что обуславливает здесь характерную особенность размещения клещей – их приуроченность к межгорным долинам с более мягким климатом. Большая часть Западнобайкальского регионального комплекса популяций таежного клеща живет в условиях слабой для клещей теплообеспеченности (сумма температур 1600–1800 за период с температурой выше +5°C) и низким для клещей показателем увлажнения 0.25–0.45. При таких климатических показателях возможное суммарное количество активизирующихся имаго на маршруте протяженностью 1 км не превышает 300 (Коренберг, 1979). Близость Байкала с прилегающим водохранилищем и изрезанность рельефа создают намного более благоприятные для клещей микроклиматические условия в отдельных биотопах.

Систематические работы по учету численности таежного клеща на территории окрестностей Байкальского тракта в XX веке проводились институтом Географии Сибирского отделения Академии Наук. В доступных источниках имеется четыре карты населения иксодовых клещей (Карта..., 1962; Опыт..., 1974; Вершинина и др., 1991; Атлас..., 2004).

Согласно карте 1962 г. (Карта..., 1962), население таежного клеща в окрестностях тракта характеризовалось двумя уровнями численности: высокой – более 10 особей на 1 человеко-час (верхний предел численности не указан) и низкой – до 10 особей на 1 человеко-час. При этом высокая численность была приурочена к березовым и осиновым травяным разреженным лесам (которые примыкали к тракту на участке

примерно от пос. Молодежного (10 км) до середины тракта – справа от тракта, и на участке от середины тракта к Байкалу – с обеих сторон тракта и уходили широкими полосами на север к Голоустненскому тракту), а низкая численность – к сосновым и сосново-лиственничным лесам, а также к окрестностям болот, расположенных вдоль русел притоков Ангары.

На карте 1974 г. (Опыт..., 1974) в окрестностях тракта выделено три типа населения иксодид: подтаежный (*I. persulcatus*, местами в сочетании с *D. silvarum*), переходный от подтаежного к лесному (*I. persulcatus*, местами в сочетании с *D. silvarum* и *D. nuttalli*) и средне- и южнотаежный (только *I. persulcatus*). Средне- и южнотаежный тип населения занимал небольшие островки в центральной части ключевого участка, расположенные к северо-востоку от тракта. Большую часть левой стороны тракта от тракта на северо-восток, включая прибрежную зону оз. Байкал примерно до пос. Большое Голоустное, охватывал подтаежный тип населения. По правую сторону тракта, включая прибрежную зону оз. Байкал, примерно до пос. Большие Коты наблюдался переходный от подтаежного к лесному тип населения иксодовых клещей. По всей территории окрестностей тракта для всех рассмотренных типов населения показана низкая численность таежного клеща (от 1 до 10 особей на 1 км), в локальных местообитаниях численность повышается, верхний предел численности не упоминается.

В работе Т.А. Вершининой с соавт. (1991) также приведена карта населения клещей. Наиболее высокая (более 20 экз. на 1 человеко-час) численность клещей в окрестностях тракта отмечена между пос. Бурдаковка и Большая Речка, где в лиственных и смешанных светлохвойно-лиственных лесах встречается *I. persulcatus*, местами в сочетании с *D. silvarum*. К северу от Бурдаковки, вокруг пос. Патроны, а также от Большой Речки к Байкалу (исключая окрестности Листвянки) обилие клещей повышенное (11–20 экз. на человеко-час), встречается только *I. persulcatus*. От Иркутска и пос. Пивовариха почти до пос. Патроны и после него до пос. Бурдаковка обозначена очень низкая (менее 1 экз. на 1 час) численность таежного клеща. В горах, подступающих к Байкалу, в районе пос. Листвянка встречались лишь единичные клещи *I. persulcatus*. Возле г. Иркутска, в долине р. Ушаковка в сторону Пивоварихи и в окрестностях пос. Бурдаковка показаны луговые участки, заселенные длиннохвостым сусликом и используемые под выпас сельскохозяйственных животных, где численность клещей может быть повышенной (11–20 экз. на 1 час) за счет *D. nuttalli*, но обитают также *I. persulcatus* и *D. silvarum*.

Кроме того, авторами разработана карта-схема балльной оценки «акарологической насыщенности» территорий пригородной зоны г. Иркутска. Выделены зоны акарологической насыщенности, среди которых в качестве наиболее опасной зоной выделены окрестности пос. Большая Речка (равновесное соотношение природных комплексов со средней и высокой численностью таежного клеща). На остальной обширной

территории правого берега Ангары показаны зоны 5 и 6 – доминирование природных комплексов со средней численностью таежного клеща, преимущественно в сочетании с участками высокой (6) или низкой (5) численности паразита. При приближении к Иркутску численность клещей, по данным этого источника, снижается до средней и низкой (баллы 4, 3), как и при приближении к Байкалу, где уже представлены участки с полным отсутствием клещей (баллы 4, 3 и 2).

В более поздней публикации (Атлас..., 2004) для основной части тракта (примерно от 10 км почти до самого пос. Листвянка) показан таежный тип населения с обитанием, судя по принятым в карте обозначениям, только одного вида *I. persulcatus*. Его численность определена как низкая (менее 1 экз. на 1 час контакта человека с природным окружением) с повышением (верхний предел не указан) в локальных местообитаниях (горных распадках, долинах рек и ручьев, окрестностях населенных пунктов). Ближе к пос. Листвянка, на побережье Байкала численность таежного клеща обозначена как низкая (местность также отнесена к таежному типу населения с низкой численностью без повышения в локальных местообитаниях). На территории, непосредственно прилегающей к г. Иркутску до пос. Маркова и к северо-востоку от города, а также в долине р. Бурдаковка, показано обитание подтаежного типа населения, представленного *I. persulcatus*, местами в сочетании с *D. silvarum*. При этом возле города численность клещей «может быть высокой в локальных местообитаниях», а в качестве локальных местообитаний выделены дренированные участки на заболоченных территориях. Островок в долине р. Бурдаковка охарактеризован как участок с низкой численностью клещей с повышением в локальных местообитаниях.

Ни на одной из рассмотренных карт не указан верхний предел численности таежного клеща в локальных местообитаниях, где возможна его высокая или повышенная численность. Этот пробел восполнен в работе Т.А. Вершининой с соавт. (1991) по исследованиям, проведенным в окрестностях Байкальского тракта в 1988 и 1990 гг. Наиболее высокие численности наблюдались в окрестностях пос. Патроны (109.0 клещей на 1 человеко-час), пос. Бурдаковка (40.0 экз.) и 19 км тракта (41.3). На остальных учетных маршрутах обилие имаго не превышало 25 экз. на 1 человеко-час. Средняя численность таежного клеща по всем обследованным биотопам (20 учетов) в при трактовой зоне в 1988 г. составила 16.7, а в 1990 г. – 67.1 особей на 1 человеко-час. В работе отмечается абсолютное доминирование *I. persulcatus* среди других видов иксодовых клещей в сборах на всех территориях рекреационной зоны г. Иркутска. Присутствовали в сборах также малочисленные *D. silvarum*, *D. nuttalli* и *H. concinna*.

Рассматривая результаты указанных выше исследований, можно сделать вывод, что в 60–70-х гг. XX столетия в окрестностях Байкальского тракта преобладали участки с низкой численностью таежного клеща, в 80- и 90-е – со средневысокой и затем, в начале 2000-х, снова с низкой. Однако следует учитывать, что карты составлялись путем экстраполяции данных, т.е. информацию об акарологической обстановке

конкретных ландшафтов экстраполировали на сходные в природном отношении местности без проведения сплошных учетов (Вершинина и др., 1991).

Все перечисленные выше авторы подтверждают обитание на территории *I. persulcatus* и *D. silvarum*. На картах 1974 г. и 1991 г. (Опыт..., 1974; Вершинина и др., 1991) указано также обитание здесь *D. nuttalli*, но в более поздней работе (Атлас..., 2004) нет упоминания о присутствии на рассматриваемой территории этого вида. В наших сборах в окрестностях тракта *D. nuttalli* не встречался. В одной из публикаций (Вершинина и др., 1991) упомянут клещ *H. concinna*, но без четкой привязки к территории тракта, а только как обитатель пригородной зоны г. Иркутска. В наших сборах на территории окрестностей Байкальского тракта *H. concinna* встречался единично.

Для всех четырех указанных видов на территории окрестностей тракта существуют биотопы, пригодные и оптимальные по микроклиматическим показателям. Так, обитатель разреженных переувлажненных лесов клещ *H. concinna* был встречен нами на 43-м и 58-м км тракта в небольших по площади болотистых биотопах. Условия для *I. persulcatus* в притрактовой зоне есть повсеместно, поскольку здесь наибольшее распространение имеют березовые и сосновые леса с примесью, на различных выделах, сибирской лиственницы, ели, пихты, кедра (сосны сибирской), осины, с хорошо развитым подлеском, густым разнотравьем и развитой лесной подстилкой. Также вдоль Байкальского тракта фрагментарно представлены и подтаежные светлохвойные комплексы. Клещ *D. silvarum*, как типичный лесостепной вид, в наших сборах на данной территории встречался единично (например, на 43 км). На прилегающих к Байкалу крутых склонах южной экспозиции развиты остепненные фитоценозы с характерной ксерофитной растительностью, здесь возможно обитание клеща *D. nuttalli*. На картах 1991 г. указывалось обитание этого вида в районе поселков Бурдаковка и Пивовариха, на луговых участках, заселенных длиннохвостым сусликом и используемых под выпас сельскохозяйственных животных (Вершинина и др., 1991), однако в наших сборах в окрестностях тракта *D. nuttalli* не обнаружен.

Антропогенная трансформация ландшафтов Прибайкалья затронула и Байкальский тракт. Не считая затопления биотопов клещей при возведении плотины в середине прошлого века, в современный период продолжают развиваться и расширяться в сторону Байкала массовой малоэтажной застройки со стороны Иркутска, производится расширение дорожного полотна тракта, что ведет к уничтожению многих пригодных для жизнедеятельности таежного клеща биотопов, а также к вытаптыванию и осветлению уцелевших. Кроме того, следует отметить как важные факторы, влияющие на численность клещей, прямое уничтожение этих членистоногих на людях и домашних животных (собаках, кошках), резкое сокращение скота в деревнях, пожары, прокладывание просек и дорог, уменьшение площадей, пригодных для проживания как мелких, так и крупных диких млекопитающих, являющихся естественными прокормителями для разных фаз развития клещей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методологическую основу настоящей публикации составили работы Э.И. Коренберга (Коренберг, 1979; Коренберг, Ковалевский, 1986) по пространственному распределению клещей, модифицированные нами в части выделения классов численности с учетом высокой численности таежного клеща на рассматриваемой территории. Обследовались лесные массивы, прилегающие к Байкальскому тракту с обеих сторон. Учеты численности имаго таежного клеща проведены стандартным методом на флаг с растительности в период пика весенне-летнего обилия клещей (последняя декада мая – первая декада июня) в течение шести лет: 2012, 2013, 2014, 2018, 2020 и 2021 гг. Показатель численности выражен числом особей на флаго-час. Участки обследования старались максимально широко распределять вдоль тракта от Иркутска до Листвянки. Километраж Байкальского тракта начинается с центра г. Иркутска и до 6 км большая часть территории занята жилой и хозяйственной застройкой, поэтому учеты проводили вдоль тракта, начиная с 7-го по 67-й км. Стандартным по величине маршрутом принят учет клещей на участке одним сборщиком в течение 12 мин (0.2 флаго-часа). Для нивелирования влияния отдельных «микроконцентраций» клеща, попадающих или не попадающих в учет, в большинстве случаев на каждом участке в один учет проводилось не менее двух параллельных маршрутов, с расстояниями между ними от 30 до 50 м. Определенной дискретности распределения маршрутов полностью избежать не получилось. Это было вызвано как техническими сложностями выполнения работы, особенностями рельефа, свежими гарями и полным отсутствием на некоторых отрезках тракта лесных дорог, так и невозможностью посещения отдельных выделов местности из-за их закрытого режима. Тем не менее общую картину распределения клещей, как нам представляется, удалось выявить достаточно хорошо. Всего за 6 лет исследований пройдено 848 маршрутов, затрачен 171 флаго-час, собрано 5110 имаго таежного клеща (табл. 1).

Таблица 1. Объем работ и собранного материала

Table 1. Scope of work performed and collected material

| Год | Количество выездов | Количество точек (маршрутов) | Затрачено флаго-часов | Собрано клещей | | |
|-------|--------------------|------------------------------|-----------------------|----------------|--------|-------|
| | | | | Самок | Самцов | Всего |
| 2012 | 9 | 139 | 27.6 | 238 | 236 | 474 |
| 2013 | 11 | 155 | 30.6 | 358 | 337 | 695 |
| 2014 | 8 | 126 | 27.6 | 307 | 337 | 644 |
| 2018 | 7 | 116 | 25.8 | 678 | 685 | 1363 |
| 2020 | 10 | 158 | 28.5 | 562 | 607 | 1169 |
| 2021 | 11 | 154 | 31.3 | 402 | 363 | 765 |
| Итого | 56 | 848 | 171.3 | 2545 | 2565 | 5110 |

Все точки обследования фиксировались и привязывались к местности с помощью GPS-навигатора Garmin 62S. Карты составлены в программе ArcgisPro. В качестве карты-подложки использованы карты World Imagery, базовый слой OpenStreetMap – на нем визуализированы речная сеть, дороги, растительность (леса) и населенные пункты. На карту-подложку наложен

пользовательский слой (слой результатов собственных исследований), состоящий из названия точки (в качестве названия использован номер километра Байкальского тракта, где произведены учеты), географических координат маршрута и показателя численности клещей. Карта оформлена в двух вариантах (стилях): 1) стиль «Числа и количества (цвет)», где для представления числовых или ранжированных данных использованы различные размеры символов (чем крупнее символ, тем больше значение) и цвета (для символа, обозначающего уровень обилия «0», применяли отсутствие заливки цветом) – карта обозначена как «классическая»; 2) стиль «карта интенсивности», где области с высокими показателями обилия переносчика отображаются более темными цветами. Первый вариант позволяет увидеть подробности распространения клещей в пространстве, в том числе точки с нулевой численностью, второй – акцентирует внимание на «опасных» областях, т.е. участках с высокой численностью клещей.

В «карте интенсивности» принято автоматическое ранжирование, предложенное программой. Ранжирование данных в классическом варианте карты произведено вручную. Для этого создано семь классов с пользовательскими диапазонами данных: 0 особей на флаго-час: 0.1–10, 11–50, 51–100, 101–150, 151–200, 201–260. Программа предлагает выделять границы классов численности, исходя из стандартных статистических методов ранжирования ряда, однако для наших задач такой вариант не подходит, поскольку не учитывает некоторые биохорологические особенности населения таежного клеща. Диапазон с нулевой численностью в случае с клещами имеет важное значение. Отсутствие клещей на территории в момент обследования не всегда означает полное отсутствие здесь вида. Этот результат не исключает возможности появления клещей в данной локации в следующем сезоне, т.е. территорию могут занимать так называемые микроконцентрации клещей, которые характеризуются эфемерностью и неустойчивой численностью (Коренберг, 1979). Участки, свободные от клещей, оконтуривают границы пятен низкой, средней и высокой численности клещей, при этом контуры пятен динамичны во времени и от сезона к сезону могут меняться. В качестве показателя низкой численности клещей в условиях Верхнего Приангарья нами принят диапазон в границах от 0.1 до 10 имаго на флаго-час, средней – численность от 11 до 50 особей на флаго-час. Высокими уровнями численности таежного клеща в условиях Верхнего Приангарья мы обозначаем уровни выше среднего, т.е. 51 имаго на флаго-час и выше. Участки с очень высокой и устойчивой численностью клещей необходимо выделять отдельно. Крупные пятна с наиболее высокой численностью, устойчиво существующие на протяжении нескольких лет и, несмотря на ежегодные изменения конфигурации пятна, остающиеся практически неизменными в центральной части, следует считать ядрами популяции клещей (Коренберг, 1979). Понятно, что при таком подходе ранги численности не могут быть равны по интервалу и ранжирование носит интегрированный характер, позволяющий использовать не только количественные, но и качественные характеристики (табл. 2). Картирование участков с определенным классом численности позволяет наглядно представить пространственную структуру клещевого населения.

Статистическая обработка материалов проведена стандартными методами описательной статистики (совокупности данных характеризовали через среднеарифметические и ошибки средних, медиану, моду, размах). Распределения сравнивали с помощью критерия χ^2 , для оценки влияния факторов использовали дисперсионный анализ, для оценки связи между рядами применяли корреляционный анализ (Рокицкий, 1973; Закс, 1976). Все статистические расчеты проведены в программе MS Excel.

Таблица 2. Принятые в настоящей работе классы численности клещей**Table 2.** Classes of ticks abundance adopted in this work

| Класс (ранг) численности | Численность | |
|--------------------------------|--|---|
| | Интервал (численность имаго на флаго-час) | Градация (качественная характеристика) |
| I | 0 | Клещи отсутствуют |
| II | 0.1–10 | Низкая численность |
| III | 11–50 | Средняя |
| IV | 51–100 | Выше средней |
| V | 101–150 | Высокая |
| VI | 151–200 | Очень высокая |
| VII | Свыше 200 | Максимальная |

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам учетов численности составлены карты размещения таежного клеща в окрестностях Байкальского тракта, на которых наглядно представлены пространственная структура клещевого населения и ее многолетняя динамика (рис. 1 и 2). Масштаб представленных карт 1:200000. В электронном виде карта существует по адресу <https://arcgis.is/1vOmS0> и позволяет просматривать численность клещей в любом удобном пользователю масштабе.

Крупномасштабная съемка размещения клещей показывает наличие выраженной неравномерности их распределения (рис. 1). Очевидно, что на территории Байкальского тракта наблюдаются несколько относительно устойчивых проявляющихся из года в год крупных пятен высокой численности клещей (рис. 2), которые можно назвать ядрами популяций. По картам динамики обилия можно выделить несколько таких ядер, условно по наименованию близлежащих населенных пунктов или ориентиров: Патроны (19–20-й км тракта), Ивано-Матренинский центр (22–24-й км), Бурдугуз (38-1 км), Электра (43-й км), АБЗ (Асфальтобетонный завод, 45 км), Тальцы (47 км), Большая Речка (54–55 км), Никола (60–63 км), Листвянка (68 км) и, возможно, Аралия (25 км, ближе к Голоустненскому тракту). Дополнительным подтверждением существования указанных пятен высокого обилия переносчика могут быть данные по выделенным вдоль Байкальского тракта в предыдущем десятилетии пяти хронологическим пикам случаев присасываемости клещей к людям, три из которых совпадают с нашими данными по численности клещей (Никитин, Сосунова, 2003; Никитин, Антонова, 2005). В независимом исследовании (Мельникова, Вершинин, личное сообщение) в 2021 г. в окрестностях 25 км обнаружен участок рекордно высокой численности клещей (свыше 330 особей на флаго-час). Для подтверждения принадлежности двух точек вдоль 25-го км тракта к ядрам популяций требуется более

длительный ряд наблюдений. Пятна высокой численности являются источником распространения и восстановления численности клещей после депрессий.

За контурами пятен устойчиво высокого обилия клещей наблюдаем пятна периодически высокой численности (неустойчивой), где в отдельные годы численность высокая, в другие годы – средняя или низкая, например, участок Скиф (18-й км тракта на север), Королок левый (30-й км), Бурдаковка (36-й км). Можно выделить также пятна средней неустойчивой численности (численность от 0 до средней): Пивовариха (Кладбище и Мемориал, 8–9-й км тракта), Черемшанка (54-й км).

Больше всего учетов с нулевой численностью во все годы наблюдалось на территории, прилегающей к городу, примерно до 30-го км тракта (рис. 1А). В средней трети пространства вокруг тракта (особенно на участке Бурдугуз–Тальцы), очевидно, меньше всего незаселенных клещами маршрутов, при приближении к оз. Байкал число нулевых (по численности клещей) маршрутов вновь возрастает.

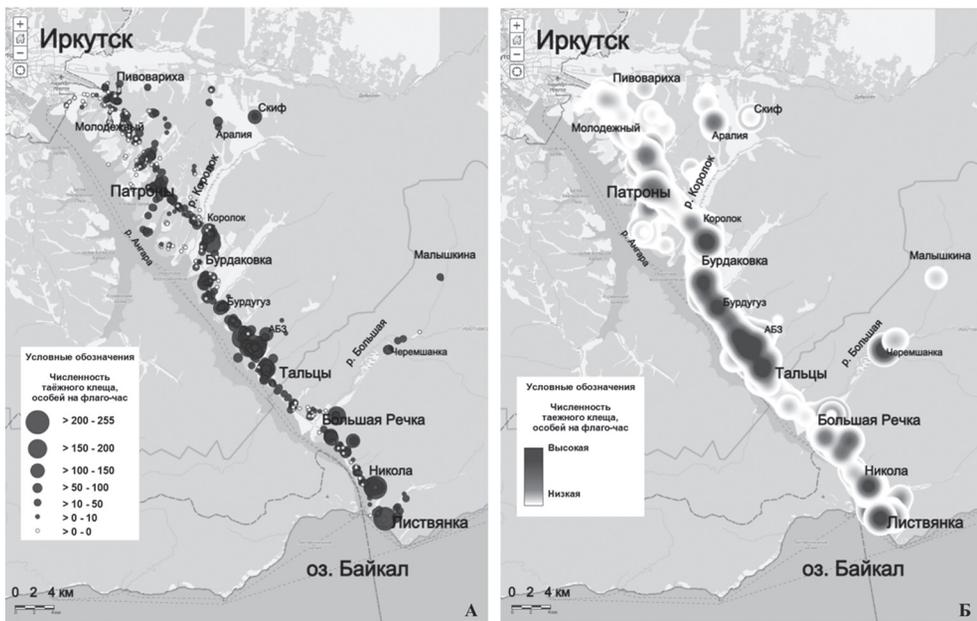


Рисунок 1. Сводная (за 6 лет наблюдений) карта численности имаго таежного клеща: А – «классическая» карта (чем больше размер закрашенного круга, тем выше численность клещей), Б – карта интенсивности (чем темнее пятно, тем выше численность клещей).

Figure 1. Consolidated (for 6 years of observations) map of the number of adults of the taiga tick: А – “classical” map (the larger the size of the filled circle, the higher the number of ticks), В – intensity map (the darker the spot, the higher the number of ticks).

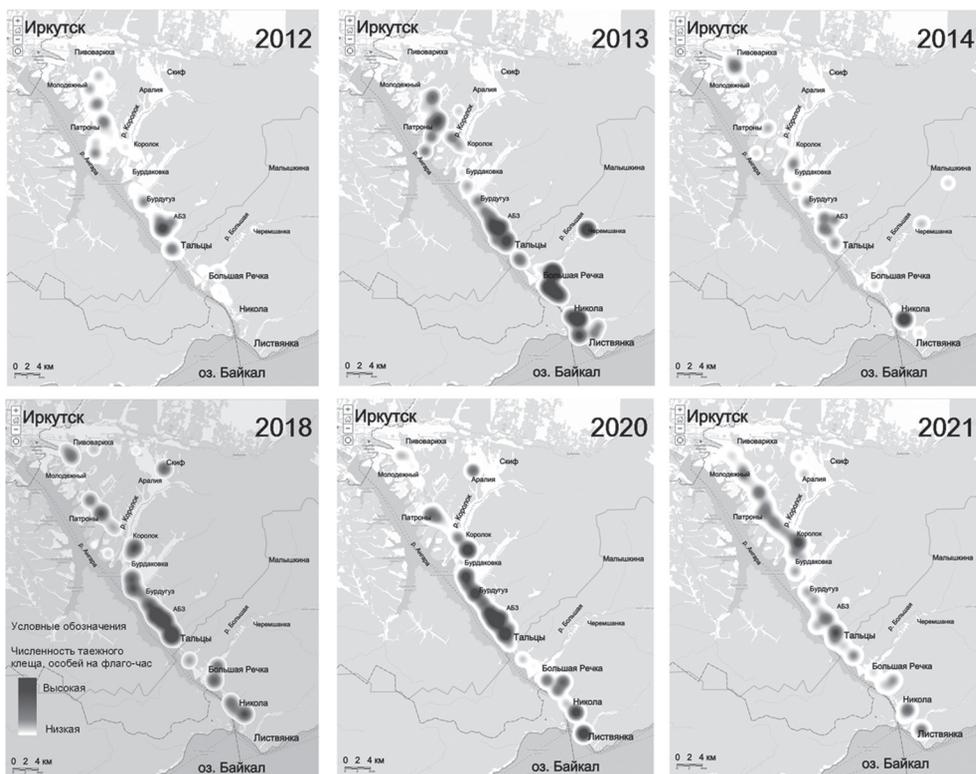


Рисунок 2. Динамика численности таёжного клеща (карты интенсивности – чем темнее пятно, тем выше численность).

Figure 2. Dynamics of the number of taiga ticks (intensity maps – the darker the spot, the higher the number).

Для оценки численности клещей в окрестностях Байкальского тракта по всей его протяженности сопоставлены усредненные за 6 лет наблюдений показатели обилия имаго по маршрутам, объединенным в пределах каждого километра тракта (рис. 3), максимальные показатели обилия и доля маршрутов, заселенных клещами.

Средняя численность клещей на всем протяжении тракта за все годы наблюдений составила 27.4 ± 4.96 особей на флаго-час. Наиболее высокая средняя численность клещей наблюдалась в пределах 20-го, 31-го, 43–45-го, 47-го, 55–57-го, 63-го, 66-го км тракта. В общих чертах названные участки совпадают с точками высокой численности, выделенными путем анализа карт интенсивности. Эти участки можно условно назвать «горящими» – опасными зонами тракта.

Средняя численность клещей не коррелирует с числом пройденных маршрутов (коэффициент корреляции Спирмена $r_s = 0.16$, $df = 59$; $P > 0.05$), т.е. при вполне сопоставимых объемах учетных работ в пределах разных километров, численность, тем

не менее, ведет себя как самостоятельная величина, не зависящая от усилий учетчиков, объемов и регулярности обследований. Например, 28-й км тракта обследовали 37 раз за 6 лет (по разным маршрутам в пределах одного километра в течение одного сезона и сезонов разных лет), а средняя численность клещей там все равно составила всего около 11 особей на флаго-час, 23-й км обследован 40 раз, средняя численность 29.

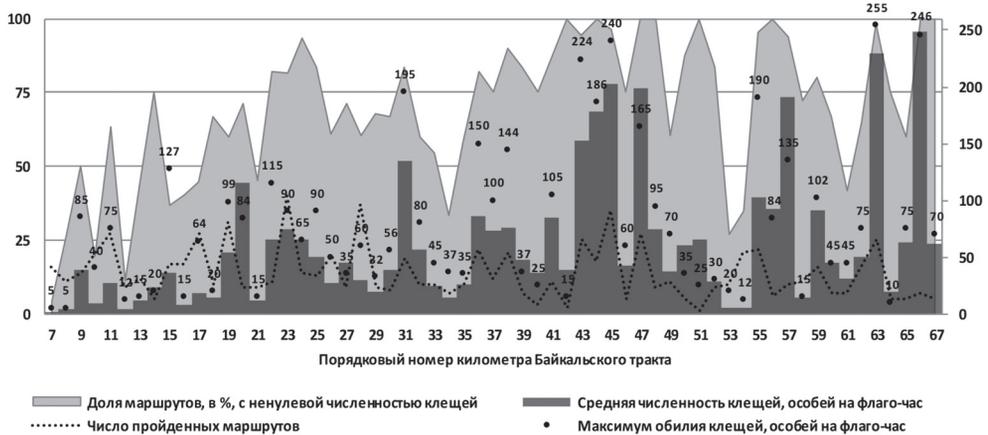


Рисунок 3. Пространственная динамика населения таежного клеща в окрестностях Байкальского тракта в среднем за 6 лет наблюдений. По осям ординат слева – средняя численность клещей, доля маршрутов с ненулевой численностью клещей и число пройденных маршрутов; справа – максимум обилия клещей, зарегистрированный в течение периода наблюдений в пределах каждого километра тракта.

Figure 3. Spatial dynamics of the taiga tick population in the environs of the Baikal tract on average over 6 years of observations. On the ordinate axes on the left – the average number of ticks, the proportion of routes with a non-zero number of ticks, and the number of routes traveled; on the right – the maximum abundance of ticks recorded during the observation period within each kilometer of the tract.

В то же время «опасные» 45-й и 63-й км обследованы 35 и 25 раз соответственно, средняя численность составила 77 и 88 особей на флаго-час. Т.е. во всех перечисленных примерах широта охвата территории (экстенсивность обследования) и регулярность относительно сопоставимы, а средняя численность клещей тем не менее существенно разнится. Таким образом, мы не можем утверждать, что какой-либо из полученных результатов мог быть следствием недостаточной изученности территории. Однако всегда есть вероятность пропусков точек с высокой численностью клещей в силу объективных причин (территория обследовалась не «сплошной цепью», а путем обследования отдельных, примерно равных по длине, маршрутов, расположенных на некотором расстоянии друг от друга).

В пространственной динамике средней численности отчетливо прослеживается тенденция возрастания обилия клещей по мере удаления от города. Возможно, это объясняется именно близостью к г. Иркутску, поскольку вокруг крупных городов образуются своеобразные экотоны с пессимальными для клещей условиями: осушение и «осветление» территорий, вырубка лесов, распашка или «передел» земель, т. е. уничтожение биотопов, пригодных для жизни клещей и их прокормителей. На данные обстоятельства в своей фундаментальной сводке по пространственной структуре таежного клеща указывал Э.И. Коренберг (1979): «В пессимальных для клещей условиях на значительной или даже большей части территории в данный конкретный момент они отсутствуют, имеются лишь отдельные пятна, где клещи встречаются, но и здесь их мало».

Средняя численность клещей коррелирует (коэффициент корреляции Спирмена $r_s = 0.86$; $t = 13.2$, $df = 59$; $P < 0.05$) с максимальными значениями показателей численности, хотя бы однажды зафиксированными в пределах км. Однако само по себе наличие разово зафиксированного пика не всегда означает высокую среднюю численность клещей. Например, на 55-м км тракта максимум достигал 190, а средняя численность не превысила 40 особей на флаго-час, хотя при таком максимуме можно ожидать средние значения, сопоставимые со средней численностью клещей на 44-м или 47-м км. Т.е. мы можем считать, что имеет значение не одиночный максимум сам по себе, а частота встречаемости таких пятен численности в пределах обследуемой территории или регулярность их обнаружения из года в год.

Максимальные значения численности клещей важны для эпидемиологической оценки территории – как с точки зрения ее опасности для населения, так и для эпизоотологической характеристики – пятна высокой численности могут служить источником распространения клещей или восстановления их численности после депрессий. Кроме того, они характеризуют размах изменчивости признака «численность» для клещевого населения описываемой территории. Наибольшая численность клещей в окрестностях Байкальского тракта в наших учетах зафиксирована на уровне 255 особей на флаго-час (63-й км). Максимумы численности на протяжении территории до 30-го км тракта не достигали 150 на флаго-час и только в двух случаях превышали 100 особей на флаго-час (15-й и 18-й км). После 30-го км пятна высокой численности встречаются чаще (13 точек превысили рубеж в 100 особей на флаго-час), и для них уже характерны более высокие значения – свыше 200 и 250 особей на флаго-час. Медиана признака «максимальная численность» до 29-го км лежит в районе 50 особей на флаго-час, после 30-го км – 73, т.е. половина маршрутов с высокой численностью до 29-го км содержали значения выше 50 особей на флаго-час, но не выше 127 (максимум на 15-м км). После 30-го км половина максимальных наблюдений лежит в пределах от 73 особей на флаго-час и до 255 (максимум на 63-м км). Таким образом, чем дальше от города, тем больше пятен высокой численности клещей и более высокая численность членистоногих наблюдается в пределах этих пятен.

Отдельный интерес представляет класс численности I – маршруты, свободные от клещей. Своим присутствием такие маршруты оконтуривают границы заселенных клещом территорий. Отсутствие клещей на территории интересно в эпидемиологическом отношении, хотя и не гарантирует полную безопасность человека, поскольку клещевое население динамично и контуры занятой им территории, как уже указывалось выше, могут меняться из года в год. Окрестности Байкальского тракта заселены клещом довольно плотно, но неравномерно. Чем ближе к городу, тем чаще встречаются маршруты, свободные от клещей. Наиболее заклещевлены (доля свободных от клещей маршрутов не превышает 20%) маршруты в окрестностях 22–25-го, 36-го, 38–39-го, 42–48-го, 50–52-го, 55–59-го, 63–67-го км тракта, среди них особенно высока частота встречаемости маршрутов с клещами в районах 24-го, 42–48-го, 51-го, 55–57-го, 63-го, 66–67-го км (рис. 3). Доля заселенных маршрутов, как и ожидалось, коррелирует со средней численностью клещей на территории (коэффициент корреляции Спирмена $r_s = 0.82$; $t = 10.8$, $df = 59$; $P < 0.05$). Кроме того, пики средней численности клещей на тракте «поддержаны» высокой частотой ненулевых маршрутов (рис. 3), такая картина наблюдается, например, на 20-м, 31-м, 43–45-м, 47-м, 55–57-м, 63-м, 66-м км. Тем не менее можно выявить и отдельные участки, на которых средняя численность клещей не является высокой, несмотря на наличие большого количества заселенных клещом участков, например, в пределах 11-го, 14-го, 18–19-го, 22–30-го, 36–42-го, 46-го и 50–52-го км.

По доле встречаемости ненулевых маршрутов можно выделить отдельные участки в пределах тракта (рис. 4). Чем удаленнее территория от города, тем гуще она заселена таежным клещом – в среднем 63% маршрутов вблизи от города свободны от клещей и почти половина маршрутов до 21-го км также «пустые», но, начиная

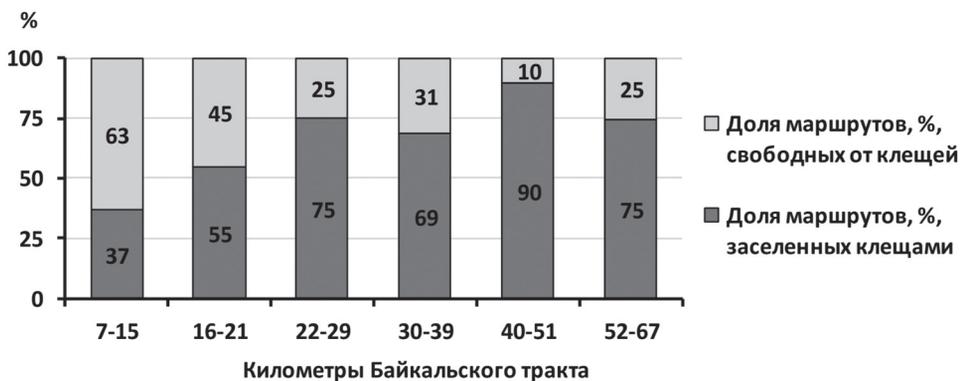


Рисунок 4. Заселенность условно выделенных областей Байкальского тракта таежным клещом.

Figure 4. Occupancy of sections of the Baikal tract with taiga ticks.

с 22-го км, доля маршрутов с клещами резко возрастает и в среднем составляет от 70 до 90%. Максимально плотно распределены маршруты на территории с 40 по 51 км – на 90% обследованных маршрутов обнаружены клещи. Также высока плотность клещевого населения на территории, прилегающей к пос. Листвянка, – 75% заселенных маршрутов.

В среднем по всей территории тракта за все годы обследования доли заселенных и незаселенных маршрутов составляют почти 70 против 30%, что свидетельствует о крайне высокой степени заселенности (заклещевлённости) территории в целом. В основном тенденции показателя заселенности повторяют тенденции показателя средняя численность: возрастание по мере удаленности от города, максимальные значения в пределах 40–50-го км.

В многолетней динамике заселенности (встречаемости маршрутов с клещами) на условно выделенных зонах Байкальского тракта наблюдается тенденция возрастания доли заселенных клещами маршрутов в 2018, 2020 и 2021 гг. по сравнению с началом десятилетия. Особенно отчетливо это проявляется до 39-го км включительно, т.е. и вблизи города в настоящее время встречается больше локаций с клещами, хотя их доля здесь по сравнению с остальной территорией тракта по-прежнему меньше (рис. 5). Возможно, это связано с масштабной реконструкцией Байкальского тракта, проведенной в 2015–2016 гг. и затронувшей трассу и её окрестности до 30-го км включительно.

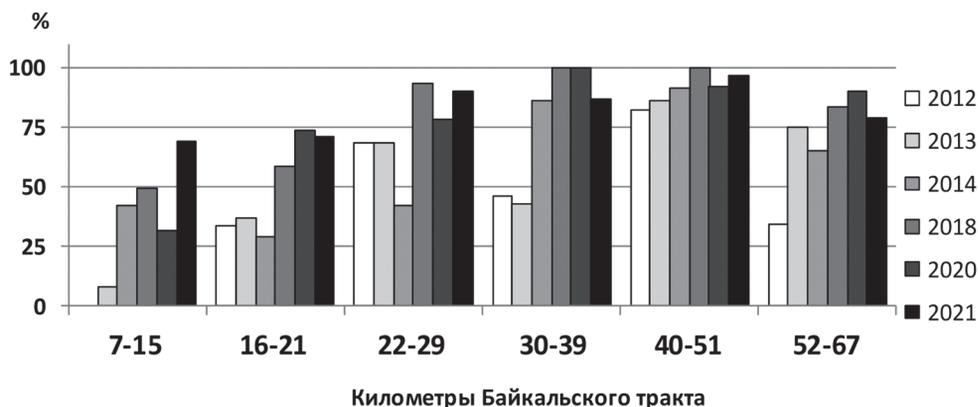


Рисунок 5. Многолетняя динамика доли маршрутов, %, заселенных клещами, на условно выделенных зонах Байкальского тракта.

Figure 5. Long-term dynamics of the share of routes (%) occupied by ticks in sectors of the Baikal tract.

Характеристика территории по показателю встречаемости клещей, хотя и интересна с эпидемиологической точки зрения, конечно, не отражает полной картины распределения клещей по территории, потому что установленное отсутствие клеща

на территории в момент обследования не гарантирует его отсутствие здесь всегда. Сведения о встречаемости клещей нужно рассматривать в совокупности с информацией об их численности на занятых участках тракта.

Многолетняя динамика средней численности клещей на территории Байкальского тракта отражена на рис. 6. В 2012 г. средняя численность имаго на отдельных км тракта редко поднималась выше 50 особей на флаго-час (только на двух км из обследованных, а именно 46-м и 54-м км, обилие клещей достигло этой отметки). В 2013 и 2014 гг. число таких точек (км) незначительно возросло (до 5 и 4 соответственно), но средняя численность на них ни разу не превысила уровня 100 особей на флаго-час. В 2018 и 2020 гг. наблюдаем возрастание числа территорий, где средняя численность клещей достигала 50 и выше особей на флаго-час (13 точек в 2018 г., 9 в 2020 г., 6 точек в 2021), а также появление участков, где средняя численность превысила 100 особей на флаго-час. Средняя численность имела колебания по годам: 14.6 ± 1.82 (2012 г.), 21.4 ± 2.94 (2013 г.), 19.7 ± 2.63 (2014 г.), 45.6 ± 4.72 (2018 г.), 38.9 ± 3.72 (2020 г.), 24.0 ± 2.27 (2021 г.), т.е. от минимума в 2012 г. к максимуму в 2018, вновь снижаясь к 2021 г.

Представление о динамике пространственного распределения численности клещей получаем путем анализа частоты встречаемости маршрутов с определенным классом обилия клещей (рис. 7). В среднем за 6 лет по всей протяженности тракта выделяется частота двух классов численности – I (клещи отсутствуют) и III (средняя численность от 11 до 50 имаго на флаго-час). Пятна высокой численности (классы обилия с IV по VI) в сумме составляли 17.4% всех учетов, т.е. ядра (возможные ядра) популяций охватывают в среднем не более 20% всего занятого клещами пространства. Пятна же наиболее высокой численности (свыше 150 особей на флаго-час) встречаются в среднем не более чем в 1.5% случаев. В совокупности это проявляется в том, что распределение таежного клеща в пространстве характеризуется высокой степенью мозаичности.

В многолетней динамике очевидно снижение доли маршрутов с классом I (клещи отсутствуют) и возрастание доли пятен обилия клещей выше среднего (классы с III по VI) после 2018 г. включительно. В 2012–2014 гг. структура клещевого населения была относительно стабильна из года в год: доминировали маршруты без клещей (в среднем 40.3% всех учетов в этот период), около 20% приходилось на долю маршрутов с низким и около 30% – со средним обилием таежного клеща, доля встречаемости высоких классов обилия (классов численности с IV по VI) не превышала 12.7% (в среднем за 3 года составила 10%). Распределение частот после 2018 г. изменилось – в 2.2 раза уменьшилась частота встречаемости маршрутов без клещей (с 40.3 до 18.6%), доля маршрутов с численностью выше средней (класс IV – от 51 до 100 особей на флаго-час) возросла в 2 раза (с 7.2 до 15.5%). Число пятен высокой и очень высокой численности выросло в 2018 и 2020, однако в 2021 г. вновь уменьшилось.

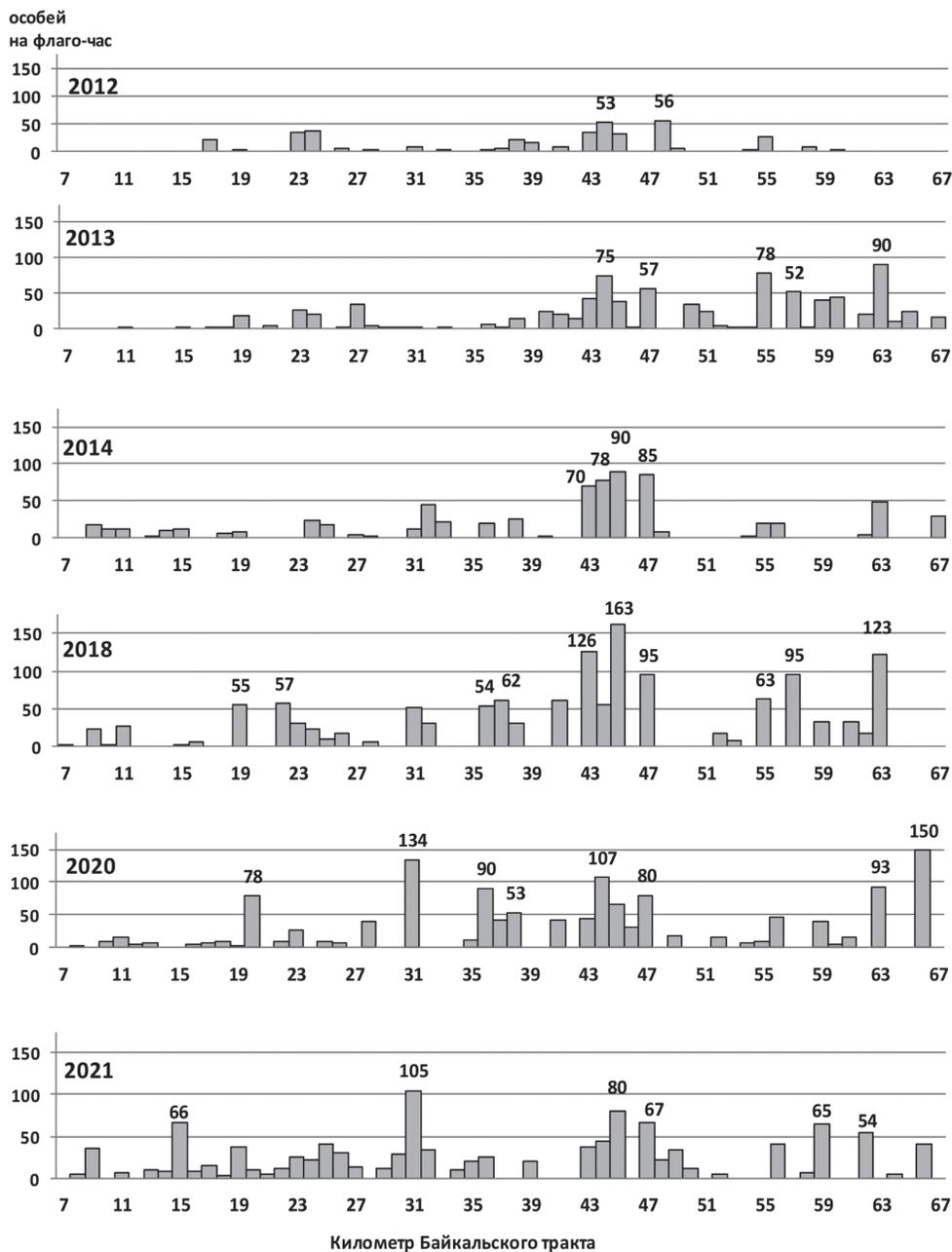


Рисунок 6 . Многолетняя динамика средней численности клещей в пределах территории Байкальского тракта. Подписи данных приведены для точек, в которых средняя численность клещей превышает 50 особей на флаго-час.

Figure 6. Long-term dynamics of the average number of ticks within the territory of the Baikal tract. Data labels are given for points where the average number of ticks exceeds 50 individuals per flag hour.

Доля маршрутов «основного» – среднего класса III (11–50 особей на флаго-час) – увеличилась незначительно (с 27.8 до 36.4%). При этом почти не изменилась доля маршрутов с классом II (низкая численность – от 1 до 10 особей на флаго-час) – в начале десятилетия таких маршрутов было 21%, позднее – 20.3%. Таким образом, начиная с 2018 г. доля учетов с нулевой численностью уменьшилась, возросла доля учетов с численностью средней и выше средней.

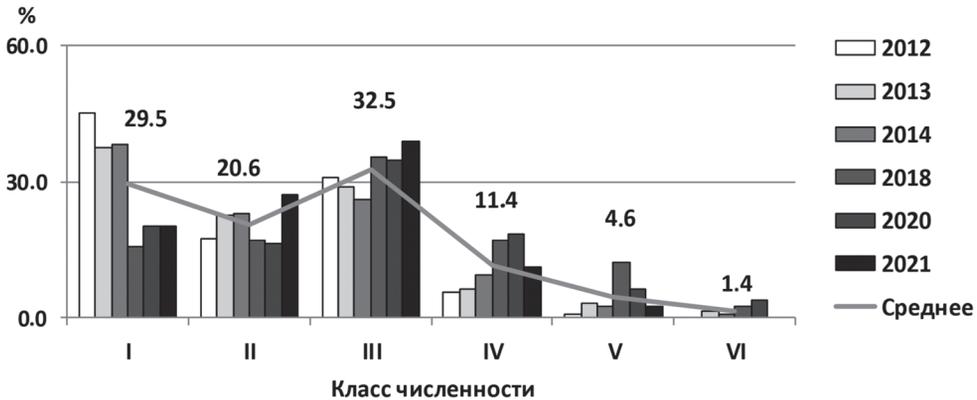


Рисунок 7. Распределение долей маршрутов, %, с определенным классом численности таежного клеща в окрестностях Байкальского тракта в 2012, 2013, 2014, 2018, 2020, 2021 гг. (значения данных указаны для ряда «Среднее»).

Figure 7. Distribution of routes (%) with a certain class of abundance of the taiga tick in the vicinity of the Baikal tract in 2012, 2013, 2014, 2018, 2020, 2021 (data values are given for the “Average” series).

В пространственно-временной динамике уровней численности выше средних значений (классы с IV по VI, т.е. обилие переносчика выше 50 особей на флаго-час) наблюдаются отчетливое их возрастание после 30-го км тракта, максимум в средней части тракта – с 40- по 51-й км, и снижение на территории вблизи оз. Байкал (рис. 8).

Ранее в динамике обилия переносчика 2012–2014 гг. было установлено (Вержуцкий, Вержуцкая, 2015) наличие «разрывов» (резкого снижения) численности в окрестностях долин рек Королок и Большая (29–30-й и 51–53-й км). Эта же тенденция повторилась при обследовании территории в 2018–2021 гг. (рис. 3), с той только разницей, что на 29-м км несколько возросла средняя численность клещей, а на 51–52-м км снизилась и площадь «пятна» невысокой численности достигла 54-го км тракта. Мы предполагаем наличие в окрестностях Байкальского тракта трех отдельных популяций таежного клеща, границами между которыми являются долины рек в окрестностях 29–30-го км и 51–53-го км. Ближняя к г. Иркутску группировка в дальнейшем обозначается как «А», население клеща между долинами рек Королок и Большая – «В» и группировка, прилегающая к побережью озера Байкал, – «С».

Долины обеих рек имеют обширные подболоченные прирусловые территории, которые могут служить препятствием свободного расселения клещей и их прокормителей.

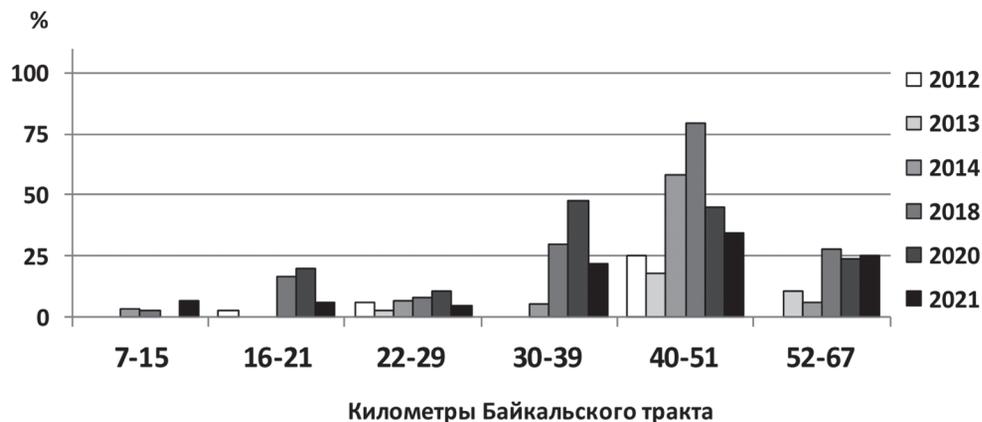


Рисунок 8. Пространственная и многолетняя динамика доли маршрутов с численностью выше средней и высокой (от 50 особей на флаго-час и выше) на условно выделенных зонах Байкальского тракта.

Figure 8. Spatial and long-term dynamics of the share of routes with above-average and high numbers (from 50 individuals per flag-hour and above) in the conditionally identified zones of the Baikal tract.

Границами смежных или островных (окруженных со всех сторон непригодными для клещей биотопами) популяций таежного клеща могут выступать реки, безлесные пространства и другие непригодные для обитания этого вида обширные площади (Таежный клещ..., 1985). Уровень обилия имаго является наиболее доступным для выявления экологическим свойством популяции таежного клеща. Закономерное чередование участков, характеризующихся определенным классом их численности, определяет пространственную структуру популяции иксодид. Структура популяции может ежегодно меняться в пространстве, но её тип относительно стабилен (Коренберг, 1979).

В литературе можно найти лишь единичные исследования, в которых проведена оценка площадей, занимаемых популяциями членистоногих. Э.И. Коренберг (1979), на основании своих исследований в лесах Удмуртии, считает, что размер территории, занимаемой отдельной популяцией таежного клеща, зависит от физико-географических преград и, в большинстве случаев, колеблется от 5 до 500 км². По нашим данным (Вержуцкий, 2012), площадь популяций массовых видов блох длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве варьировала в пределах 40–500 км². Ю.И. Новоженев (1982) по одному из дискретных фенетических маркеров определил размеры трех естественных популяций майского хруща в пределах сплошного ареала, которые составили 28,2, 120 и 263 км². Исходя из этих немногочисленных оценок, тем не менее можно

сделать и некоторые выводы о предположительных размерах популяций таежного клеща. Площади территорий некоторых популяций в 5–10 км², приводимые Э.И. Коренбергом в цитируемой работе, вероятнее всего, связаны с особенностями антропогенного или естественного формирования островных лесов незначительного размера. Это и определило возникновение здесь таких, небольших по площади, самостоятельных группировок клеща.

Отбрасывая крайние значения, можно предположить, что, не имея крупных препятствий, одна популяция таежного клеща в естественных условиях занимает преимущественно территорию 100–500 км². На территории, имеющей поперечник более 25–30 км, вероятнее всего, располагаются две популяции (Вержужский, Вержужская, 2015). Помимо широких заболоченных пространств, лимитирующими факторами для распространения таежного клеща служат массивы сплошного леса, не затронутого вырубками и пожарами за последние десятилетия, и значительная высота местности – по нашим данным, в условиях Верхнего Приангарья численность таежного клеща на высотах более 800 м над ур. м. резко падает, а выше 900 м этот вид встречается единично.

Наши расчеты по трем выделенным группировкам дают следующие цифры. Группировка А ограничена городской чертой г. Иркутска с северо-запада, побережьем Иркутского водохранилища с юго-запада, долиной р. Королок – с востока и долиной р. Ушаковка – с севера. Нижней границей этой популяции служит уровень Иркутского водохранилища (среднегодовалый 456 м над ур. м.). Максимальная высота местности 723.6 м над ур. м. (вершина расположена восточнее садоводства «Скиф»). В целом, водораздел между Ангарой и Ушаковкой в этом месте находится на высоте преимущественно не более 700 м над ур. м. и не может служить препятствием между группировками клеща в северной и южной частях этой территории. Общая площадь занимаемой популяцией А территории составляет около 220 км².

Группировка В находится между долинами рек Королок и Большая, с юго-запада границей также служит берег водохранилища Иркутской ГЭС, с северо-востока определить точную границу данной популяции затруднительно. Можно предположить, что с севера эта группировка также ограничена заболоченной поймой р. Ушаковка, а с востока ее граница проходит по водораздельному хребту, где высоты повсеместно превышают 900 м над ур. м. Площадь популяции В, таким образом, составляет около 320 км².

Следующая группировка С ограничена с юго-запада, юга и юго-востока акваториями Ангары и Байкала, с северо-запада границей служит подболоченная пойма р. Большая, с северо-востока границей мы считаем Онотский хребет, имеющий на большей части высоты водоразделов более 900 метров над р. м. и разделяющий водозаборы рек Крестовая и Кочергат. Общая площадь данной популяции оценивается в 470 км².

Кроме наличия «разрывов» в численности клещей между этими территориями, в пользу существования трех отдельных популяций клещей свидетельствует различающийся характер динамики их численности (рис. 8 и 9).

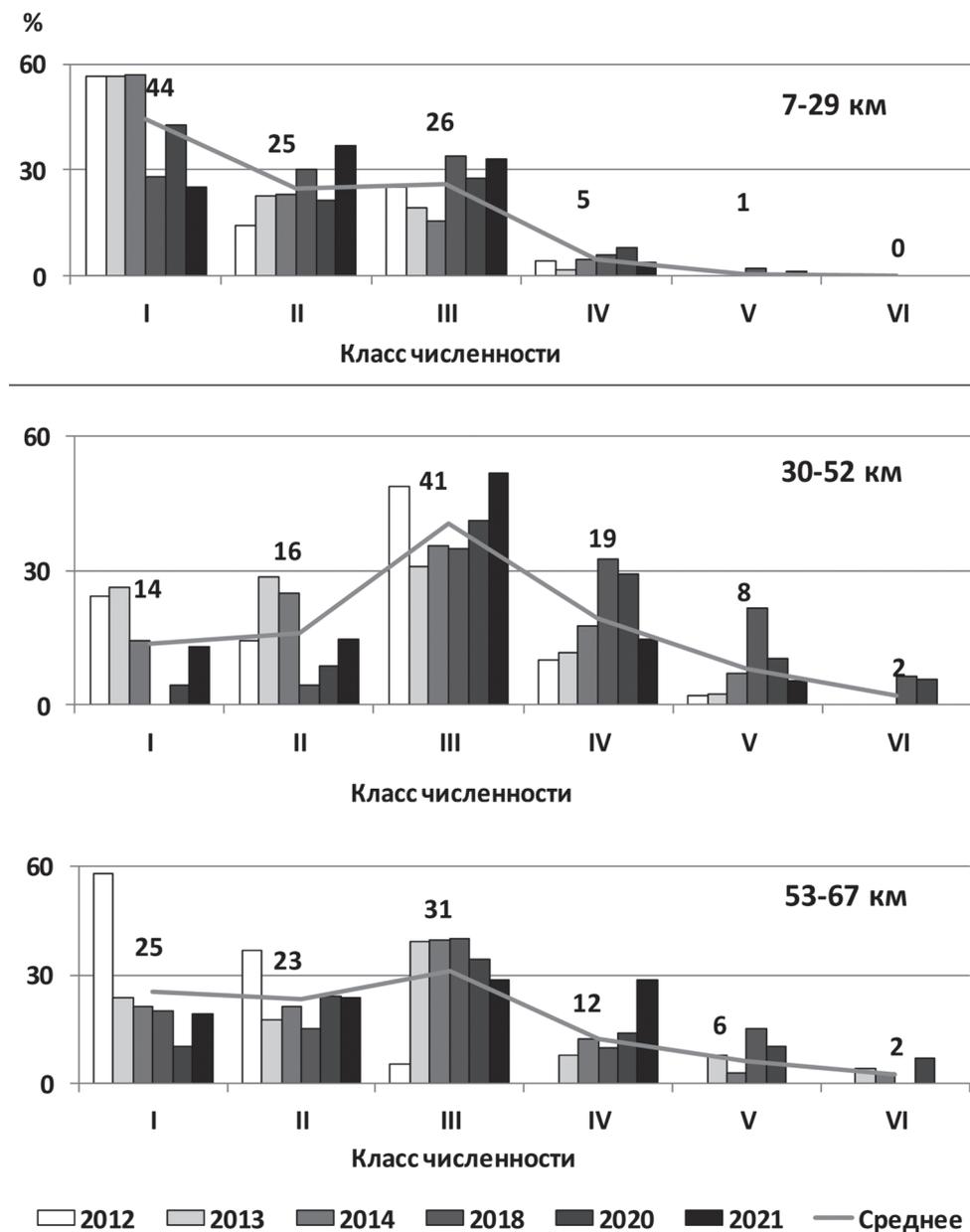


Рисунок 9. Характер динамики численности популяций клещей на трех территориях Байкальского тракта в течение шести лет (подписи данных приведены для рядов «Среднее»).

Figure 9. The character of the dynamics of abundance in tick populations in three territories of the Baikal tract for six years (data labels are given for the “Average” series).

Особенностью клещевого населения на территории 7–29-го км Байкальского тракта (популяция А) является крайне низкая доля участков с высокой и очень высокой численностью – в среднем такие участки (с классами IV, V, VI) занимают суммарно не более 6% от всех маршрутов, а в некоторые годы не регистрируются вовсе. Т.е. очаги высокой численности на данной территории носят эфемерный (проявляются не каждый год), неустойчивый характер. На этой территории преобладают маршруты с классом I – доля свободных от клещей участков составляет почти половину (44.0%) всех маршрутов. Суммарно 51% составляют маршруты с низкой и средней численностью переносчика (класс II и III: от 1 до 10 и от 11 до 50 имаго на флаго-час), которые представлены примерно поровну. С 2018 г. характер динамики обилия на территории несколько меняется за счет снижения доли участков без клещей и увеличения долей участков с низким, средним и выше среднего (до 100 особей на флаго-час) уровнями обилия членистоногого, однако модальными остаются классы I, II и III.

В окрестностях 30–52-го км Байкальского тракта (популяция В) модальным является класс III, т.е. преобладают участки со средней численностью клещей (11–50 имаго на флаго-час). Доля их колеблется от года к году в пределах от 31 до 52% и в среднем составляет 41%. В отличие от территории вблизи города, здесь доля свободных от клещей маршрутов невелика (в среднем за все годы наблюдений 14%). Другим важным отличием этой территории от 7–29-го км является наличие здесь большого числа пятен численности клещей IV, V, VI классов (т.е. 51 и выше имаго на флаго-час) – доля таких пятен в совокупности в окрестностях 30–52-го км составляет в среднем 30%, но в отдельные годы достигала 46 (2020 г.), и даже 61% всех учетов (2018 г.). Таким образом, данная территория характеризуется чрезвычайно высокой плотностью клещевого населения с наличием большого числа устойчивых (встречающихся во все годы обследования) пятен (очагов) повышенной численности переносчика.

Динамика структуры населения в окрестностях 53–67-го км (популяция С) имеет черты сходства с таковой как на 7–29-м, так и 30–52-м км тракта. Модальным является класс III, т.е. преобладают участки со средней (до 50 имаго на флаго-час) численностью клещей. Доля «пустых» учетов здесь составляет 25%, что гораздо меньше, чем возле города (44%), но и существенно больше, чем в средней части тракта (14%). Как и на территории середины тракта, здесь много пятен с повышенной, высокой и очень высокой численностью, но, в отличие от средней части тракта, встречаются они реже – суммарно не более чем в 20% случаев.

Сравнение распределений частот маршрутов с определенными классами численности на разных участках Байкальского тракта (табл. 3) по критерию χ^2 показало наличие значимых различий между всеми тремя обсуждаемыми участками: между 7–29 и 30–52 км ($\chi^2 = 144.6$, $df = 4$, $P < 0.001$), между 7–29 и 53–67 км ($\chi^2 = 53.3$, $df = 4$, $P < 0.001$) и в том числе между 30–52 и 53–67 км ($\chi^2 = 17.6$, $df = 4$, $P < 0.01$).

Таблица 3. Распределение частот маршрутов определенных классов численности на разных участках Байкальского тракта

Table 3. Frequency distribution of routes of certain population classes in different sections of the Baikal tract

| Класс численности | Суммарная (за все шесть лет наблюдений) частота (абс.) встречаемости маршрутов с данным классом численности на участке Байкальского тракта | | |
|-------------------|--|-------------|-------------|
| | 7–29-й км | 30–52-й км | 53–67-й км |
| I | 172 | 37 | 41 |
| II | 96 | 42 | 38 |
| III | 100 | 119 | 58 |
| IV | 18 | 58 | 20 |
| V + VI* | 2 (2 + 0) | 31 (24 + 7) | 16 (11 + 5) |

* Значения V и VI классов объединены для корректного вычисления χ^2 , поскольку число наблюдений с указанными классами в окрестностях 7–29-го км было меньше 5.

Таким образом, между сравниваемыми популяциями существуют различия в структуре плотности населения. Кроме того, между ними наблюдаются различия в динамике средней численности (рис. 10).

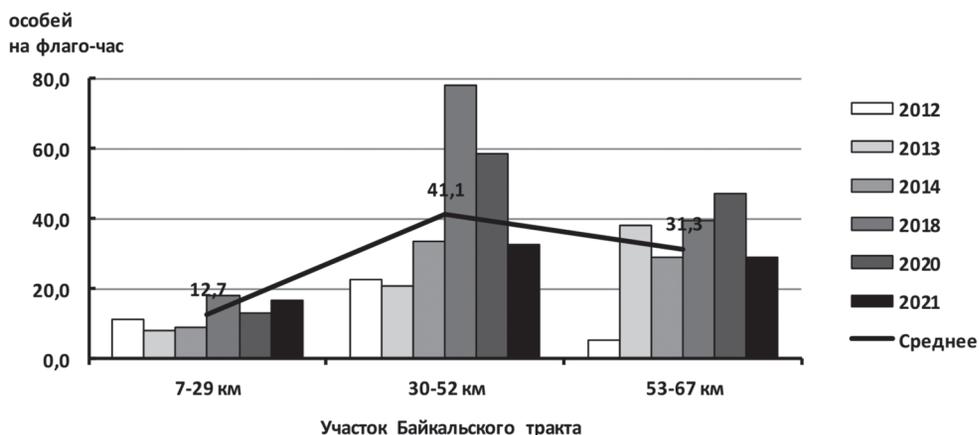


Рисунок 10. Многолетняя динамика средней численности таежного клеща на разных участках Байкальского тракта.

Figure 10. Long-term dynamics of the average number of taiga ticks in different parts of the Baikal tract.

На территории, прилегающей к городу, численность клещей в среднем за 6 лет наблюдений составила 12.7 ± 1.7 особей на флаго-час и была ежегодно стабильно ниже в среднем в 2–3 раза, чем на двух других территориях. Наиболее высокая средняя численность клещей на территории середины тракта, здесь в отдельные годы она доходила до 58–78 и в среднем составила 41.1 ± 9.2 особей на флаго-час.

На территории, прилегающей к Байкалу, среднее обилие переносчика близкое, хоть и немного ниже – 31.3 ± 5.9 особей на флаго-час. Двухфакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимое влияние фактора «территория (популяция)» ($F = 7.9$, $df_A = 2$, $df_c = 10$, $P = 0.008$, $P < 0.05$) на показатель средней численности клещей на сравниваемых участках, но отсутствие достоверного влияния фактора «год наблюдения» ($F = 2.7$, $df_B = 5$, $df_c = 10$, $P = 0.08$, $P > 0.05$).

Ранее показано (Мельникова и др., 2021а), что участки 23-й, 43-й и 47-й км Байкальского тракта, по которым накоплены данные за многолетний период (2005–2019 гг.), различаются по динамике среднесезонного, а также сезонного обилия таёжного клеща, кроме того, достоверно различаются среднесезонная вирусифорность клещей (на 23-м км она составляет в среднем 0.9%, а на 43-м и 47-м км – 2.0 и 1.8%, соответственно). Кроме того, установлено, что в выборках клещей, собранных с растительности в окрестностях Байкальского тракта, циркулируют 2 субтипа вируса клещевого энцефалита – европейский и сибирский, при абсолютном преобладании последнего (95%), причем в районах 17-го и 23-го км тракта обнаружены преимущественно штаммы субгеногруппы «Заусаев» сибирского субтипа вируса клещевого энцефалита, а с 43-го и 47-го км собраны штаммы субгеногруппы «Васильченко» (Мельникова, 2018). Эти данные также могут свидетельствовать в пользу самостоятельности выделенных популяций клещей. В другом исследовании (Мельникова и др., 2021б) показано, что в южном Прибайкалье доля переносчиков, содержащих маркеры ВКЭ и боррелий, в целом коррелирует с их численностью. Поскольку именно в «пятнах» стабильно высокой численности переносчика происходит более интенсивная циркуляция вируса (Коренберг и др., 2013), выделенные участки тракта с устойчиво высокой численностью клещей представляют наибольшую эпидемиологическую опасность для населения.

ВЫВОДЫ

1. На территории Байкальского тракта выделены ядра популяций таежного клеща – участки с высокой и устойчивой численностью переносчика, представляющие высокую эпидемиологическую опасность. К ним относятся: Патроны (19–20-й км тракта), Ивано-Матренинский центр (22–24-й км), Бурдугуз (38-й км), Электра (43-й км), АБЗ (45-й км), Тальцы (47-й км), Большая Речка (54–55-й км), Никола (60–63-й км) и Листвянка (68-й км).

2. В пространственной динамике клещевого населения наблюдается возрастание средней численности и плотности населения таежного клеща (уменьшается число маршрутов, не заселенных клещом) по мере удаления от города. Эти показатели достигают максимумов в середине тракта, а затем вновь снижаются при приближении к оз. Байкал.

3. В многолетней динамике численности таежного клеща можно отметить изменение структуры клещевого населения начиная с 2018 г. – уменьшение доли маршрутов без клещей и возрастание доли маршрутов со средней и выше средней численностью клещей.

4. В окрестностях Байкальского тракта обитают три популяции таежного клеща, их площадь занятой ими территории оценивается в 220, 320 и 450 км². Данные группировки характеризуются своеобразием пространственной структуры численности и ее динамики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность принимавшим в разные годы участие в сборе материала сотрудникам ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора (г. Иркутск, Россия) Е.А. Вершинину, В.М. Корзуну, А.В. Ляпунову, И.М. Морозову, А.В. Холину, Р.Р. Юсупову, И.И. Баертуевой, О.Э. Берлову, В.В. Кузьменкову, П.Е. Вершинину, сотрудникам НИИ Дезинфектологии (г. Москва, Россия) Н.И. Шашиной, Н.Г. Авдеевой; сотруднику ФБУЗ Центр гигиены и эпидемиологии в Камчатском крае (г. Петропавловск-Камчатский, Россия) В.В. Данильченко; а также Д.Р. Попеску и А.Д. Вержуцкому (г. Иркутск, Россия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас. Иркутская область: экологические условия развития. 2004. Под ред. акад. Воробьева В.В. Иркутск, 90 с. http://irkipedia.ru/content/iksodovye_kleshchi_atlas [Atlas. Irkutskaya oblast': ekologicheskie usloviya razvitiya. 2004. Pod red. akad. Vorob'eva V.V. Irkutsk, 90 s. http://irkipedia.ru/content/iksodovye_kleshchi_atlas (in Russian)].
- Бобрышев Д.В. 2011. Закономерности функционально-планировочной организации долинного комплекса крупной реки как фактор устойчивого развития города (на примере Иркутской агломерации). Вестник Иркутского гос. технического университета 54 (7): 22–28. [Bobryshev D.V. 2011. Zakonomernosti funktsional'no-planirovochnoj organizatsii dolinnogo kompleksa krupnoj reki kak faktor ustojchivogo razvitiya goroda (na primere Irkutskoj aglomeratsii). Vestnik Irkutskogo gos. tekhnicheskogo universiteta 54 (7): 22–28 (in Russian)].
- Бром И.П. 1959. Грызуны – носители инфекций в зоне водохранилища Иркутской гидроэлектростанции. Известия Иркутского противочумного института 21: 314–320. [Brom I.P. 1959. Gryzuny – nositeli infekcij v zone vodohranilishcha Irkutskoj gidroelektrostancii. Izvestiya Irkutskogo protivochumnogo instituta 21: 314–320 (in Russian)].
- Географическая энциклопедия Иркутской области. 2017. Под ред. Л.М. Корытного. Иркутск, Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы, 336 с. [Geograficheskaya enciklopediya Irkutskoj oblasti. 2017. Pod red. L.M. Korytnogo. Irkutsk, Izd-vo Instituta geografii im. V.B. Sochavy, 336 s. (in Russian)].
- Географическая энциклопедия Иркутской области. От А до Я. 2019. Под ред. Л.М. Корытного. Иркутск, Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы, 199 с. [Geograficheskaya enciklopediya Irkutskoj oblasti. Ot A do Ya. 2019. Pod red. L.M. Korytnogo. Irkutsk, Izd-vo Instituta geografii im. V.B. Sochavy, 199 s. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б. 2012. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов. Saarbrucken, Palmarium Academic Publ., 352 с. [Verzhuckij D.B. 2012. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya hozyaina i ego ektoparazitov. Saarbrucken, Palmarium Academic Publ. 352 s. (in Russian)].

- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А. 2015. Предварительные результаты изучения пространственной организации населения таежного клеща *Ixodes persulcatus* по Байкальскому тракту (Южное Прибайкалье). Байкальский зоологический журнал 16: 71–74. [Verzhuckij D.B., Verzhuckaya Yu.A. 2015. Predvaritel'nye rezul'taty izucheniya prostranstvennoj organizacii naseleniya taezhnogo kleshcha *Ixodes persulcatus* po Bajkal'skomu traktu (Yuzhnoe Pribajkal'e). Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 16: 71–74 (in Russian)].
- Вершинина Т.А., Вершинин А.А., Зазуля Г.Г., Малышев Ю.С., Лобанова Т.А., Ревина Е.Н., Попова А.И. 1991. Рекреационная, ландшафтно-эпидемиологическая характеристика пригородной зоны г. Иркутска. Институт географии СО АН СССР. Люберцы, Производственно-издательский комбинат ВИНТИ. 121 с. [Vershiniina T.A., Vershinin A.A., Zazulya G.G., Malyshev Yu.S., Lobanova T.A., Revina E.N., Popova A.I. 1991. Rekreatsionnaya, landshaftno-epidemiologicheskaya harakteristika prigorodnoj zony g. Irkutsk. Institut geografii SO AN SSSR. Lyubercy, Proizvodstvenno-izdatel'skij kombinat VINITI, 121 s. (in Russian)].
- Данчинова Г.А. 1990. Прогноз влияния каскада Ангарских водохранилищ на популяции иксодовых клещей. Современные проблемы эпидемиологии, диагностики и профилактики клещевого энцефалита. Иркутск, 31–32. [Danchinova G.A. 1990. Prognoz vliyaniya kaskada Angarskih vodohranilishch na populyacii iksodovyh kleshchej. Sovremennyye problemy epidemiologii, diagnostiki i profilaktiki kleshchevogo encefalita. Irkutsk, 31–32 (in Russian)].
- Данчинова Г.А. 2006. Экология иксодовых клещей и передаваемых ими возбудителей трансмиссивных инфекций в Прибайкалье и на сопредельных территориях. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск, 46 с. [Danchinova G.A. 2006. Ekologiya iksodovyh kleshchej i peredavaemyh imi vzbuditelej transmissivnyh infekcij v Pribajkal'e i na sopredel'nyh territoriyah. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Irkutsk, 46 s. (in Russian)].
- Данчинова Г.А., Хаснатинов М.А., Шулунов С.С., Арбатская Е.В., Бадиева Л.Б., Сунцова О.В., Чапоргина Е.А., Богомазова О.Л., Тимошенко А.Ф. 2007. Фауна и экология популяций иксодовых клещей – переносчиков клещевых инфекций в Прибайкалье. Бюллетень ВСНЦ 55 (3): 86–89. [Danchinova G.A., Hasnatinov M.A., Shulunov S.S., Arbatskaya E.V., Badueva L.B., Suncova O.V., Chaporgina E.A., Bogomazova O.L., Timoshenko A.F. 2007. Fauna i ekologiya populyacij iksodovyh kleshchej - perenoschikov kleshchevyyh infekcij v Pribajkal'e. Byulleten' VSNC 55 (3): 86–89 (in Russian)].
- Закс Л. 1976. Статистическое оценивание. М., Статистика, 598 с. [Zaks L. 1976. Statisticheskoe ocenivanie. M., Statistika, 598 s. (in Russian)].
- Зедгенизов А.В. 2016. Урбанизация города Иркутска: масштаб и последствия. Известия вузов. Инвестиции. Строительство. Недвижимость 16 (1): 159–165. [Zedgenizov A.V. 2016. Urbanizaciya goroda Irkutsk: masshtab i posledstviya. Izvestiya vuzov. Investicii. Stroitel'stvo. Nedvizhimost' 16 (1): 159–165. (in Russian)].
- Карта населения иксодовых клещей с природной очаговостью южной тайги и лесостепи Иркутской области (масштаб 1:2 000 000). Проблемы медицинской географии 1962. Под ред. А.А. Шошина, Е.И. Игнатьева. Ленинград, 189 с. [Karta naseleniya iksodovyh kleshchej s prirodnoj ochagovost'yu yuzhnoj tajgi i lesostepi Irkutskoj oblasti (masshtab 1:2 000 000). Problemy medicinskoj geografii. 1962. Pod red.: A.A. Shoshina, E.I. Ignat'eva. Leningrad, 189 s. (in Russian)].
- Козлова И.В. 2008. Научное обоснование и пути совершенствования экстренной диагностики и профилактики трансмиссивных клещевых инфекций в условиях сочетанности природных очагов. Автореферат дис. ... докт. мед. наук. Иркутск, 46 с. [Kozlova I.V. 2008. Nauchnoe obosnovanie i puti sovershenstvovaniya ekstretnoj diagnostiki i profilaktiki transmissivnyh kleshchevyyh infekci v usloviyah sochetannosti prirodnyh ochagov. Avtoref. dis. ... dokt. med. nauk. Irkutsk, 46 pp. (in Russian)].
- Коренберг Э.И. 1979. Биохорологическая структура вида. М., Наука, 172 с. [Korenberg E.I. 1979. Biohorologicheskaya struktura vida. M., Nauka, 172 s. (in Russian)].

- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. 1986. Типы пространственной структуры популяций таежного клеща (*Ixodes persulcatus*) в различных регионах. *Паразитология* 20 (2): 139–141. [Korenberg E.I., Kovalevskij Yu.V. 1986. Tipy prostranstvennoj struktury populyacij taezhnogo kleshcha (*Ixodes persulcatus*) v razlichnyh regionah. *Parazitologiya* 20 (2): 139–141. (in Russian)].
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М., Комментарий, 463 с. [Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Prirodnoochagovye infekcii, peredayushchiesya iksodovymi kleshchami. М., Kommentarij, 463 s. (in Russian)].
- Мельникова О.В. 2018. Динамика паразитарной системы клещевого энцефалита в Прибайкалье и ее влияние на заболеваемость населения. Дис. ... докт. биол. наук. Иркутск, 294 с. [Mel'nikova O.V. 2018. Dinamika parazitarnoj sistemy kleshchevogo encefalita v Pribajkal'e i ee vliyanie na zaboлеваemost' naseleniya: Dis. ... dokt. biol. nauk. Irkutsk, 294 s. (in Russian)].
- Мельникова О.В., Андаев Е.И. 2017. Эколого-эпидемиологические особенности клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов в г. Иркутске. *Эпидемиология и вакцинопрофилактика* 97 (6): 20–26. [Mel'nikova O.V., Andaev E.I. 2017. Ekologo-epidemiologicheskie osobennosti kleshchevogo encefalita i iksodovyh kleshchevyh borreliozov v g. Irkutske. *Epidemiologiya i vakcinoprofilaktika* 97 (6): 20–26 (in Russian)].
- Мельникова О.В., Вершинин Е.А., Вержуцкая Ю.А., Корзун В.М., Адельшин Р.В., Трушина Ю.Н., Андаев Е.И. 2021а. Многолетний мониторинг системы клещ-возбудитель в природных очагах клещевого энцефалита пригородов Иркутска. *Паразитология* 55 (3): 204–225. [Mel'nikova O.V., Vershinin E.A., Verzhuckaya Yu.A., Korzun V.M., Adel'shin R.V., Trushina Yu.N., Andaev E.I. 2021a. Mnogoletnij monitoring sistemy kleshch-vozbuditel' v prirodnyh ochagah kleshchevogo encefalita prigorodov Irkutska. *Parazitologiya* 55 (3): 204–225 (in Russian)].
- Мельникова О.В., Вершинин Е.А., Корзун В.М., Вержуцкая Ю.А., Якович Н.В., Адельшин Р.В., Трушина Ю.Н., Лопатовская К.В., Андаев Е.И. 2021б. Активность гемипопуляций имаго таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930) в сочетанных природных очагах клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов южного Прибайкалья. *Паразитология* 55 (6): 496–513. [Mel'nikova O.V., Vershinin E.A., Korzun V.M., Verzhuckaya Yu.A., Yakovchic N.V., Adel'shin R.V., Trushina Yu.N., Lopatovskaya K.V., Andaev E.I. 2021b. Aktivnost' gemipopulyacij imago tayozhnogo kleshcha (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930) v sochetannyh prirodnyh ochagah kleshchevogo encefalita i iksodovyh kleshchevyh borreliozov yuzhnogo Pribajkal'ya. *Parazitologiya* 55 (6): 496–513 (in Russian)].
- Никитин А.Я., Антонова А.М. 2005. Учеты, прогнозирование и регуляция численности таежного клеща в рекреационной зоне г. Иркутска. Иркутск, Изд-во Иркутского госуниверситета, 116 с. [Nikitin A.Ya., Antonova A.M. 2005. Uchety, prognozirovanie i regulyaciya chislennosti taezhnogo kleshcha v rekreatsionnoj zone g. Irkutska. Irkutsk, Izd-vo Irkutского gosuniversiteta, 116 s. (in Russian)].
- Никитин А.Я., Сосунова И.А. 2003. Анализ и прогноз временных рядов в экологических наблюдениях и экспериментах. Иркутск, Изд-во Иркутского Гос. Педагогического университета, 81 с. [Nikitin A.Ya., Sosunova I.A. 2003. Analiz i prognoz vremennyh ryadov v ekologicheskikh nablyudeniyah i eksperimentah. Irkutsk, Izd-vo Irkutского Gos. Pedagogicheskogo universiteta, 81 s. (in Russian)].
- Новоженков Ю.И. 1982. Географическая изменчивость и популяционная структура вида. Фенетика популяций. М., Наука, 78–90. [Novozhenov Yu.I. 1982. Geograficheskaya izmenchivost' i populyacionnaya struktura vida. Fenetika populyacij. М., Nauka, 78–90 (in Russian)].
- Опыт создания карты иксодовых клещей Азиатской России. Приложение (цветная вкладка): карта «Иксодовые клещи» (масштаб 1:8 000 000). 1974. Под ред. Б.Б. Прохорова. Иркутск, Изд-во института географии Сибири и Дальнего Востока, 83 с. [Opyt sozdaniya karty iksodovyh kleshchej Aziatskoj Rossii. Prilozhenie (cvetnaya vkladka): karta «Iksodovye kleshchi» (masshtab 1:8 000 000). 1974. Pod red. B.B. Prohorova. Irkutsk, Izd-vo instituta geografii Sibiri i Dal'nego Vostoka, 83 s. (in Russian)].

- Рокицкий П.Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск, Высшая школа, 320 с. [Rokickij P.F. 1973. Biologicheskaya statistika. Minsk, Vyshejschaya shkola, 320 s. (in Russian)].
- Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. 2018. Влияние абиотических факторов на разные этапы развития таежного (*Ixodes persulcatus*) и европейского лесного (*Ixodes ricinus*) клещей. Зоологический журнал 97 (4): 379–396. [Sirotkin M.B., Korenberg E.I. 2018. Vliyanie abioticheskikh faktorov na raznye etapy razvitiya taezhnogo (*Ixodes persulcatus*) i evropejskogo lesnogo (*Ixodes ricinus*) kleshchej. Zoologicheskij zhurnal 97 (4): 379–396 (in Russian)].
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение. 1985. Л., Наука, 416 с. [Taezhnyj kleshch *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): morfologiya, sistematika, ekologiya, medicinskoe znachenie. 1985. L., Nauka, 416 s. (in Russian)].

DYNAMICS OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF THE TAIGA TICKS *IXODES PERSULCATUS* SCULZE, 1930 (ACARINA, IXODIDAE) IN THE SURROUNDINGS OF THE BAIKAL TRACT (IRKUTSK REGION)

Yu. A. Verzhutskaya, D. B. Verzhutsky, E. I. Andaev, A. Ya. Nikitin

Keywords: taiga tick, population dynamics, spatial structure of populations, Upper Angara region

SUMMARY

The Baikal tract is a highway, about 70 km long, connecting the city of Irkutsk with the Listvyanka village, located on the coast of Lake Baikal. There are heavy traffic and a significant recreational load with the location near the roadbed of many gardening, cottage settlements and tourist centers. The average number of taiga ticks for all years of observations in the vicinity of the tract was 27.4 ± 4.96 individuals per flag hour, with the maximum recorded abundance of 255 individuals per flag hour. In the vicinity of the road under consideration, the cores of taiga tick populations were identified – areas with a high and stable number of taiga ticks. In the spatial dynamics of the tick population, an increase in the average number and density of the taiga tick population with distance from the city was observed, which reaches maxima in the middle of the tract, and then decreases again when approaching the lake. Baikal. In the long-term dynamics of its abundance, one can note a change in the structure of the tick population starting from 2018. This was reflected in a decrease in the share of routes without ticks and an increase in the share of routes with an average and above average number of ticks. On the basis of the studies carried out, it can be fairly reasonably assumed that in the vicinity of the Baikal tract there are three populations of the taiga tick, characterized by the peculiarity of the spatial structure of abundance and its dynamics.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ ЗА 2022 Г. (ТОМ 56)

| | № | Стр. |
|--|---|------|
| Агасой В. В., Прокофьев В. В. К морфологии личинок слепней (Diptera, Tabanidae) группы <i>Hybomitra</i> (s. str.) <i>bimaculata</i> Macquart северо-запада России.. | 1 | 48 |
| Айбулатов С. В. См. Станюкович М. К. и др. | 4 | 330 |
| Андаев Е. И. См. Вержуцкая Ю. А. и др. | 6 | 495 |
| Андаев Е. И. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Фенотипическое разнообразие популяционных группировок <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder 1800) (Cestoda, Proteocephalidae) - паразита сига <i>Coregonus lavaretus</i> (L.) | 2 | 91 |
| Базанова Л. П. См. Никитин А. Я. | 5 | 373 |
| Балахонов С. В. См. Зверева Т. В. и др. | 4 | 303 |
| Батуева М. Д., Дугаров Ж. Н., Сондуева Л. Д. <i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1934 (Cnidaria, Muxosporaea): сезонная, возрастная, пространственная и многолетняя динамика зараженности плотвы <i>Rutilus rutilus</i> в Чивыркуйском заливе озера Байкал | 6 | 469 |
| Берников К. А. См. Стариков В. П. и др. | 2 | 168 |
| Беспятова Л. А. См. Кочерова Н. А. и др. | 2 | 126 |
| Борисов С. А. См. Вершинин Е. А. и др. | 4 | 335 |
| Бугмырин С. В. См. Кочерова Н. А. и др. | 2 | 126 |
| Вдовина Е. Д. См. Ковалевский А. В. и др. | 6 | 477 |
| Вержуцкая Ю. А., Вержуцкий Д. Б., Андаев Е. И., Никитин А. Я. Динамика пространственного распределения таежного клеща <i>Ixodes persulcatus</i> Schulze, 1930 (Acarina, Ixodidae) в окрестностях Байкальского тракта (Иркутская область) | 6 | 495 |
| Вержуцкая Ю. А. См. Зверева Т. В. и др. | 4 | 303 |
| Вержуцкая Ю. А. См. Никитин А. Я. и др. | 2 | 154 |
| Вержуцкая Ю. А. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Вержуцкий Д. Б. См. Вержуцкая Ю. А. и др. | 6 | 495 |
| Вержуцкий Д. Б. См. Медведев С. Г. и др. | 3 | 226 |
| Вержуцкий Д. Б. См. Медведев С. Г. и др. | 5 | 385 |
| Вершинин Е. А., Борисов С. А., Мельникова О. В. Эктопаразиты мелких млекопитающих южного Прибайкалья | 4 | 335 |
| Вершинин Е. А. См. Стариков В. П. и др. | 2 | 168 |
| Виноградова А. А., Скворцов В. В. Гельминтофауна утиных северо-запада России и Эстонии | 2 | 108 |

| | | |
|---|---|-----|
| Гордейко Н. С. См. Зверева Т. В. и др. | 4 | 303 |
| Гордейко Н. С. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Гребенщиков И. С. Ковалевский А. В. и др. | 6 | 477 |
| Гусаров И. В. См. Корнилова О. А. и др. | 1 | 76 |
| Дмитрюков А. В. См. Седихин Н. В. | 1 | 35 |
| Дугаров Ж. Н. См. Батуева М. Д и др. | 6 | 469 |
| Забашта А. В. См. Миронов С. В. и др. | 1 | 3 |
| Зверева Т. В., Никитин А. Я., Солодкая Н. С., Вержущая Ю. А., Гордейко Н. С., Балахонов С. В. Эколого-фаунистический комплекс видов иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) на острове Путягина (Приморский край) | 4 | 303 |
| Зверева Т. В. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Зиновьева С. В. См. Рысс А. Ю. и др. | 1 | 85 |
| Зубко К. С. Ковалевский А. В. и др. | 6 | 477 |
| Иешко Е. П. См. Аникиева Л. В. | 2 | 91 |
| Ковалевский А. В., Лучникова Е. М., Вдовина Е. Д., Зубко К. С., Носков М. А., Яковлева С. Н., Гребенщиков И. С. Функционирование природного очага бабезиоза собак в Кузнецко-Салаирской горной области (Кемеровская область, Россия) | 6 | 477 |
| Колесникова В. Ю. См. Никитин А. Я. и др. | 2 | 154 |
| Колесникова В. Ю. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Корнилова О. А., Чистякова Л. В., Гусаров И. В. Эндобионтные инфузории из рубца зубра европейского <i>Bison bonasus</i> (Linnaeus, 1758) из Вологодской области России | 1 | 76 |
| Котти Б. К. См. Медведев С. Г. и др. | 3 | 226 |
| Котти Б. К. См. Медведев С. Г. и др. | 5 | 385 |
| Котти Б. К., Стахеев В. В. Блохи (Siphonaptera) на юге России | 4 | 282 |
| Кочерова Н. А., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. К вопросу о потере эктопаразитов мелких млекопитающих при отлове ловушками Геро | 2 | 126 |
| Кравченко В. Н. См. Стариков В. П. и др. | 2 | 168 |
| Кусенко К. В. См. Поспехова Н. А. и др. | 4 | 314 |
| Леонович С. А. Афагия самцов у иксодовых клещей подсемейства Ixodinae | 4 | 267 |
| Лучникова Е. М. См. Ковалевский А. В. и др. | 6 | 477 |
| Ляпунов А. В. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Малышев Л. Л. См. Миронов С. В. и др. | 1 | 3 |
| Медведев С. Г., Вержущий Д. Б., Котти Б. К. Блохи рода <i>Paradoxopsyllus</i> <i>Miyajima et Kodzumi, 1909</i> (Siphonaptera, Leptopsyllidae) и их роль в природных очагах чумы | 3 | 226 |
| Медведев С. Г., Станюкович М. К. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих мыса Каргеш и особенности распространения их видов на северо-западе европейской части России | 2 | 139 |

| | | |
|---|---|-----|
| Медведев С. Г., Вержуцкий Д. Б., Котти Б. К. Палеарктические виды блох рода <i>Xenopsylla</i> (Siphonaptera, Pulicidae), паразитирующие на песчанках (<i>Rhombomys</i> , <i>Meriones</i>), и их роль в природных очагах чумы | 5 | 385 |
| Мельникова О. В. См. Вершинин Е. А. и др. | 4 | 335 |
| Мионов С. В., Забашта А. В., Малышев Л. Л. Биоразнообразие перьевых клещей, паразитирующих на воробьинообразных нижнего Дона, и количественные характеристики заражения | 1 | 3 |
| Михайлова Е. И. См. Поляева К. В. и др. | 5 | 355 |
| Морозов И. М. См. Никитин А. Я. и др. | 2 | 154 |
| Никитин А. Я., Базанова Л. П. Фенотипические особенности экспериментально полученных гибридов двух подвидов <i>Citellophilus tesquorum</i> (Siphonaptera, Ceratophyllidae) | 5 | 373 |
| Никитин А. Я., Вержуцкая Ю. А., Морозов И. М., Тимошкин А. Б., Панов В. В., Колесникова В. Ю. Аномалии экзоскелета <i>Ixodes pavlovskyi occidentalis</i> (Parasitiformes, Ixodidae) | 2 | 154 |
| Никитин А. Я. См. Вержуцкая Ю. А. и др. | 6 | 495 |
| Никитин А. Я., Зверева Т. В., Вержуцкая Ю. А., Ляпунов А. В., Рудаков Д. М., Колесникова В. Ю., Гордейко Н. С., Андаев Е. И. Фауна, обилие и инфицированность опасными для человека патогенами иксодовых клещей на острове Попова (Приморский край) | 5 | 418 |
| Никитин А. Я. См. Зверева Т. В. и др. | 4 | 303 |
| Носков М. А. Ковалевский А. В. и др. | 6 | 477 |
| Панов В. В. См. Никитин А. Я. и др. | 2 | 154 |
| Панюкова Е. В. Первые сведения о кровососущих комарах (Diptera, Culicidae) национального парка «Югыд ва» (республика Коми, приполярный Урал) | 3 | 179 |
| Петухов В. А. См. Стариков В. П. и др. | 2 | 168 |
| Поляева К. В., Михайлова Е. И., Чугунова Ю. К. Новые данные о видовом разнообразии скребней рода <i>Neoechinorhynchus</i> (Acanthocephales, Neoechinorhynchidae) в Красноярском крае | 5 | 355 |
| Поспехова Н. А., Кусенко К. В. Ультраструктура тегумента и морфология капсулы, окружающей тетратиридии рода <i>Mesocestoides</i> Vaillant, 1863 в печени полёвки-экономки | 4 | 314 |
| Прокофьев В. В. См. Агасой В. В. | 1 | 48 |
| Прохорова Е. Е. См. Усманова Р. Р. | 6 | 460 |
| Рудаков Д. М. См. Никитин А. Я. и др. | 5 | 418 |
| Рысс А. Ю., Спиридонов С. Э., Зиновьева С. В. Ираклий Ясонович Элиава (23.12.1928, Тбилиси – 30.11.2021, Тбилиси). Некролог | 1 | 85 |
| Седихин Н. В., Дмитриюков А. В. Плотность окрыленных форм оленьей кровососки <i>Lipoptena cervi</i> (Linnaeus, 1758) в различных биотопах и интенсивность заражения основного хозяина на территории Ленинградской области | 1 | 35 |
| Скворцов В. В. См. Виноградова А. А. | 2 | 108 |
| Солодкая Н. С. См. Зверева Т. В. и др. | 4 | 303 |

| | | |
|---|---|-----|
| Сондуева Л. Д. См. Батуева М. Д и др. | 6 | 469 |
| Спиридонов С. Э. См. Рысс А. Ю. и др. | 1 | 85 |
| Станюкович М. К. См. Медведев С. Г. | 2 | 139 |
| Станюкович М. К., Федоров Д. Д. Эктопаразиты (Acari: Gamasina, Ixodidae; Insecta: Anoplura) мелких млекопитающих мыса Картеш (ББС ЗИН РАН) (Карелия, Лоухский р-н) | 3 | 252 |
| Станюкович М. К., Федоров Д. Д., Айбулатов С. В. Новые данные о форезии <i>Gaeolaelaps debilis</i> (Ma, 1996) (Acari: Mesostigmata: Gamasina) на кровососущих двукрылых (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Simuliidae) | 4 | 330 |
| Стариков В. П., Кравченко В. Н., Вершинин Е. А., Берников К. А., Петухов В. А. Особенности распространения и паразитирования <i>Polyplax hannswrangeli</i> Eichler, 1952 (Anoplura) в западной Сибири | 2 | 168 |
| Стахеев В. В. См. Котти Б. К. и др. | 4 | 282 |
| Столбова В. В. Новые данные по распространению клещей в ульях медоносных пчел на юге западной Сибири | 3 | 209 |
| Султанова Е. А. Современная фаунистическая оценка популяции кровососущих комаров в юго-восточной части Азербайджана | 4 | 294 |
| Тимошкин А. Б. См. Никитин А. Я. и др. | 2 | 154 |
| Уманова Р. Р., Прохорова Е. Е. Обнаружение в моллюске <i>Succinea putris</i> спороцисты рода <i>Leucochloridium</i> необычной окраски | 6 | 460 |
| Успенский И. В. Climate, Ticks and Disease. Edited by Pat Nuttall. CABI, United Kingdom, 2022, 592 p. Рецензия | 5 | 429 |
| Федоров Д. Д. См. Станюкович М. К. | 3 | 252 |
| Федоров Д. Д. См. Станюкович М. К. и др. | 4 | 330 |
| Федоров Д. С. Строение органа Галлера у клеща <i>Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps</i> Virula, 1895 (Parasitiformes, Ixodidae) в связи с таксономией рода <i>Ixodes</i> Latreille, 1795 | 3 | 197 |
| Чистякова Л. В. См. Корнилова О. А. и др. | 1 | 76 |
| Чугунова Ю. К. Неспецифичная встречаемость нематод <i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798 у шук в реке Хатанге (море Лаптевых) | 1 | 71 |
| Чугунова Ю. К. См. Поляева К. В. и др. | 5 | 355 |
| Яковлева С. Н. Ковалевский А. В. и др. | 6 | 477 |
| Asogwa S. U. См. Idika I. K. и др. | 3 | 188 |
| Galaktionov K. V. См. Gonchar A. | 6 | 443 |
| Gonchar A., Galaktionov K. V. Guide to Notocotylidae (Digenea) parasitizing coastal gastropods of the White and Barents seas | 6 | 443 |
| Idika I. K., Asogwa S. U., Obi C. F., Nwosu C. O. Efficacy of ivermectin against gastrointestinal nematodes of goats in the sub-humid savanna zone of Nigeria | 3 | 188 |
| Nwosu C. O. См. Idika I. K. и др. | 3 | 188 |
| Obi C. F. См. Idika I. K. и др. | 3 | 188 |