

## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 56, № 3, 2022

---

- Первые сведения о кровососущих комарах (Diptera: Culicidae)  
Национального парка «Югыд ва» (Республика Коми, Приполярный Урал) 179  
*Е. В. Панюкова*
- Эффективность ивермектина против нематод желудочно-кишечного тракта  
у коз в субгумидной зоне саванны в Нигерии 188  
*И. К. Идика, С. У. Асогва, Ц. Ф. Оби, Ц. О. Нвосу*
- Строение органа Галлера у клеща *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* Birula, 1895  
(Parasitiformes, Ixodidae) в связи с таксономией рода *Ixodes* Latreille, 1795 197  
*Д. С. Федоров*
- Новые данные по распространению клещей в ульях медоносных пчел  
на юге Западной Сибири 209  
*В. В. Столбова*
- Блохи рода *Paradoxopsyllus* Miyajima et Kodzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae)  
и их роль в природных очагах чумы 226  
*С. Г. Медведев, Д. Б. Вержуцкий, Б. К. Котти*
- Эктопаразиты (Acari: Gamasina, Ixodidae; Insecta: Anoplura) мелких млекопитающих  
мыса Каргеш (ББС ЗИН РАН) (Карелия, Лоухский р-он) 252  
*М. К. Станюкович, Д. Д. Федоров*

## CONTENTS

---

---

**Vol. 56, No. 3, 2022**

---

---

- First information about mosquitoes (Diptera: Culicidae)  
in “Yugyd-va” National park (Komi republic, Subpolar Ural) 179  
*E. V. Panyukova*
- Efficacy of ivermectin against gastrointestinal nematodes  
of goats in the sub-humid savanna zone of Nigeria 188  
*I. K. Idika, S. U. Asogwa, C. F. Obi, C. O. Nwosu*
- Structure of the Haller’s organ in the tick *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* Birula, 1895  
(Parasitiformes, Ixodidae) in relation to taxonomy of the genus *Ixodes* Latreille, 1795 197  
*D. S. Fedorov*
- New data on the distribution of mites in honey bee hives  
in the south of Western Siberia 209  
*V. V. Stolbova*
- Diversity of plague vectors: fleas of the genus *Paradoxopsyllus* Miyajima et Kodzumi, 1909  
(Siphonaptera, Leptopsyllidae) 226  
*S. G. Medvedev, D. B. Verzhutsky, B. K. Kotti*
- Ectoparasites (Acari: Gamasina, Ixodidae; Insecta: Anoplura) of small mammals  
of the cape Kartesh (BBS ZIN RAS, Karelia, Louch district) 252  
*M. K. Stanyukovich, D.D. Fedorov*

595.771:502.4(470.661)

**ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О КРОВСОСУЩИХ КОМАРАХ  
(DIPTERA: CULICIDAE) НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЮГЫД ВА»  
(РЕСПУБЛИКА КОМИ, ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)**

© 2022 г. Е. В. Панюкова \*

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН,  
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, 167982 Россия

\* e-mail: [panjukova@ib.komisc.ru](mailto:panjukova@ib.komisc.ru)

Поступила в редакцию 07.05.2022 г.

После доработки 19.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

Представлены первые результаты исследования кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) в различных биотопах Приполярного Урала на территории национального парка «Югыд ва». Фаунистические сборы выполнены в различных биотопах в окрестностях межгорных озер с 12.07.2021 по 15.07.2021, проведен суточный учет нападающих на человека имаго самок комаров (13.07.2021–14.07.2021). В период полярного дня установлена круглосуточная пищевая активность комаров сем. Culicidae. В результате исследований выявлено 11 видов 2 родов *Aedes* и *Culiseta*: *Aedes communis* (De Geer, 1776), *A. diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. hexodontus* Dyar, 1916, *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. excrucians* (Walker, 1856), *A. intrudens* Dyar, 1919, *A. nigripes* (Zetterstedt, 1838), *A. pullatus* (Coquillett, 1904), *A. punctor* (Kirby, 1837), *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906) и *C. bergrothi* (Edwards, 1921). Прослежены прямые связи активности нападения имаго комаров с температурой воздуха (коэффициент корреляции Спирмана  $R = 0.5$  при значениях  $p = 0.005$ ). Биотопическая приуроченность к лишайниковым горным тундрам отмечена для тундрового вида комара *Aedes hexodontus* Dyar, 1916.

**Ключевые слова:** кровососущие комары, Приполярный Урал, национальный парк, фауна, экология, суточная пищевая активность

**DOI:** 10.31857/S0031184722030012, **EDN:** FFKZWC

Кровососущие комары, как амфибионтные организмы, – обязательные участники круговорота веществ и энергии в водных и наземных биогеоценозах. Циклы их развития связаны со многими компонентами, так как они играют важную роль в цепях питания водных и наземных экосистем. Личинки служат кормовой базой для хищных насекомых и мальков рыб. Имаго комаров входят в рацион питания наземных хищных беспозвоночных и позвоночных животных. Двукрылые насекомые имеют наиболее

разнообразные связи с человеком и его хозяйственной деятельностью, чем любой другой отряд насекомых (Нарчук, 2003). Практическая значимость комаров для человека общеизвестна: комары беспокоят своими укусами и служат переносчиками болезней (Lundström, 1999; Панюкова, Грицай, 2019). На территории Приполярного Урала видовой состав и особенности экологии видов Culicidae ранее не были исследованы из-за труднодоступности горных территорий. На Полярном Урале известны 10 видов этого семейства, из них *Aedes hexodontus* Dyar, 1916 отнесен к группе «типичных для тундры» видов (Бельтюкова, Митрофанова, 1971). Национальный парк «Югыд ва», или «светлая вода» (в переводе с коми-зырянского), – самый большой по площади в России. Он расположен в пределах восточных границ Республики Коми и включает хребты Полярного и Приполярного Урала.

Целью работы было исследование видового состава и экологических условий обитания настоящих комаров (Diptera: Culicidae) в окрестностях высокогорных озер национального парка «Югыд ва» на Приполярном Урале. В задачи входило изучение биотопического распределения видов и суточной пищевой активности представителей семейства Culicidae в горных условиях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор имаго кровососущих комаров выполнен с 12 по 15 июля 2021 г. в окрестностях двух межгорных озер долины р. Недысей (левого притока р. Косью), расположенных в границах национального парка «Югыд ва». Обследованы пойменные, высокогорные и склоновые биоценозы с различным составом растительных сообществ: тундровые, болотные, луговые, кустарниковые и лесные.

Комаров собирали в разных биотопах методом Гуцевича: выполняли сбор нападающих имаго на предплечье левой руки учетчика в течение 20 мин (Гуцевич и др., 1970). Для выяснения эндофильности выполнен «ручной сбор» имаго кровососущих комаров со стен палатки. Сбор материала осуществляли в 5 мл пробирки с завинчивающимися крышками, заполненные 70% этиловым спиртом. Суточный учет нападающих на человека имаго кровососущих комаров проведен с 11 часов 13.07.2021 до 11 часов 14.07.2021 на заболоченном берегу межгорного озера (№ 1) в пределах осоково-сфагнового прибрежного сообщества (65.259829 с. ш., 59.680704 в. д.). Данное местообитание наиболее благоприятно для развития кровососущих комаров, поэтому данный биотоп был выбран для проведения суточного учета Culicidae (рис. 1). Сбор нападающих имаго вели в 2 мл пробирки с защелкивающимися крышками, заполненные 70% этанолом, в каждую пробирку помещали не более 10 особей для лучшей сохранности материала. При большой численности нападающих самок комаров, за один учет заполняли несколько 2 мл пробирок или использовали пробирки большего объема по 5 мл с завинчивающимися крышками. Во время учета измеряли температуру воздуха, отмечали погодные условия: облачность, направление и скорость ветра. Координаты местности и высоты определены с помощью GPS-навигатора Garmin GPSMAP 64.

Всего выполнено 53 сбора нападающих имаго кровососущих комаров. Отловлены 544 экз., из них 365 экз. – в период суточного учета, 112 экз. пойманы в различных биотопах (горная тундра, лиственничное редколесье, пойменный луг, пойменный ивняк и заболоченный берег озера (осоково-сфагнового сообщества) и 67 имаго комаров сняты со стенок палатки.



**Рисунок 1.** Место проведения суточного сбора имаго кровососущих комаров – общий вид на заболоченный участок береговой линии (межгорное озеро № 1). Фото Е.В. Панюковой.

**Figure 1.** Location of the circadian collection of adults mosquitoes – a general view of the swampy area of the coastline (intermountain lake № 1). Photo by E.V. Panyukova.

Определение видов комаров осуществляли в лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН под бинокулярным микроскопом МБС–10. Для определения вида использовали определители (Гуцевич, Дубицкий, 1981; Becker et al., 2003, 2010; Панюкова, Остроушко, 2017). Для оценки обилия имаго комаров в биотопах мы рассчитывали процентное соотношение числа встреченных особей. Принята следующая шкала: более 10% – массовые виды, 1–10 – обычные, 1–0.5 – редкие, менее 0.5% – единичные. Статистический анализ собранного материала выполнен в программе PAST версия 2.15 (Hammer et al., 2001), рассчитывали коэффициент корреляции Спирмана, который наиболее часто применяют в эколого-энтомологических исследованиях (Некрасова и др., 2008).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Видовой состав и биотопическое распределение Culicidae

В горных условиях национального парка «Югыд ва» обнаружены 11 видов кровососущих комаров двух родов *Aedes* и *Culiseta*: *Aedes communis* (De Geer, 1776), *A. diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. hexodontus* Dyar, 1916, *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. excrucians* (Walker, 1856), *A. intrudens* Dyar, 1919, *A. nigripes* (Zetterstedt, 1838), *A. pullatus* (Coquillett, 1904), *A. punctor* (Kirby, 1837), *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906) и *C. bergrothi* (Edwards, 1921), что составляет 28% от видового состава комаров Республики Коми (РК). В наших сборах преобладали в численном

отношении и по обилию представители подрода *Ochlerotatus* Lynch-Arribalzaga, 1891 рода *Aedes* Meigen, 1818. Представители рода *Culiseta* Felt, 1904 в сборах встречались единично. Отметим, что род *Culiseta* в регионе (ПК) отличается редкостью находок, особенно при нарушениях мест развития личинок в результате осушения болот и другой хозяйственной деятельности человека. На охраняемых территориях, при сохранении естественных местообитаний, представители данного рода встречаются значительно чаще. В целом фаунистический состав сем. Culicidae в условиях Приполярного Урала представлен преимущественно голарктическим ареалогическим комплексом видов (10 видов). К палеарктическому комплексу видов относится только *Culiseta bergrothi*.

Характер распределения видов комаров сем. Culicidae по биотопам в горных условиях Приполярного Урала представлен в табл. 1.

**Таблица 1.** Обилие видов кровососущих комаров в различных местообитаниях национального парка «Югыд ва»

**Table 1.** Abundance of species of mosquitoes in habitats of Yugyd-va National Park

Вид сем. Culicidae	Биотопы			
	Лиственничное редколесье (лиственница, черника)	Пойменный луг (осоки, злаки, ерник)	Горная тундра (ягель, ерник)	Пойменная заболоченность (сфагнум, осока, ерник, ива)
1. <i>Aedes communis</i>	++	0	0	++
2. <i>A. hexodontus</i>	0	0	+	0
3. <i>A. excrucians</i>	0	++	0	0
4. <i>A. diantaeus</i>	+++	0	0	++
5. <i>A. punctor</i>	++	+	0	+++
6. <i>A. nigripes</i>	0	0	0	++
7. <i>A. euedes</i>	0	0	0	+
8. <i>Culiseta bergrothi</i>	0	0	0	+
9. <i>C. alaskaensis</i>	0	0	0	+
10. <i>A. pullatus</i>	0	0	0	+
11. <i>A. intrudens</i>	+	0	0	0
Всего видов	4	2	1	8

Примечание: +++ – массовый вид, ++ – обычный вид, + – единичный вид, 0 – вид отсутствует.

Note: +++ – mass species, ++ – normal species, + – single species, 0 – no species.

Отметим, что различные типы биотопов по высотам распределены неравномерно. Пойменный луг и ерник в пойме озера (№ 2) из рассматриваемых местообитаний имаго комаров расположены наиболее низко, на высоте 546.8 м над ур. м. (рис. 2), эти биотопы сильно увлажнены. В данных условиях обитания обнаружен пойменный вид *A. excrucians*. Лиственничное редколесье расположено на высоте 583 м над ур. м. Здесь отмечены представители лесного комплекса видов комаров, личинки которых

развиваются в лесных лужах, заболоченностях (*A. communis*, *A. intrudens*, *A. diantaeus* и *A. punctor*). Осоково-сфагновое прибрежное сообщество и ивняк в пойме озера № 1 были расположены на высоте 601.7 м над ур. м., здесь отмечено наибольшее видовое разнообразие Culicidae и редкий род комаров *Culiseta*.

На наибольшей высоте (662 м над ур. м.) была расположена горная ерничково-лишайниковая тундра, где отмечен характерный для тундровой зоны вид комара *A. hexodontus*.

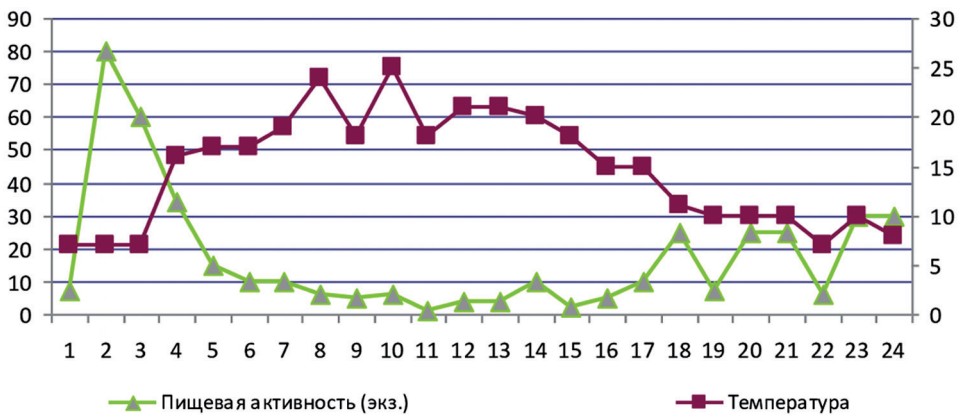


**Рисунок 2.** Межгорное озеро № 2 – место обитания пойменного вида комара *Aedes excrucians* (Walker, 1856). Фото Е.В. Панюковой.

**Figure 2.** Intermountain Lake № 2 – the habitat of the floodplain species of the mosquito *Aedes excrucians* (Walker, 1856). Photo by E.V. Panyukova.

### **Исследование суточной активности нападения имаго кровососущих комаров**

Суточный учет имаго Culicidae позволил выяснить суточный ритм пищевой активности (суточной активности нападения на человека) имаго комаров в условиях межгорных понижений Приполярного Урала. Выяснено, что пищевая активность комаров коррелирует с температурой воздуха в течение суток (коэффициент корреляции Спирмана  $R = 0.5$  при значениях  $p = 0.005$ ). Пищевая активность Culicidae возрастала с 18 часов вечера при наступлении оптимальной температуры (10–11°C), достигала максимума на рассвете в 2 часа ночи при +7°C и в 11 часов дня была самой низкой при высоких температурах воздуха (20–24°C) (рис. 3).



**Рисунок 3.** Ритм суточной пищевой активности пойменно-болотного комплекса видов кровососущих комаров 13–14.07.2021 на заболоченном участке горного озера (65.259829 с.ш., 59.680704 в.д.) национального парка «Югыд ва». По оси X: слева – время суток (часы), справа – температура воздуха (°C). По оси Y – число комаров (экз.) на 20-минутный учет.

**Figure 3.** Rhythm of daily feeding activity of the floodplain-marsh complex of species mosquitoes on July 13–14, 2021 in the swampy area of a mountain lake (65.259829 N, 59.680704 E) of the “Yugyd-va” national park. Along the X axis: on the left – time of day (hours), on the right – air temperature (°C). On the Y axis, the number of mosquitoes (ind.) per 20-minute registration.

Нападения имаго самок комаров фиксировали круглосуточно, при этом в сумеречное время пищевая активность кровососущих комаров возрастала. Доминировали комары рода *Aedes*, в сборах преобладал массовый в данных условиях вид *A. punctor*. Комары рода *Culiseta* нападали преимущественно в ночные часы, выявить данные виды на территории национального парка позволил метод проведения суточного учета, так как в дневное время эти виды не нападали на учетчика.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях межгорных озер Приполярного Урала отмечены 11 видов комаров, двух родов (*Aedes* и *Culiseta*). Преобладают в видовом и численном отношении представители рода *Aedes* (10 видов). Род *Culiseta* сохраняется в пределах заповедников и на малоосвоенных территориях, что отмечалось также в Кировской области, где данный род комаров сохранился только благодаря охраняемой территории в заповеднике «Нургуш» (Панюкова и др., 2020). По нашим наблюдениям, на Приполярном Урале кровососущие комары по биотопам распределены неравномерно. Эту особенность комаров Урала указывали в своей монографической сводке Некрасова и др. (2008), авторы пишут о чертах поливариантности экологического «поведения» этих насекомых, что проявляется в их способности находить благоприятные биотопы для развития личинок. По нашему мнению, наибольшее видовое разнообразие комаров



сем. Culicidae на Приполярном Урале связано с заболоченными участками пойм горных рек и озер. В этих условиях имеются наиболее разнообразные водоемы, в которых может происходить развитие личинок разных видов комаров. Так, в пойменных биотопах встречено 8 видов комаров. Только один вид, *Aedes hexodontus*, не обнаружен в пойменных условиях. Этот вид отмечен на высотах более 600 м в лишайниковых горных тундрах, что подтверждает его приуроченность к данным условиям, указанную ранее для фаунистических комплексов Полярного Урала (Бельтюкова, Митрофанова, 1971). В наших сборах преобладал комар *A. punctor*. Экология данного вида достаточно хорошо изучена в РК, известно, что *A. punctor* относится к группе средневесенних видов, развитие его личинок связано со сфагновыми болотами – заболоченными открытыми пространствами, встречаются личинки *A. punctor* в осоковых болотах, лесных озерах, канавах, ямах (Панюкова, Остроушко, 2017).

Нами впервые проанализирован суточный ритм пищевой активности сем. Culicidae в горных условиях Приполярного Урала – ритм имеет одновершинный характер. Пик пищевой активности представителей сем. Culicidae в межгорных понижениях Приполярного Урала отмечен в 2 часа ночи, при наступлении незначительных сумерек в период полярного дня. Для равнинных условий известно, что в период «белых ночей» цикл пищевой активности кровососущих комаров имел два пика: при наступлении сумерек и перед восходом Солнца (Остроушко, 1965; Шарков и др., 1984). Наши учеты показали наибольшую пищевую активность кровососущих комаров в сумеречный период ночи, а не на границе начала и окончания наступления сумерек, как было отмечено ранее для равнины. На горных склонах постоянная смена теневых и световых сторон – обычное явление в течение суток, что отличает горные условия от равнинных. Ведущим фактором для комаров в горных условиях становится не солнечный свет, а температура окружающей среды, близкая к оптимальной в 10°C, при нагреве или охлаждении скал. Нами отмечена прямая зависимость пищевой активности имаго комаров от температуры воздуха.

Высота расположения местообитаний комаров в горах определяет степень стока, накопления и удержания влаги в весенний период, когда происходит массовое развитие личинок Culicidae. На самом низком уровне из рассматриваемых нами биотопов (546.8 м над ур. м.), на пойменном лугу озера (№ 2) был собран представитель пойменного комплекса видов комаров группы видов «cantans»: *Aedes excrucians*. На самой высокой точке сборов (662 м), в лишайниковой горной тундре, был отмечен только один вид – *Aedes hexodontus*. Наибольшее видовое разнообразие отмечено на высоте 601.7 м над ур. м., где имелась обширная заболоченность (озеро № 1), которая в весенний период может служить местом развития кровососущих комаров, в частности доминирующего в сборах вида *A. punctor*. Таким образом, нашими исследованиями подтверждается биотопическая организованность северных сообществ комаров на Урале, отмеченная ранее (Некрасова и др., 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В результате проведенного исследования установлен видовой состав сем. Culicidae в условиях межгорных озер Приполярного Урала на территории национального парка «Югыд ва», включающий 11 видов двух родов. Фауна комаров Урала обеднена по сравнению с равнинными территориями в связи с мозаичностью горных биотопов и нестабильностью погодных условий в горах. Видовой состав Culicidae горных территорий Приполярного Урала может быть незначительно расширен (на 3–5 видов) при исследованиях других типов горных местообитаний. Суточная пищевая активность имаго комаров в условиях полярного дня имеет одновершинный характер с пиком в 2 часа ночи и зависит от температуры окружающей среды.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарю коллег В.И. Пономарева и О.И. Кулакову (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Республика Коми, Россия) за высокий уровень организации экспедиции, а также коллег-участников экспедиции и экипаж вертолета МИ-8 ОАО «Газпромavia». Исследование выполнено в рамках темы отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» (Гос. регистрационный номер: 122040600025–2).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельтюкова К.Н., Митрофанова Ю.Г. 1971. Кровососущие насекомые (Diptera) кустарниковой тундры Полярного Урала. Ученые записки Пермского гос. университета № 249. С. 158–181. [Bel'tyukova K.N., Mitrofanova YU.G. 1971. Krovososushchie nasekomye (Diptera) kustarnikovoj tundry Polyarnogo Urала. Uchenye zapiski Permskogo gos. universiteta. № 249. S. 158–181. (in Russian)].
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Фауна СССР. Насекомые Двукрылые. Комары сем. Culicidae. Т. 3, вып. 4. Л., Наука, 384 с. [Gucevich A.V., Monchadskij A. S., Shtakel'berg A.A. 1970 Fauna SSSR. Nasekomye Dvukrylye. Komary sem. Culicidae. T. 3, vyp. 4. Leningrad, Nauka, 384 ss. (in Russian)].
- Гуцевич А.В., Дубицкий А.М. 1981. Новые виды комаров фауны Советского Союза. Паразитол. сб. ЗИН РАН, Т. 30. 97–165. [Gucevich A.V., Dubickij A.M. 1981. Novye vidy komarov fauny Sovetskogo Soyuzа. Parazitol. sb. ZIN RAN, T. 30. 97–165 (in Russian)].
- Нарчук Э.П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран. С-Пб., Труды Зоологического института РАН. Т. 294. 260 с. [Narchuk E.P. 2003. Opredelitel' semejstv dvukrylyh nasekomyh fauny Rossii i sopredel'nyh stran. S-Pb., Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. T. 294. 260 ss. (in Russian)].
- Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. 2008. Экологическое разнообразие кровососущих комаров Урала. Екатеринбург, УрО РАН, 208 с. [Nekrasova L.S., Vigorov Yu.L., Vigorov A.Yu. 2008. Ekologicheskoe raznoobrazie krovososushchih komarov Urала. Ekaterinburg, UrO RAN, 208 ss. (in Russian)].
- Остроушко Т.С. 1965. К фауне и биологии кровососущих комаров и мокрецов Интинского района Коми АССР. Известия Коми филиала Всесоюзного географического общества. Вып. 10. Сыктывкар, Коми Книжное изд-во, 128–131. [Ostroushko T.S. 1965. K faune i biologii krovososushchih komarov i mokrecoy Intinskogo rajona Komi ASSR // Izvestiya Komi filiala Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva. Vyp. 10. Syktyvkar, Komi Knizhnoe izd-vo. Syktyvkar, 128–131. (in Russian)].

- Панюкова Е.В., Грицай А.Б. 2019. Эпидемиологическая характеристика видового состава кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) европейского северо-востока России. В кн.: Т.Я. Ашихмина (ред.). Материалы XVII Всероссийской конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем». Книга 2. Киров, Издательство Вятского государственного университета, 356–359. [Panyukova E.V., Gricaj A.B. 2019. Epidemiologicheskaya harakteristika vidovogo sostava krovososushchih komarov (Diptera, Culicidae) evropejskogo severo-vostoka Rossii. V kn.: T.Ya. Ashihmina (red.). Materialy XVII Vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Biodiagnostika sostoyaniya prirodnyh i prirodno-tehnogennyh sistem». Kniga 2. Kirov, Izdatel'stvo Vyatskogo gosudarstvennogo universiteta, 356–359. (in Russian)].
- Панюкова Е.В., Остроушко Т.С. 2017. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae). М., Товарищество научных изданий КМК, 209 с. (Фауна европейского северо-востока России. Т. XI, ч. 2.). [Panyukova E.V., Ostroushko T.S. 2017 Krovososushchie komary (Diptera, Culicidae). M., Tovarishchestvo nauchnyh izdaniy KMK, 209 ss. (Fauna evropejskogo severo-vostoka Rossii. T. XI, ch. 2.) (in Russian)].
- Панюкова Е.В., Целищева Л.Г., Пестов С.В., Колесникова А.А., Бакка С.В., Шарахова М.В. 2020. Фауна и экология кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) государственного природного заповедника «Нургуш» Кировской области. Паразитология 54 (4): 322–340. [Panyukova E.V., Celishcheva L.G., Pestov S.V., Kolesnikova A.A., Bakka S.V., SHarahova M.V. 2020. Fauna i ekologiya krovososushchih komarov (Diptera: Culicidae) gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Nurgush» Kirovskoj oblasti // Parazitologiya 54 (4), 322–340. (in Russian)].
- Шарков А.А., Лобкова М.П., Усова З.В. 1984. Кровососущие комары и мошки Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 152 с. [Sharkov A.A., Lobkova M.P., Usova Z.V. 1984. Krovososushchie komary i moshki Evropejskogo Severa SSSR. Petrozavodsk, 152 ss. (in Russian)].
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Lane J., Kaiser A. 2003. Mosquitoes and their control. Kluwer Academic. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, Plenum Publishers, 498 pp.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg, Dordrecht, London, New York, Springer, 577 pp.
- Hammer O., Harper D.A.T., Pyan P.D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaentologia Electronica 4 (1): 1–9.
- Lundström J.O. 1999. Mosquito – borne viruses in Western Europe: A review. J. Vect. Ecol. 24 (1): 1–39.

## FIRST INFORMATION ABOUT MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE) IN “YUGYD-VA” NATIONAL PARK (KOMI REPUBLIC, SUBPOLAR URAL)

E. V. Panyukova

**Keywords:** mosquitoes, Subpolar Urals, national park, fauna, ecology, daily food activity

### SUMMARY

The article presents the first research results of mosquitoes in biotopes of the Subpolar Urals on the territory of the “Yugyd-Va” National Park. The expedition was carried out on July 12–15, 2021. As a result, 11 species of the family Culicidae was found: *Aedes communis* (De Geer, 1776), *A. diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. hexodontus* Dyar, 1916, *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. excrucians* (Walker, 1856), *A. intrudens* Dyar, 1919, *A. nigripes* (Zetterstedt, 1838), *A. pullatus* (Coquillett, 1904), *A. punctor* (Kirby, 1837), *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906) и *C. bergrothi* (Edwards, 1921). Direct links between the nutrital activity of adult mosquito attacks and temperature were traced (Spearman correlation coefficient  $R=0.5$  at  $p=0.005$ ). The tundra mosquito – *Aedes hexodontus* Dyar, 1916 preferred lichen mountain tundras.

УДК 616:576.8

**EFFICACY OF IVERMECTIN AGAINST  
GASTROINTESTINAL NEMATODES OF GOATS  
IN THE SUB-HUMID SAVANNA ZONE OF NIGERIA**

© 2022 I. K. Idika<sup>a</sup>, S. U. Asogwa<sup>a</sup>, C. F. Obi<sup>a\*</sup>, C. O. Nwosu<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Department of Veterinary Parasitology & Entomology, Faculty of Veterinary Medicine,  
University of Nigeria,  
Nsukka, Enugu State, Nigeria

\*e-mail: chukwunonso.obi@unn.edu.ng

Received 25.01.2022

Received in revised form 03.04.2021

Accepted 08.04.2021

Faecal egg count reduction test (FECRT) was used to determine the efficacy of ivermectin in eight purposively selected goat farms with history of no anthelmintic treatment for a 2-month period. Faecal egg counts (FEC) were conducted on faecal samples collected per rectum from individual goats prior to treatment with ivermectin, and the egg per gram (EPG) of faeces recorded as the Pre-treatment FEC (PRFEC) for each animal. A second FEC was carried out on the same animals on day 14 post anthelmintic treatment and the EPG recorded as post treatment FEC (PTFEC). Ivermectin resistance was confirmed where the fecal egg count reduction (FECR) percentage was less than 95% and the lower 95% confidence limit (LCL) was less than 90% but if only one of the two criteria was met, resistance was suspected. Faecal samples were also pooled and cultured for larval identification and count. FECRT results showed that ivermectin treatment produced >95% reduction of the PRFEC in 5 farms and <95% reduction in 3 farms. Ivermectin resistance was suspected in two goat farms but was confirmed in one goat farm on the basis of 95% LCL and FECRT. Larval identification showed the occurrence of *Haemonchus contortus* (79%), *Trichostrongylus colubriformis* (17.5%) and *Oesophagostomum* (3.5%). The study revealed efficacy of ivermectin against GI nematode parasites of small ruminants in the study area at the level FECRT, resistance, however, was suspected and confirmed in 2 and 1 farms, respectively.

**Keywords:** resistance, GI nematodes, Nigeria, ivermectin, small ruminants

**DOI:** 10.31857/S0031184722030024, **EDN:** FFQLYS

Small ruminants are very important in poverty alleviation, especially in developing economies (Elzaki et al., 2019), contributing majorly to food security, in addition to their

other cultural and religious values. Economically, small ruminant production compares favourably with other livestock, as they require little initial capital to set up. However, threats by diseases, particularly, gastrointestinal nematode (GIN) parasitism remain a major constraint to profitable small ruminant enterprise, especially in the developing countries with serious economic consequences (Biffa et al., 2006; Idika et al., 2012). Nevertheless, prophylactic and more so, therapeutic use of broad spectrum anthelmintics help in maximizing productivity of grazing livestock, including small ruminants as they diminish the effects of these parasites in these animals. However, overtime usage of anthelmintics could lead to emergence of worm strains that resist and survive exposure to therapeutic doses of the drugs. Resistance to anthelmintic drugs is a growing concern and threat to the beneficial and effective use of anthelmintics, as it militates against continued efficacy and sustainable use of the drug, and by implication, profitable livestock farming.

Anthelmintic resistance has been reported all over the world, under various climatic conditions, but more in areas with high annual number of circles of infection, requiring several anthelmintic treatments per year (Han et al., 2017; Arsenopoulos et al., 2021). Nevertheless, resistance to anthelmintics could be acquired by nematode parasites after only a few treatments (Ihler, 2010). The rapid rates of nucleotide sequence evolution seen in some parasitic nematodes of veterinary importance and their extremely large effective population sizes that give the worms an exceptionally high level of genetic diversity are genetic features that favour development of anthelmintic resistance in these parasites (Jimenez Castro et al., 2019). Anthelmintic resistance affects all classes of anthelmintics including macrocyclic lactones, of which ivermectin is the most popular.

A number of drugs are available to control gastrointestinal nematode infestation in small ruminants in Nigeria, however, ivermectins are among the most commonly used. Ivermectins are preferred owing to their effectiveness against a wide range of nematodes and ectoparasites such as lice, mites, and ticks (Campbell, 1989) as well as their wide safety margin (González Canga et al., 2008).

The present study was therefore designed to determine the ivermectin resistance status of GIN of goats in Nsukka Local Government Area (LGA) of Enugu State, Nigeria using the Faecal Egg Count Reduction Test (FECRT). The study has become necessary considering the economic importance of GINs in small ruminants and the widespread use of ivermectin both in treatment and prophylaxis in small ruminant production in the study area and Nigeria in general.

## MATERIALS AND METHODS

### Study area

The study was conducted in Nsukka Local Government Area, a sub-humid derived savannah zone in Enugu State, lying approximately between longitude 6°52'–7°53' E and latitude 6°38'–7°8' N. Small ruminant farming, especially goats is very common in the area, where they are reared mainly as a subsidiary rural agricultural activity.

### Study design

The study was conducted using 80 West African Dwarf (WAD) goats from eight purposively selected farms. Ten goats were randomly selected in each of the farms designated 1-8. Farms with faecal egg counts above 100 eggs per gram of faeces (epg), and whose goats did not receive any anthelmintic treatment for at least two months prior to the study were included in the study. Pregnant and nursing animals, as well as suckling kids were excluded. Ivermectin susceptibility or resistance was based on the faecal egg count reduction (FECR) percentage and the confidence limits.

### Anthelmintic susceptibility test

The individual body weights (kg) of the randomly selected goats per farm were determined using a weigh band (we-bo®). Egg counts were conducted on faecal samples collected per rectum from individual goats in each farm prior to treatment with ivermectin, and the egg per gram (EPG) of faeces recorded as the Pre-treatment FEC (PRFEC) for each animal. Thereafter, the goats were given 1% ivermectin (Ivermectine®) at the dose of 0.02 mg/Kg as recommended by the manufacturer. A second FEC was carried out on the same animals on day 14 post anthelmintic treatment and the EPG recorded as post treatment FEC (PTFEC). All faecal egg counts were carried out by the modified McMaster counting technique (MAFF, 1997). Left over faecal samples for the pre- and post-treatment FECs were pooled and routinely cultured for larval identification and count (Hansen, Perry, 1994). The FECR (%) was thereafter calculated using the formula  $100(1-[T2/T1])$  (Mckenna, 2006), where T1 and T2 represent the pre- and post-treatment FEC respectively. The confidence limits were calculated as described by Dobson et al. (2012). Ivermectin resistance was confirmed where the FECR percentage was less than 95 % and the lower 95 % confidence limit was less than 90 % but if only one of the two criteria was met, resistance was suspected.

### Ethical Approval

The University of Nigeria, national and international guidelines for the ethical care and use of laboratory animals were fully adhered to. Also, appropriate ethical clearance/approval was gotten from the Ethics Committee for Medical and Scientific Research of the University of Nigeria, Nsukka (UNN/FVM/VP/2592). The informed consent of the farmers were duly sought for and obtained.

### RESULTS

An overall GIN prevalence of 67.5% among the 8 selected goat farms has been demonstrated (Tab. 1). Culture and larval identification of pooled pre-treatment faecal samples (Tab. 2) indicate that 79.0% of the recovered worm eggs were those of *Haemonchus contortus* (Rud.) 1915 with a mean larval count of  $700 \pm 49.01$  L<sub>3</sub>/ml. The proportion of the recovered eggs that belonged to *Trichostrongylus colubriformis* (Giles, 1892) and *Oesophagostomum* spp. were 17.49 and 3.45 % respectively with mean counts of  $155 \pm 19.0$  and  $31.0 \pm 4.3$  L<sub>3</sub>/ml, respectively. The culture and larval identification of post treatment faecal samples showed that 100% of recovered strongyle eggs were those of *H. contortus* (Tab. 2).

**Table 1.** Prevalence of GI trichostrongyloid nematodes in 8 selected goat farms in Sub-humid Savanna Zone of Nigeria

No. Examined	No. Infected	Prevalence
80	54	67.5%

**Table 2.** Species of nematodes determined by culture of pooled faeces obtained from selected goat farms in Sub-humid Savanna Zone of Nigeria

Nematode species	Larval count (Mean $\pm$ SEM) ( $\times 10^2$ )	Proportion of recovery (Mean $\pm$ SEM), %
Pre-treatment faecal samples		
<i>Haemonchus contortus</i>	7.00 $\pm$ 0.49	79.00
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>	1.55 $\pm$ 0.19	17.49
<i>Oesophagostomum</i> spp.	0.31 $\pm$ 0.04	3.50
Post treatment faecal samples		
<i>Haemonchus contortus</i>	0.40 $\pm$ 0.09	100
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>	Nil	
<i>Oesophagostomum</i> spp	Nil	

Table 3 shows the mean pre- and post- treatment FEC of the goats in different farms. The animals possessed mean pre-treatment FEC that ranged between  $179.00 \pm 69.29$  and  $490.00 \pm 165.03$  epg and post-treatment FEC of  $0.67 \pm 0.67$  and  $37.67 \pm 37.17.25\%$ . The results of the FECRT showed that a single dose treatment with ivermectin produced  $>95\%$  reduction of the PRFEC in 5 farms, namely, farms 1, 3, 4, 5, and 7 with their 95% LCL above 90%. Consequently, the ivermectin produced  $<95\%$  reduction in 3 farms, namely, farms 2, 6, and 8. However, the 95% LCL was less than 90% in farm 6 and above 90% in farms 2 and 8. Therefore, resistance was suspected in farms 2 and 8 but present in farm 6 on the basis of the FECRT. Consequently, 62.5% of the farms sampled were susceptible to ivermectin, 12.5% were resistant while 25% had GIN parasites that suspected of resistance to ivermectin.

**Table 3.** Mean faecal strongyle-egg count reduction percentage in WAD ruminants treated with ivermectin 0.02 mg/Kg in Sub-humid Savanna Zone of Nigeria

Farms	PREFEC	PTFEC	FECR	LCL	UCL	Resistance status
1	335.00 ± 70.30	4.00 ± 2.12	98.81	96.30	99.68	Susceptible
2	490.00 ± 165.03	27.33 ± 27.33	94.42	91.21	96.60	Suspected
3	186.67 ± 107.29	1.00 ± 1.00	99.46	96.11	99.94	Susceptible
4	393.33 ± 158.36	0.67 ± 0.67	99.83	98.30	99.99	Susceptible
5	316.67 ± 192.73	3.00 ± 3.00	99.05	96.59	99.79	Susceptible
6	433.33 ± 197.01	37.67 ± 37.17	91.31	87.26	94.26	Resistant
7	179.00 ± 69.29	2.33 ± 1.20	98.70	94.64	99.75	Susceptible
8	400.00 ± 165.03	24.33 ± 24.33	93.92	90.18	96.40	Suspected

#### DISCUSSION

The present study showed that goats in Nsukka LGA of Enugu State, Nigeria are commonly infested with GI trichostrongyloid nematodes with 67.5% prevalence rate. Larval identification revealed the predominance of *Haemonchus contortus* above other GI nematode parasites in goats in the study area. These findings collaborate with prevalence rates of 70–90% of GI nematode infections of small ruminants, been reported by previous studies (Chiejina, 1986; Idika et al., 2012) in the study area, of which *Haemonchus contortus* has consistently been predominant. Nsukka is situated within the derived Savannah zone of Nigeria, with annual temperature range of 16 to 30°C (rarely below 12 and above 32°C) and 9.3 months (mid February to late November) of rainfall that support survival and development of pre-parasitic stages of nematodes almost all year round. Hence, grazing livestock in the area is usually associated with high annual number of circles of infection per year, with several anthelmintic treatments per year. The implication of such frequent treatment especially with a particular type of anthelmintics resulted in the unwanted emergence of nematode populations with heritable ability to resist anthelmintic doses. In the study area, ivermectin is the most commonly used anthelmintic for treatment of small



ruminants. Campbell (1989) reports that ivermectin is a drug of choice in small ruminants, due to its wide margin of action, been effective against endo- and ecto-parasites, as well as its wide safety margin.

It was a core objective of the present study to provide information on the state of ivermectin resistance by GI trichostrongyloid nematodes of goats in the study area, using the Faecal egg count reduction test (FECRT). The study therefore, identified varying degrees of efficacy and possible presence of ivermectin resistance. The results of the present study showed that at the recommended therapeutic dose of 0.02 mg/kg, ivermectin produced over 95% reduction of the pre-treatment FECs in five farms. Therefore, ivermectin was efficacious in these farms and their gastrointestinal nematode (GIN) parasite population judged susceptible to ivermectin. On the other hand, the GIN population in farm 6 was assumed resistant to ivermectin on the basis of a less than 95% FECR produced by the ivermectin with a 95% LCL of <90%. However, ivermectin resistance was suspected in farms 2 and 8 given that the FECR percentage in these farms were less than 95% (94.42 and 93.92% respectively) but the 95% LCLs were >90% (96.6 and 96.4% respectively).

Frequent use and misuse of antiparasiticides, especially diminazene, ivermectin, and albendazole by farmers and animal attendants in the study area was reported following a study by Obi et al. (in press). The ivermectin resistance noted in this study was attributed to frequent and over usage of the drug, given that ivermectin serves dual purposes been effective against nematode- and ecto-parasites. Farmers and veterinarians often use ivermectins against ectoparasites in animals including without any iota of regard to their nematode parasites in these animals. Ectoparasitism, particularly mite infestation is very common among small ruminants in the study area, requiring frequent treatment with acaricides of which Ivermectin is widely used due to its efficacy, wide safety margin, cost effectiveness and ease of administration. This invariably imposes continuous selection pressure on nematode strains in favour of resistant genes. Such frequent and often unnecessary uses of anthelmintics with respect to nematode parasites are known risk factors for the development of anthelmintic resistance (Shalaby, 2013).

Culture of pooled post treatment faecal samples suggests that the observed ivermectin resistance was demonstrated by *H. contortus*. This worm is known to have a high propensity to develop resistance (Redman et al., 2012). *Haemonchus contortus* is the most important GI nematode of goats in the study area, with very high daily egg output, rapid build-up of infective L<sub>3</sub> on pasture under suitable climatic conditions, high establishment rate and very short latent period (Chiejina, 1986; Mghomga et al., 2012). Therefore, the result of the present study calls for great caution with the use of ivermectins in goats. Coles et al. (2006) report that early stages of anthelmintic resistance usually go unnoticed as the anthelmintics may still be effective, however, complete efficacy is lost when resistance

reaches higher levels either in individual host or proportion of affected worm population. It is also important to note that resistance to an anthelmintic by GI nematodes could lead to resistance to other compounds with similar mode of action, irrespective of whether or not, the nematode has been exposed to that particular anthelmintic. Resistance to ivermectin in small ruminants has been reported in so many countries under different farm management. Adediran, Uwalaka (2015) reported a low level of resistance against ivermectin in West African Dwarf goats. Likewise, Dey et al. (2020) reported resistance to ivermectin as well as to levamisole and albendazole in sheep and goats in Bangladesh.

#### CONCLUSION

This study confirmed and suspected ivermectin resistance in 1 and 2 farms respectively, out of the 8 farms studied at the level of FECRT. The importance of this finding in the study area cannot be over-emphasized given that many veterinarians and animal handlers in the area rely heavily on ivermectin for treatment against GI nematode- and ectoparasites in small ruminants. The FECRT, though highly recommended for detecting anthelmintic resistance in farm animals, (Coles et al., 1992), lack sensitivity as it only detects anthelmintic resistance in populations where more than 25% of worms are resistant (Domke et al., 2012). This, therefore, calls for great caution on the use of ivermectin in the study area to limit the pressure imposed on the selection for resistant genes. Molecular detection technique is however required for further confirmation of the ivermectin resistant status of small ruminants in the area.

#### REFERENCES

- Adediran O.A., Uwalaka C.E. 2015. Effectiveness evaluation of levamisole, albendazole, ivermectin, and *Vernonia amygdalina* in West African Dwarf Goats. *Journal of Parasitology Research* 5 p. <https://doi.org/10.1155/2015/706824>
- Arsonopoulos K.V., Fthenakis G.C., Fthenakis E.I., Papadopoulos E. 2021. Haemonchosis: a challenging parasitic infection of sheep and goats. *Animals* 11: 363. <https://doi.org/10.3390/ani11020363>
- Biffa D., Jobre Y., Chakka H. 2006. Ovine helminthosis, a major health constraint to productivity of sheep in Ethiopia. *Animal Health Research Reviews* 7 (1-2): 107–118. <https://doi.org/10.1017/S1466252307001132>
- Campbell W.C. 1989. Ivermectin and Abamectin. New York, Springer-Verlag, 363 pp.
- Chiejina S.N. 1986. The epizootiology and control of parasitic gastroenteritis of domesticated ruminants in Nigeria. *Helminthological Abstracts* 55: 413–429.
- Coles G.C., Borgsteede F.H., Geerts S., Klei T.R., Taylor M.A., Walle P.J. 1992. World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology (W.A.A.V.P) methods for the detection of anthelmintic resistance in nematodes of veterinary importance. *Veterinary Parasitology* 44: 35–44. [https://doi.org/10.1016/0304-4017\(92\)90141-U](https://doi.org/10.1016/0304-4017(92)90141-U)
- Coles G.C., Jackson F., Pomroy W.E., Prichard R.K., von Samson-Himmelstjerna G., Silvestre A., Taylor M.A., Vercruyse J. 2006. The detection of anthelmintic resistance in nematodes of veterinary importance. *Veterinary Parasitology* 136: 167–185. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2005.11.019>

- Dey A.R., Begum N., Anisuzzaman Alim A., Alam M. 2020. Multiple anthelmintic resistance in gastrointestinal nematodes of small ruminants in Bangladesh. *Parasitology International* 77 : 102105. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2020.102105>
- Dobson, R.J., Hosking, B.C., Jacobson, C.L., Cotter, J.L., Besier, R.B., Stein, P.A., Reid, S.A. 2012. Preserving new anthelmintics: A simple method for estimating faecal egg count reduction test (FECRT) confidence limits when efficacy and/or nematode aggregation is high. *Vet. Parasitol.* 186, 79–93. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.11.049>
- Domke A.V.M., Chartier C., Gjerde B. et al. 2012. Prevalence of anthelmintic resistance in gastrointestinal nematodes of sheep and goats in Norway. *Journal Parasitology Research* 111: 185–193. <https://doi.org/10.1007/s00436-012-2817-x>
- Ealzaki R., Abdalla S., Al-Mahish M. 2019. Small ruminants as a pathway to reduce urban poverty: An empirical analysis of Sudan. *Veterinary world* 12 (12): 2017–2024. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2019.2017-2024>
- González Canga A., Sahagún Prieto A.M., Díez Liébana M.J., Fernández Martínez N., Sierra Vega M., García Vieitez J.J. 2008. The pharmacokinetics and interactions of ivermectin in humans--a mini-review. *The AAPS Journal* 10 (1): 42–46. <https://doi.org/10.1208/s12248-007-9000-9>
- Han T., Wang M., Zhang G., Han D., Li X., Liu G., Li X., Wang Z. 2017. Gastrointestinal nematodes infections and anthelmintic resistance in grazing sheep in the Eastern Inner Mongolia in China. *Acta Parasitologica* 62 (4): 815–822. <https://doi.org/10.1515/ap-2017-098>
- Hansen, J., Perry, B. 1994. The epidemiology, diagnosis and control of helminth parasites of ruminants a hand book. *International Library of Research in Animal Diseases*, Nairobi, Kenya, 62–72.
- Idika I.K., Iheagwam C.N., Ezemonye C.N., Nwosu C.O. 2012. Gastrointestinal nematodes and body condition scores of goats slaughtered in Nsukka, Nigeria. *Nigeria Veterinary Journal* 33 (1): 440–447.
- Ihler C.F. 2010. Anthelmintic resistance. An overview of the situation in the Nordic countries. *Acta Veterinaria Scandinavica* 52: 24. <https://doi.org/10.1186/1751-0147-52-S1-S24>
- Jimenez Castro P.D., Howell S.B., Schaefer J.J. et al. 2019. Multiple drug resistance in the canine hookworm *Ancylostoma caninum*: an emerging threat? *Parasites and Vectors* 12: 576. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3828-6>
- MAFF 1977. Manual of veterinary laboratory diagnostic techniques. Bulletin Number 18. Ministry of Agriculture Fisheries and Food. London, HMSO, 5–50.
- McKenna P.B. 2006. Further comparison of fecal egg count reduction test procedure: sensitivity and specificity. *New Zealand Veterinary Journal* 54: 365–366. <https://doi.org/10.1080/00480169.2006.36726>
- Mhomga L.I., Nnadi P.A., Chiejina S.N., Idika I.K., Ngongeh L.A. 2012. Effects of dietary protein supplementation on the performance of West African dwarf (WAD) goats infected with *Haemonchus contortus* and *Trichostrongylus colubriformis*. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science* 36 (6): 668–675. <https://doi.org/10.3906/vet-1106-21>
- Redman E., Sargison N., Whitelaw F., Jackson F., Morrison A., Bartley D.J., Gilead S.J. 2012. Introgression of ivermectin resistance genes into a susceptible *Haemonchus contortus* strain by multiple backcrossing. *PLOS Pathogens* 8 (2): e1002534. <https://doi.org/10.1371/journal.p11pat.1002534>
- Shalaby H.A. 2013. Anthelmintics resistance; how to overcome it? *Iranian journal of parasitology* 8 (1): 18–32.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИВЕРМЕКТИНА  
ПРОТИВ НЕМАТОД ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА У КОЗ  
В СУБГУМИДНОЙ ЗОНЕ САВАННЫ В НИГЕРИИ

И. К. Идика, С. У. Асогва, Ц. Ф. Оби, Ц. О. Нвосу

РЕЗЮМЕ

Тест на уменьшение подсчитанных яиц в фекалиях (FECRT) был использован для определения эффективности применения ивермектина в восьми специально отобранных козьих фермах, в которых антигельминтные мероприятия не проводились, по крайней мере, в течение 2 месяцев. Подсчеты яиц в фекалиях (FEC) проводили в образцах, собранных per rectum от отдельных особей коз, и обозначенных как предшествовавшие опытам (PRFEC) для каждого животного отдельно. Повторный тест (FEC) был выполнен на тех же самых животных на 14-й день после использования антигельминтного препарата и обозначен как PTFEC. Резистентность к ивермектину считалась подтвержденной, когда коэффициент FECRT был меньше 95%, а нижний доверительный предел (LCL) составлял менее 90%, но если был выявлен только один из критериев, резистентность только подозревалась. Образцы, полученные из фекалий, были объединены и культивированы для определения личинок и их подсчета. Результаты теста FECRT показали, что обработка ивермектином привела к более чем 95% уменьшению PRFEC на пяти козьих фермах и менее чем 95% уменьшению на трех фермах. Резистентность к ивермектину находилась под подозрением на двух козьих фермах, но была подтверждена на единственной ферме, на основании 95% LCL и FECRT. Определение личинок показало, что среди гельминтов присутствовали *Haemonchus contortus* (79%), *Trichostrongylus colubriformis* (17.5%) и *Oesophagostomum* (3.5%). Исследование показало эффективность использования ивермектина против желудочно-кишечных нематод, паразитов мелкого рогатого скота на исследованной территории на уровне FECRT, при этом, однако, резистентность к ивермектину была обнаружена у животных с одной фермы, и предположительно подозреваема у животных с двух ферм.

УДК 578.895

**СТРОЕНИЕ ОРГАНА ГАЛЛЕРА У КЛЕЩА *IXODES (EXOPALPIGER) TRIANGULICEPS* VIRULA, 1895 (PARASITIFORMES, IXODIDAE) В СВЯЗИ С ТАКСОНОМИЕЙ РОДА *IXODES* LATREILLE, 1795**

© 2022 г. Д. С. Федоров\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: den\_fedorov\_93@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2022 г.

После доработки 20.04.2022 г.

Принята к публикации 22.04.2022 г.

Впервые методами сканирующей электронной микроскопии изучен орган Галлера – основной рецепторный орган у взрослых, нимф и личинок *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* и других иксодовых клещей. Рассмотрены различия в строении органа на каждой фазе развития *I. trianguliceps*. Обсуждаются особенности строения органа в сравнении с аналогичными признаками представителей ранее изученных подродов рода *Ixodes* и возможное использование полученных данных для уточнения вопросов о таксономическом и филогенетическом положении подрода *Exopalpiger* в системе рода *Ixodes*.

**Ключевые слова:** *Ixodes trianguliceps*, *Exopalpiger*, Ixodidae, орган Галлера, сканирующая электронная микроскопия

**DOI:** 10.31857/S0031184722030036, **EDN:** FFVRJC

Настоящая публикация посвящена результатам исследования строения органа Галлера клеща *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* Virula, 1895 на всех фазах развития. Интерес к исследованиям *I. trianguliceps* обусловлен как не изученностью этой сенсорной структуры, так и значением этого вида в переносе клещевого энцефалита, боррелиоза, туляремии, анаплазмоза и ряда других инфекций (Doby et al., 1990; Bown et al., 2008; Kormilitsyna et al., 2016; Cayol et al., 2018; Matei et al., 2019).

Клещ *I. trianguliceps* – единственный вид подрода *Exopalpiger* Schultze, 1935, который широко распространен в лесных биотопах Палеарктики. Кроме него из Евразии известен еще *I. (Exopalpiger) ghilarovi* Filippova et Panova, 1988, который был

описан с территории Большого Кавказа. Остальные представители подрода *Exopalpiger* являются обитателями Южного полушария. Так, *I. alluaudi* Neumann, 1913 известен из фауны Южной Африки; *I. andinus* Kohls, 1957 и *I. jonesae* Kohls, Sonenshine et Clifford, 1969 описаны из Южной Америки – Перу и Венесуэлы, соответственно. Четыре вида подрода *Exopalpiger* – *I. antechini* Roberts, 1960, *I. feicalis* Warburton et Nuttall, 1909, *I. priscicollaris* Schulze, 1932 и *I. vestitus* Neumann, 1908 – распространены в Австралии, Новой Гвинее и Новой Зеландии (Филиппова, 1977).

*I. trianguliceps* паразитирует на мелких млекопитающих – мышевидных грызунах и бурузубках. Клещи других видов подрода *Exopalpiger* паразитируют не только на мелких плацентарных млекопитающих, но и на сумчатых. Взрослые клещи *I. trianguliceps*, как и другие представители подрода *Exopalpiger*, нападают на хозяев с поверхности почвенной подстилки (Cotton, Watts, 1967; Филиппова, 1977; Tretyakov et al., 2012; Леонович, 2015). Личинки и нимфы *I. trianguliceps* также могут нападать на прокормителя из почвенных микропор в стенках туннелей нор (Арзамасов, 1963; Estrada-Peña et al., 2018).

Орган Галлера изучен у представителей большинства подродов рода *Ixodes*. В частности, он изучался у представителей как номинативного подрода *Ixodes* (Sixl et al., 1971; Homsher, Sonenshine, 1975; Леонович, 1977, 2020; Hayashi, Hasegawa, 1983; Ronghang, Roy, 2014), так и других подродов рода *Ixodes*. В частности, исследованиями органа Галлера были охвачены следующие подроды: *Ixodiopsis* Filiprova, 1957 (Homsher, Sonenshine, 1975; Леонович, 2020), *Pholeoixodes* Schulze, 1942 (Homsher, Sonenshine, 1975; Леонович, 2020), *Trichotoixodes* Reznik, 1961 (Homsher, Sonenshine, 1977; Леонович, 2020), *Ceratixodes* Neumann, 1902 (Леонович, 2020), *Sternalixodes* Schulze, 1938 (Homsher et al., 1988), *Scaphixodes* Schulze, 1941 (Леонович, 2020), *Multidentatus* Clifford, Sonenshine, Keirans et Kohls, 1973 (Homsher, Sonenshine, 1979; Homsher et al., 1988; Barros-Battesti et al., 2003), *Endopalpiger* Schulze (1935) (Ash et al., 2017), *Partipalpiger* Hoogstraal, Clifford, Saito et Keirans 1973 (Леонович, 2020), *Pomerantzevella* Feider, 1965 (Леонович, 2020), *Eschatocephalus* Frauenfeld, 1851 (Hornok et al., 2015; Леонович, 2020), *Afrixodes* Morel, 1966 (Belozerov et al., 1996; Леонович, 2020). Однако строение органа Галлера у представителей подрода *Exopalpiger* – одного из древних и ключевых для понимания филогении таксона рода *Ixodes* (Филиппова, 1977) – остается не изученным.

Ранее было показано, что основные таксономические признаки в строении этого органа (Леонович, 2020) в пределах рода *Ixodes* являются общими в пределах отдельных подродов (за исключением подродов с неясной таксономической структурой), при практически полном отсутствии межвидовых различий (Leonovich, 2021). Таким образом, можно допустить, что данные по одному виду могут достаточно полно от-

ражать особенности организации основных таксономических признаков строения органа Галлера в подроде *Exopalpiger* в целом.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего в данной работе изучены четыре личинки, 15 нимф, один самец и две самки *I. trianguliceps*. Клещи были собраны путем очеса мелких млекопитающих, отловленных ловушками Геро сотрудником лаборатории ЗИН РАН К.А. Третьяковым в лесу у железнодорожной станции Морская (60.0027, 30.0705) и на Северном кладбище (60.0578, 30.2695) на окраине Санкт-Петербурга в июне и сентябре 2006–2007 г. Собранных клещей помещали в 70% этиловый спирт. Всего были отловлены 75 экз. мелких млекопитающих шести видов: *Sorex araneus* L., 1758; *Sorex minutus* L., 1766; *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834), *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811) и *Myodes glareolus* (Schreber, 1780). Виды клещей определяли по монографии Филипповой (1977). Для исследований применяли световой микроскоп Bresser Advance ICD 10x-160x (Bresser GmbH, Германия).

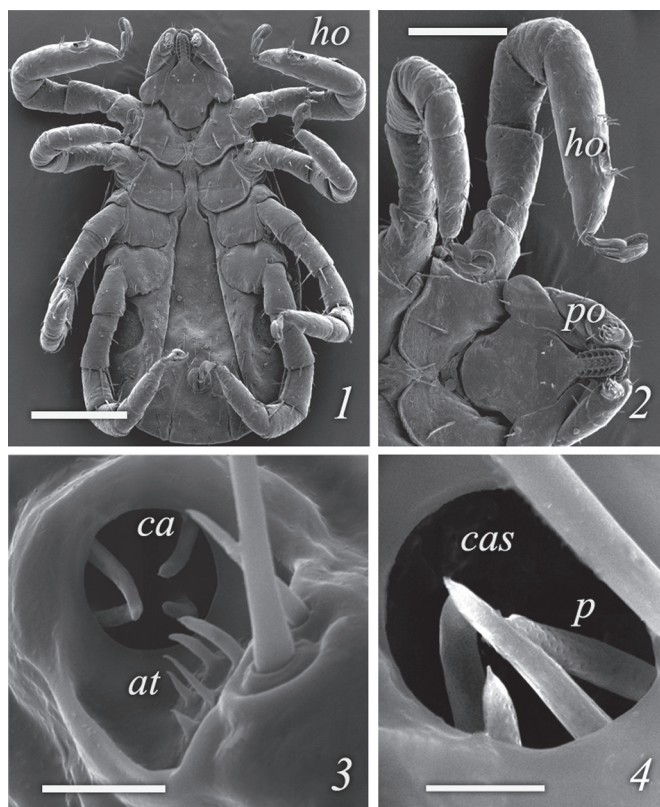
Спиртовой материал обезжизняли в серии спиртов (70%, 80, 90 и 96%, по 15 мин в каждой концентрации). После обезжизнения клещей помещали в ультразвуковой очиститель CD-3800A (Codyson, Китай) на 15 мин.

После подготовительных процедур высушенные на воздухе экземпляры клещей закрепляли на столиках-подложках двухсторонней клейкой лентой, покрывали платиной в вакуумном напылителе ЕИКО-5 (Япония), после чего изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа Quanta 250 (FEI, Нидерланды).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Орган Галлера *I. trianguliceps* расположен на наружной поверхности дистальных сегментов передних ног клеща (рис. 1, 1,2). Он включает в себя следующие основные отделы: сенсиллы дистального бугорка, капсулу с входящим в ее состав набором сенсилл, а также сенсиллы передней группы и посткапсулярные сенсиллы – те же самые, что и у всех исследованных ранее видов иксодовых клещей (Леонович, 2020). Различия в строении этого органа на разных фазах развития проявляется в количестве и размерах волосков в тех или иных группах сенсилл, а также в размере и форме углубления для сенсилл передней группы.

Личинка обладает одной парой дистальных сенсилл, находящихся внутри своего рода альвеолы в дистальном бугорке (рис. 1, 3). Капсула несет четыре отчетливо заметных пористых волоска, которые выступают наружу из круглого капсулярного отверстия (рис. 1, 4). Ямка для сенсилл передней группы представляет собой каплевидную впадину, заметно укороченную по сравнению с постларвальными фазами. Скопление передней группы сенсилл личинок состоит из пяти волосков, представленных тремя тонкими и двумя толстостенными щетинками позади них. Четыре посткапсулярные сенсиллы у личинки расположены в одну линию поперек ноги.



**Рисунок 1.** Общий вид нимфы *Ixodes trianguliceps* (1) и детали строения органа Галлера нимф и личинок (2–4): 1 – нимфа, вентральная сторона; 2 – орган Галлера на тарзальном членике передней ноги; 3 – орган Галлера личинки; 4 – капсулярное отверстие органа Галлера личинки; *ho* – орган Галлера; *at* – сенсиллы передней группы (anterior trough sensilla); *po* – пальпальный орган; *ca* – капсула; *cas* – капсулярные сенсиллы; *p* – поры. Масштабная линейка (мкм): 1 – 100, 2 – 50, 3 – 30, 4 – 10.

**Figure 1.** General view of *Ixodes trianguliceps* nymph (1) and a detailed structure of the Haller's organ in the nymph and the larva (2–4): 1 – nymph, ventral view; 2 – the Haller's organ on the tarsal appendage of the foreleg; 3 – the Haller's organ of the larva; 4 – capsular aperture of the Haller's organ in the larva.

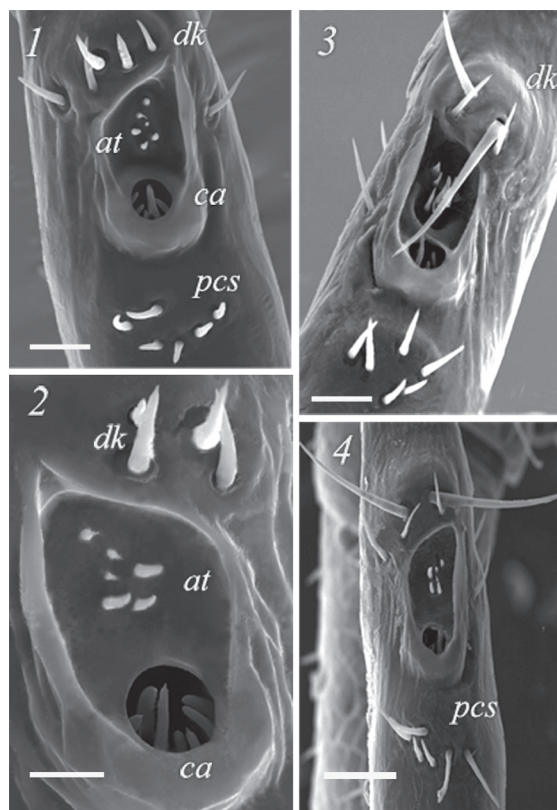
Designations: *ho* – the Haller's organ, *at* – anterior trough sensilla, *po* – palpal organ, *ca* – capsule, *cas* – capsular sensilla, *p* – pores.  
Scale ( $\mu\text{m}$ ): 1 – 100, 2 – 50, 3 – 30, 4 – 10.

Нимфа имеет две пары сенсилл на дистальном бугорке, которые приблизительно одного размера и стоят либо в одну линию поперек ноги (рис. 2, 1), либо парами – одна позади другой (рис. 2, 2). Капсула в виде относительно глубокой ямки погружена под покровы и имеет связь с внешней средой через круглое сравнительно крупное капсулярное отверстие, верхние края которого формируют подобие навеса. Капсула содержит семь пористых волосков. Ямка для сенсилл передней группы представляет



собой впадину и несет шесть сенсилл передней группы; имеет форму овала и становится слегка конической в дистальном направлении к внутренней стороне ноги, окружена валиком. Начиная с нимфы, к сенсиллам передней группы присоединяется пористый волосок, расположенный в проксимально-латеральном положении по отношению к тонким волоскам. Также у нимфы имеется уже шесть посткапсулярных сенсилл, и их расположение друг относительно друга более хаотично, чем у личинки.

У взрослых клещей общий план строения органа Галлера такой же, как у нимфы. Различия проявляются в размерах самого органа и сенсилл. Взрослые клещи имеют те же две пары сенсилл на дистальном бугорке. Но одна пара представлена очень крупными пористыми волосками, особенно у исследованного самца (рис. 2, 3). У самки один волосок этой пары сравнительно короче другого (рис. 2, 4). Эти длинные волоски находятся строго впереди короткой пары волосков.



**Рисунок 2.** Орган Галлера нимфы (1, 2), самки (3) и самца (4) *Ixodes trianguliceps*: *dk* – сенсиллы дистального бугорка (distal knoll sensilla), *pcs* – посткапсулярные сенсиллы. Остальные обозначения как на Рис. 1. Масштабная линейка (мкм): 1 – 20, 2 – 10, 3 – 30, 4 – 40.

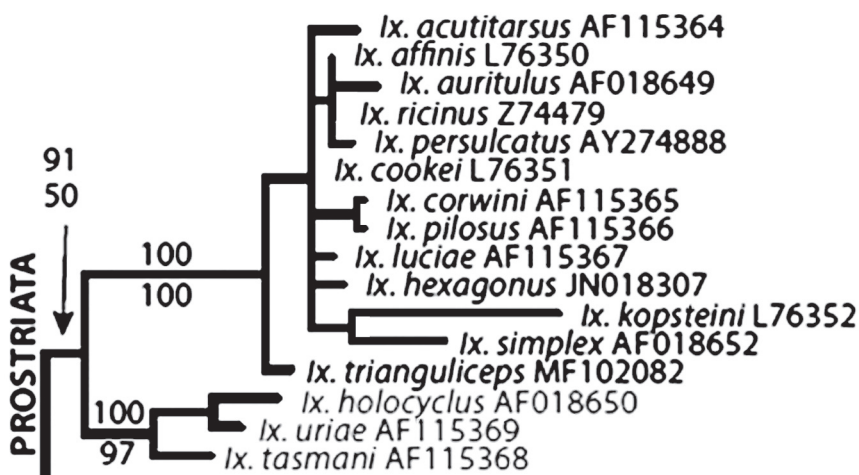
**Figure 2.** Haller's organ in the nymph (1, 2), female (3), and male (4) of *Ixodes trianguliceps*. Designations: *dk* – distal knoll sensilla, *pcs* – postcapsular sensilla. The other designations are the same as in Fig. 1.

Настоящее исследование посвящено подробному описанию видимых наружных отделов органа Галлера у *I. trianguliceps*, что позволяет проследить отличительные черты в строении этого органа у представителя подрода *Exopalpiger*.

Орган Галлера у представителей *Exopalpiger* в основном сохраняет общий вид, характерный для других клещей группы Prostriata. Специфические признаки проявляются в округлой форме и сравнительно больших размерах капсулярного отверстия, а также во взаиморасположении сенсилл передней группы.

Исследование показало, что орган Галлера *I. trianguliceps* имеет ряд общих черт с аналогичным органом большинства клещей из других подродов. Передняя группа содержит шесть обонятельных сенсилл, как у представителей подродов *Eschatocephalus*, *Pomerantzevella*, *Pholeoixodes* и *Ixodes*, у которых передняя группа включает пять или шесть сенсилл (Леонович, 2020). Таким образом, этот признак сближает подрод *Exopalpiger* с другими вышеуказанными подродами. Семь сенсилл в передней группе свойственны подродам *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, большинство видов которых относится к Австралазийской фауне и являются паразитами широкого круга сумчатых. С ними *Exopalpiger* схож формой капсулярного отверстия и углубления для сенсилл передней группы, а также характером рядного расположения посткапсулярных сенсилл друг относительно друга. Следует отметить, что сходство подродов *Exopalpiger*, *Endopalpiger* и *Sternalixodes* в морфологическом отношении проявляется также и в специализированном строении гнатосомы и кокс, которое, в свою очередь, представлено многообразием развитых фиксаторных приспособлений, а также наличием рудиментарных стернальных склеритов. Данные признаки считаются древними и примитивными (Филиппова, 1977). И здесь стоит обратить внимание на филогению, построенную на основании исследования изменчивости нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК (Beati, Clompen, 2019). Там наряду с так называемой австралийской группой иксодовых клещей, составляющей одну кладу и включающей в том числе представителей подродов *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, выделяется вторая кладка, частью которой является *I. trianguliceps* вместе с остальными представителями рода *Ixodes* (рис. 3). С точки зрения кладистики вышеуказанные древние признаки следует считать унаследованными обеими ветвями от общего предка – плезиоморфиями. Отсюда можно предположить, что число сенсилл передней группы, равное семи, является, по-видимому, древним признаком. Это, наряду с вышеуказанной молекулярной филогенией, служит морфологическим обоснованием для помещения подродов *Endopalpiger* и *Sternalixodes* в одну кладку при построении того или иного варианта филогении рода *Ixodes*. При этом подрод *Exopalpiger*, благодаря такому же числу сенсилл передней группы и округлой форме капсулярного отверстия, приобретает

общие черты с *Eschatocephalus*, *Pomerantzevella*, *Pholeoixodes* и *Ixodes*, у некоторых из которых капсулярного отверстие тоже имеет форму круга. Если считать эти признаки частью одной ветви филогении, то их можно рассматривать в качестве апоморфий.

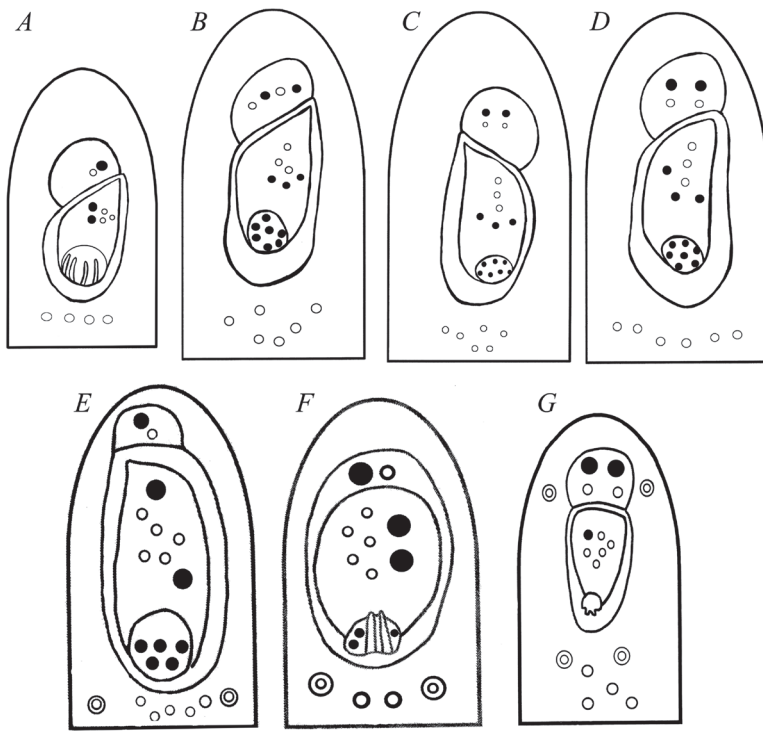


**Рисунок 3.** Филогения представителей рода *Ixodes* на основе последовательности гена 18S рРНК построенная методом Байесовского вывода. Цифры над ветвями обозначают значения апостериорной вероятности; числа под ветвями указывают бутстреп-оценки (по: Beati, Klompen, 2019).

**Figure 3.** Phylogeny based on the sequence of the gene 18S rRNA using the method of Baeyesian inference. The numbers above the branches denote posterior probability values; the numbers below the branches indicate bootstrap values (from: Beati, Klompen, 2019).

При сравнении внешних признаков органа Галлера и паразито-хозяйинных отношений, в первую очередь, бросается в глаза сходство между *Exopalpiger* и под родами *Endopalpiger* и *Sternalixodes*. *Exopalpiger* и *Endopalpiger* в качестве хозяев в основном используют однопроходных и сумчатых. Все три подрода происходят в основном из Австралийской биогеографической области. *Sternalixodes* характеризуется гораздо более разнообразным кругом хозяев, в который, наряду с сумчатыми, входят дикие птицы и домашние животные. Общий морфологический признак органа Галлера у всех трех подродов – овалный желоб передних сенсилл, окруженный валиком. Но у *Endopalpiger* и *Sternalixodes* на дистальном бугорке всего одна пара волосков; передние сенсиллы включают семь волосков, в том числе два пористых волоска; капсульное отверстие овальное и состоит из пяти сенсилл в капсуле. Таким образом, можно предположить, что этот вариант органа Галлера (рис. 4) является наиболее древним, а его обладатели из подродов *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, преимущественно паразиты однопроходных и сумчатых, являются наиболее древними видами клещей. Это предположение согласуется с мнением Филипповой (1977), в соответствии

с которым самые древние иксодовые клещи были паразитами древних млекопитающих, живших в меловом периоде и близких к нынешним однопроходным и сумчатым. Вместе с тем, *Exorpalpiger*, наряду со сходством с этими под родами, имеет в строении органа Галлера черты, присущие под родам *Trichotoixodes*, *Partipalpiger* и отчасти *Ixodes*. У последних также наблюдается округлое капсульное отверстие, все они имеют шесть передних сенсилл и большинство из них – более двух дистальных волосков. У *Ixodiopsis*, *Pholeoixodes* и отчасти у *Ixodes* встречаются и другие варианты формы капсульного отверстия: округло-зубчатое и даже удлинненно-зубчатое.



**Рисунок 4.** Рисунок-схема органа Галлера *Ixodes trianguliceps* – личинка (A), нимфа (B), самка (C), самец (D) (собственный рисунок-схема) и *I. (Sternalixodes) anatis* (E), *I. (Endopalpiger) woyliei* (F) и *I. (Ixodes) ricinus* (G) (по: Леонович, 2020).

**Figure 4.** Schematic images of the Haller's organ in *Ixodes trianguliceps* – larva (A), nymph (B), female (C), male (D) (own drawings) and *I. (Sternalixodes) anatis* (E), *I. (Endopalpiger) woyliei* (F) and *I. (Ixodes) ricinus* (G) (from: Leonovich, 2020).

У *Pomerantzevella*, *Eschatocephalus*, *Ceratixodes* и *Scaphixodes* наблюдается открытая капсула или отверстие отсутствует. Таким образом, используя форму капсульного отверстия в качестве таксономического признака, можно предположить, что у *Exorpalpiger* строение органа Галлера является промежуточным вариантом между бо-

лее древним, присущим *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, и более развитым и измененным у подродов *Trichotoixodes* и *Partipalpiger*. Форма с открытой капсулой может быть продолжением развития последних вариантов органа. На текущий момент подроды в роде *Ixodes* выделены преимущественно на основе изучения изменчивости большого количества наружных структур (Clifford et al., 1973). Межвидовые различия в строении органа Галлера, наряду с другими морфологическими признаками, изучались ранее (Schulze-Rostock, 1935; Schulze, 1941, 1942). В более поздних исследованиях органа Галлера подтверждены специфичные для подродов особенности его строения.

Представляется интересным оценить сходство построения различных филогений иксодид, включая молекулярно-генетические, с учетом изучения особенностей строения органа Галлера, который может играть важную роль для подтверждения той или иной гипотезы.

#### ВЫВОДЫ

Орган Галлера у *I. trianguliceps* по набору сенсилл и форме передней ямки схож у взрослых клещей и нимф. Существенные различия по этим признакам наблюдаются только между личиночными и послеличными фазами. Иными словами, в онтогенезе клеща происходят яркие трансформации строения органа Галлера (Леонович, 2005).

Полового диморфизма в строении органа Галлера у Prostriata не отмечается (Леонович, 2005). У единственного исследованного самца *I. trianguliceps* крупные обе пористые дистальные сенсиллы, в то время как у самок – только одна из них. Объем исследованной выборки не позволяет однозначно утверждать, что выявленные особенности строения у самок и самца являются следствием полового диморфизма. Однако важно отметить, что в строении органа Галлера у Metastriata наблюдается половой диморфизм (Ghosh, Misra, 2012).

На основе сравнительного анализа органа Галлера у *I. trianguliceps* (подрод *Exopalpiger*) и представителей других ранее описанных подродов высказана мысль о связи между строением этого органа и таксономией внутри Prostriata. В частности, по признаку число сенсилл передней группы, и некоторым другим, выявлено сходство *I. trianguliceps* с подкладами *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, которые скорее всего являются плезиоморфиями, унаследованными от общего предка. В то же время в строении органа Галлера *I. trianguliceps* наблюдаются черты свойственные другим подкладам рода *Ixodes*, что позволяет их считать представителями одной клады. В этом случае эти признаки можно рассматривать как апоморфии. Считаю необходимым эти исследования развивать, для того чтобы выводы о филогении и таксономии клещей базировались не только на данных о внешней морфологии и молекулярно-

генетических, но и учитывали особенности строения такого ключевого и важного органа, каким является орган Галлера.

Хетогаксия – один из признаков, который используют для идентификации клещей на личиночных фазах (Clifford, Anastos, 1960). Показано, что для каждого вида клещей характер положения передних сенсилл остается строго постоянным (Леонович, 2020). Знание строения органа Галлера у личинок дает дополнительную информацию для их видовой диагностики. Изучение органа Галлера позволяет проводить видовую диагностику поврежденных экземпляров клещей любого возраста, в том числе при изучении рациона других животных.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен К.А. Третьякову, чей материал был частично использован в настоящей работе, своему научному руководителю С.А. Леоновичу за критический разбор рукописи и помощь в подготовке иллюстраций, а также заведующему лабораторией паразитических членистоногих ЗИН РАН С.Г. Медведеву за поддержку при выполнении работы. Автор благодарит руководителя ЦКП «Таксон» А.А. Намятову за любезно предоставленное разрешение на использование оборудования подразделения, инженеров ЦУП «Таксон» С.А. Илюткина и А.А. Миролубова за качественную и профессиональную помощь в получении снимков со сканирующего электронного микроскопа. Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП «Таксон».

Работа выполнена по теме «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер 122031100263-1)».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзамасов И.Т. 1963. Эктопаразиты грызунов. В кн.: Арзамасов И.Т. (ред.) Фауна и экология паразитов грызунов. Минск, Наука и техника, 138–235. [Arzamasov I.T. 1963. Ektoparazitov grysunov. Fauna i ekologiya parazitov grysunov. Minsk, Nauka i tekhnika, 138–235. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Паразитология 11 (4): 340–347. [Leonovich S.A. 1977. Electron microscopy studies of Haller's organ of the ticks *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) Parazitologiya 11 (4): 340–347. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. Санкт-Петербург, Наука, 236 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites. St. Petersburg, Nauka, 236 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2015. Поисковое поведение иксодовых клещей (Ixodidae) в онтогенезе. Паразитология 49 (4): 273–288. [Leonovich S.A. 2015. Questing behavior of hard ticks (Ixodidae) in ontogenesis. Parazitologiya 49 (4): 273–288. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2020. Строение органа Галлера и систематика иксодовых клещей подсемейства Ixodinae (семейство Ixodidae). Паразитология 54 (6): 470–490. [Leonovich S.A. 2020. The structure of the Haller's organ and taxonomy of ixodid ticks of the subfamily Ixodidae. Parazitologiya 54 (6): 470–490. (in Russian)]. doi: 10.31857/S1234567806060024
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи. Подсемейства Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л, Наука, 4 (4), 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of the subfamily Ixodinae. Fauna of USSR, Leningrad, Nauka, 4 (4), 396 pp. (in Russian)].

- Ash A., Elliot A., Godfrey S., Burnej H., Abdad M.Y., Northover A., Wayne A., Morris K., Clode P., Lymbery A., Thompson R.C.A. 2017. Morphological and molecular description of *Ixodes woyliei* n. sp. (Ixodidae) with consideration for co-extinction with its critically endangered marsupial host. *Parasites & Vectors* 10 (1): 1–16. doi: 10.1186/s13071-017-1997-8
- Barros-Battesti D.M., Arzua M., Pichorim M., Keirans J.E. 2003. *Ixodes (Multidentatus) paranaensis* n. sp. (Acari: Ixodidae) a parasite of *Streptoprocne biscutata* (Sc Slater 1865) (Apodiformes: Apodidae) birds in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1). <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000100013>
- Beati L., Klompen H. 2019. Phylogeography of ticks (Acari: Ixodida). *Annual review of entomology* 64: 379–397.
- Belozero V.N., Kok D.J., Fourie L.J., Leonovich S.A. 1996. The external structure of Haller's sensory organ in the Karoo paralysis tick *Ixodes (Afrixodes) rubicundus* Neum. (Ixodidae). *Proceedings IX International Congress of Acarology (Michigan)*, 397–399.
- Bown K.J., Lambin X., Telford G.R., Ogden N.H., Telfer S., Woldehiwet Z., Birtles R.J. 2008. Relative importance of *Ixodes ricinus* and *Ixodes trianguliceps* as vectors for *Anaplasma phagocytophilum* and *Babesia microti* in field vole (*Microtus agrestis*) populations. *Applied and environmental microbiology* 74 (23): 7118–7125. doi: 10.1128/AEM.00625-08
- Cayol C., Jääskeläinen A., Koskela E., Kyröläinen S., Mappes T., Siukkola A., Kallio E.R. 2018. Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. *Scientific Reports* 8 (16660). doi: 10.1038/s41598-018-35031-0
- Clifford C.M., Anastos G. 1960. The use of chaetotaxy in the identification of larval ticks (Acarina: Ixodidae). *The Journal of Parasitology* 46 (5): 567–578. doi: 10.2307/3274939
- Clifford C.M., Sonenshine D.E., Keirans J.E., Kohls G.M. 1973. Systematics of the Subfamily Ixodinae (Acarina: Ixodidae). 1. The Subgenera of *Ixodes*. *Annals of the Entomological Society of America* 66 (3): 489–500. <https://doi.org/10.1093/aesa/66.3.489>
- Cotton M.J., Watts C.H.S. 1967. The ecology of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula (Arachnida; Acarina; Ixodoidea). *Parasitology* 57 (3): 525 – 531. doi: 10.1017/s0031182000072401
- Doby J.M., Bigaignon G., Launay H., Costil C., Lorvellec O. 1990. Presence of *Borrelia burgdorferi*, agent of tick spirochaetosis, in *Ixodes (Exopalgiger) trianguliceps* Birula, 1895 and *Ixodes (Ixodes) acuminatus* Neumann, 1901 (Acari: Ixodidae) and in *Ctenophthalmus baeticus arvernus* Jordan, 1931 and *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909) (Insecta: Siphonaptera), ectoparasites of small mammals in forests in western France. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie* 8 (2): 311–322.
- Estrada-Peña A., Mihalc A.D., Petney T.N. (Eds) 2018. *Ticks of Europe and North Africa: a guide to species identification*. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-63760-0
- Ghosh H.S., Misra K.K. 2012. Scanning electron microscope study of a snake tick, *Amblyomma gervaisi* (Acari: Ixodidae). *Journal of parasitic diseases* 36 (2): 239–250. doi:10.1007/s12639-012-0117-0
- Hayashi F., Hasegawa M. 1983. Immature stages and reproductive characteristics of the lizard tick, *Ixodes asanumai* (Acarina: Ixodidae). *Applied Entomology and Zoology* 18 (3): 315–323. doi: <https://doi.org/10.1303/aez.18.315>
- Homsher P.J., Keirans J.E., Robbins R.G., Irwin-Pinkley L., Sonenshine D.E. 1988. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies: structure of Haller's organ in eight species of the subgenus *Sternalixodes* of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 25 (5): 348–353. <https://doi.org/10.1093/jmedent/25.5.348>
- Homsher P.J., Sonenshine D.E. 1975. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies: fine structure of Haller's organ in ten species of *Ixodes*. *Transactions of the American Microscopical Society* 94 (3): 368–374. DOI: 10.2307/3225501 <https://www.jstor.org/stable/3225501>
- Homsher P.J., Sonenshine D.E. 1977. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies 2. Structure of Haller's organ in *Ixodes brunneus* and *Ixodes frontalis*. *Journal of Medical Entomology* 14 (1): 93–97. <https://doi.org/10.1093/jmedent/14.1.93>
- Homsher P.J., Sonenshine D.E. 1979. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies: 3. Structure of Haller's organ in five species of the subgenus *Multidentatus* of the genus *Ixodes*. In *Recent advances in acarology* 485–490. Academic Press.

- Hornok S., Kontschán J., Estrada-Peña A., de Mera I.G.F., Tomanović S., de la Fuente J. 2015. Contributions to the morphology and phylogeny of the newly discovered bat tick species, *Ixodes ariadnae* in comparison with *I. vespertilionis* and *I. simplex*. *Parasites and Vectors* 8: 47. doi: 10.1186/s13071-015-0665-0
- Kornilitsyna M.I., Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V., Meshcheryakova I.S. 2016. First molecular identification of the tularemia agent in the ticks *Ixodes trianguliceps* Bir. in Russia. *Molecular genetics, microbiology and virology* 31 (2): 82–86. doi 10.18821/0208-0613-2016-34-2-67-70
- Leonovich S.A. 2021. Structure of Haller's organ and taxonomy of hard ticks of the subfamily Amblyomminae (family Ixodidae). *Entomological review* 101 (5): 709–724. <https://doi.org/10.1134/S0013873821050110>
- Matei I.A., Estrada-Peña A., Cutler, S., Vayssier-Taussat M., Varela-Castro L., Potkonjak A., Zeller H., Mihalca A.D. 2019. A review on the eco-epidemiology and clinical management of human granulocytic anaplasmosis and its agent in Europe. *Parasites and Vectors* 12 (Art. 599). doi: 10.1186/s13071-019-3852-6
- Ronghang B., Roy B. 2014. Scanning electron microscopic observations on sensilla of *Ixodes acutitarsus* recovered from semi-wild cattle *Bos frontalis* Lambert. *Entomology and Applied Science Letters* 1 (4): 8–15.
- Schulze-Rostock P. 1935. Zur vergleichenden Anatomie der Zecken. (Das Sternale, die Mundwerkzeuge, Analfurchen und Analbeschilderung, ihre Bedeutung, Ursprünglichkeit und Luxurieren). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 1–40.
- Schulze P. 1941. Das Geruchsorgan der Zecken. Untersuchungen über die Abwandlungen eines Sinnesorgans und seine stammesgeschichtliche Bedeutung. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 37 (3): 491–564.
- Schulze P. 1942. Die morphologische Bedeutung des Afters und seiner Umgebung bei den Zecken. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 38 (3): 630–658.
- Sixl W., Denng E., Waltinger H. 1971. Das Hallersche Organ von *Ixodes ricinus*. *Angewandte parasitologie* 12 (4): 225–228.
- Tretyakov K.A., Medvedev S.G., Apanaskevich M.A. 2012. Ixodid ticks in St. Petersburg: a possible threat to public health. *Estonian Journal of Ecology* 61 (3): 215–224. doi: 10.3176/eco.2012.3.04

STRUCTURE OF THE HALLER'S ORGAN IN THE TICK *IXODES (EXOPALPIGER) TRIANGULICEPS* BIRULA, 1895 (PARASITIFORMES, IXODIDAE) IN RELATION TO TAXONOMY OF THE GENUS *IXODES* LATREILLE, 1795

D. S. Fedorov

**Keywords:** *Ixodes trianguliceps*, *Exopalpiger*, Ixodidae, Haller's organ, scanning electron microscopy

SUMMARY

The Haller's organ, the main receptor organ of adults, nymphs and larvae of *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* and other hard ticks, was studied using the method of scanning electron microscopy for the first time. The differences in the structure of the organ at each instar are considered. The structural features of the organ are discussed in comparison with the analogous characters of representatives of previously studied subgenera of the genus *Ixodes* and the possible use of the data obtained to clarify questions about the taxonomic and phylogenetic position of the subgenus *Exopalpiger* in the system of the genus *Ixodes*.



УДК 638.15

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ КЛЕЩЕЙ В УЛЬЯХ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2022 г. В. В. Столбова\*

Всероссийский научно-исследовательский институт ветеринарной энтомологии  
и арахнологии – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Федерального исследовательского центра Тюменского научного центра  
Сибирского отделения Российской Академии Наук,  
ул. Институтская, 2, Тюмень, 625041 Россия  
\* e-mail: victorysva@mail.ru

Поступила в редакцию 05.04.2022 г.

После доработки 17.05.2022 г.

Принята к публикации 19.05.2022 г.

Изучен видовой состав акарофауны пчелиных ульев юга Западной Сибири. Были обследованы пчелиные семьи из 15 пасек, расположенных в 14 населенных пунктах трех регионов Западной Сибири: административного юга Тюменской области, восточной части Свердловской области и Алтайского края. Всего в ульях пчел было выявлено 30 видов и таксонов более высокого ранга клещей, относящихся к четырем основным группам (Astigmata, Oribatida, Prostigmata, Mesostigmata). Три вида отмечены впервые для ульев пчел, ряд видов впервые отмечен для ульев пчел в Западной Сибири. Общая встречаемость клещей в ульях была высокой, преобладали представители астигматических и мезостигматических клещей, среди видов было два эудоминанта – *Glycyphagus domesticus* (De Geer, 1778) и *Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000. Всех клещей в ульях можно разделить на три экологические группы: специфические симбионты пчел (два вида, среди них – опасный паразит *V. destructor*), факультативные виды – эврибионты, обитающие в широком спектре подходящих условий (в основном детритофаги, 10 видов), и случайные виды (14).

**Ключевые слова:** *Apis mellifera*, акарофауна, Astigmata, Mesostigmata, *Glycyphagus domesticus*, *Varroa destructor*

**DOI:** 10.31857/S0031184722030048, **EDN:** FFWOBA

В ульях медоносных пчел *Apis mellifera* L., 1758 обитает большое количество симбионтов. Так, по современным данным, в ульях пчел встречается несколько сотен видов насекомых, преимущественно из отряда жуков (Coleoptera) (Бакалова, 2011) и 318 видов клещей (O'Connor, Klimov, 2011). Исследования показывают, что клещи присутствуют практически в каждом улье, при этом наиболее часто встречающейся группой являются акаридиевые или астигматические клещи (Astigmata) (Гробов, 1978).

В составе улевой акарофауны присутствуют постоянные виды, которые тесно связаны с пчелами (Пилецкая, Залозная, 2004), и случайные виды клещей, которые спорадически попадают в улья (Oribatida, Uropodida). Среди улевых клещей можно выделить следующие группы: паразиты пчел (различные представители сем. Varroidae, а также виды родов *Acarapis* и *Pyemotes*); хищники, питающиеся другими клещами и насекомыми в улье (Parasitidae, Laelaptidae); сапрофаги, питающиеся остатками органического вещества в улье, а также повреждающие пергу и запасы меда (Acaridae) (Скулачев, 2017).

Среди паразитических клещей наибольшее значение имеет клещ *Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000 (Varroidae), который за последние годы широко распространился по всему миру. В настоящее время он известен повсеместно, за исключением Австралии и некоторых стран Африки (Roberts et al., 2017; Noël et al., 2020). *V. destructor* является серьезным вредителем пчеловодства, нанося урон самим пчелам, а также являясь переносчиком опасных вирусных инфекций (Bailey, 1975; McMenamin, Genersch, 2015; Herrero et al., 2019). Ряд других паразитических видов клещей также наносят большой вред пчеловодству. Среди таковых следует отметить клещей *Acarapis woodi* (Rennie, 1921) (Maeda et al., 2020; Stolbova, 2021), *Euvarroa* spp. (Warrit, Lekprayoon, 2011; Chantawannakul et al., 2016), *Pyemotes* spp. (Menezes et al., 2009), *Tropilaelaps* spp. (Anderson, Roberts, 2013; Chantawannakul et al., 2018) и др. Этим видам клещей и их воздействию на пчел посвящено большое количество исследований во всем мире.

Прочие виды клещей, населяющие ульи медоносных пчел, обычно в меньшей степени становятся объектами научных исследований и практического интереса со стороны пчеловодов (Naragsim et al., 1978). Между тем состав акарофауны ульев очень богат и разнообразен, и среди них есть не только вредные и опасные виды клещей, но и виды, которые могут оказывать положительное влияние на жизнедеятельность пчелиных семей (Rondeau et al., 2018).

Акарофауна пчелиных ульев давно привлекала внимание исследователей, однако общих работ по изучению акарокомплексов медоносных пчел относительно немного (Гробов, 1975; Chmielewski, 1991; Mossadegh, 1997; Дудинский, 1992). Наиболее полной работой, в которой обобщены все известные данные по клещевому насе-

лению ульев, является исследование Климова с соавт. (Klimov et al., 2016). В России первые данные по акарофауне ульев были получены И. Левандовским, который в 1904 г. установил, что клещи рода *Acarus* являются постоянными обитателями ульев. Л.И. Перепелова в 1926 г. впервые обнаружила акаридоз в СССР (Гробов, 1978). Сидоров (1968) установил, что в ульях встречаются клещи 5 семейств.

Гробов собрал и обобщил все имеющиеся на тот период сведения в своих работах, представив список из 81 вида клещей, встречающихся в гнездах медоносных пчел на территории СССР (Гробов, 1978; Гапонова, Гробов, 1978). Для Западной Сибири приведен список из 21 вида клещей, среди которых доминантами по численности и встречаемости являются *Varroa destructor* (=как *V. jacobsoni*), *Glycyphagus domesticus* (De Geer, 1778), *Parasitellus fucorum* (= *Parasitus fucorum*), *Cheyletus eruditus* Schrank, 1781 и *Melittiphis alvearius* (Berlese, 1895) (Гробов, 1978; Жаров, 1981).

Однако со времен работ О.Ф. Гробова данные о новых исследованиях акарофауны пчелиных ульев в России не появились. Исключением является исследование нидерландских ульев и бортей в Башкирии, где в составе фауны ульев отмечены представители семейств Glycyphagidae, Cheyletidae, Trombidiidae, а также *Varroa destructor* семейства Varroidae (Бакалова, 2011). Все прочие работы, выполненные как в России в целом, так и авторами из Западной Сибири в частности, касались исключительно исследований возбудителей варроатоза и акаридоза (Домацкая и др., 2019а).

Между тем важность тщательного исследования всех компонентов симбиоза пчелиного улья обуславливается несколькими причинами: способностью клещей разных групп передавать вирусные, грибковые и бактериальные инфекции (Eickwort, 1994); необходимостью изучать всевозможные причины массового вымирания пчел, наблюдаемого в последние годы по всему миру (Francis et al., 2013), в том числе в России; и, наконец, усиливающейся глобализацией, проявляющейся, в том числе, и в распространении новых видов паразитов и инфекций пчел (нозематоз, тропилеллапсоз, малый ульевый жук и т. д.). Всё вышеизложенное определяет актуальность изучения состава и распространения акароценозов ульев медоносных пчел.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводилось в 2020–2021 г. на территории Западной Сибири. На предмет акарофауны были обследованы пчелиные семьи из 15 пасек, расположенных в 14 населенных пунктах трех регионов Западной Сибири: на юге Тюменской области, в восточных частях Свердловской области и Алтайского края.

Исследовали пробы подмора, восково-перговой крошки, сотов из улья и живых пчёл. Часть материала для исследования была получена нами при выезде на пасеки, большая часть доставлялась в лабораторию владельцами пасек. Всего было собрано и исследовано 102 пробы из 81 пчелиной семьи.

Для изучения качественного и количественного состава акарофауны ульев использовали следующие методы исследования. Из поступившего материала отбирали одинаковое количество подмора, полностью заполняя стандартную пробирку типа Фалькон (объем 50 мл). Пробу заливали жидкостью Удеманса, энергично встряхивали в течение 10–15 мин, после чего тщательно исследовали под бинокуляром (Методические ..., 2002). Выделенных клещей помещали в 70% спирт для хранения.

Для исследования пчел на акарапидоз отбирали 50 живых пчел, замораживали при  $t -20^{\circ}\text{C}$ . После этого методом индивидуального вскрытия пчел выделяли грудные трахеи и осматривали на предмет наличия *Acarapis woodi* (Методические ..., 2002; Sammataro et al., 2013). Оставшиеся части пчел заливали жидкостью Удеманса, тщательно встряхивали в течение 10–15 мин и исследовали под бинокуляром на предмет наличия возбудителей экзоакарапидоза (*A. externus* Morgenthaler in Morison, 1931 и *A. dorsalis* Morgenthaler, 1934), а также клещей из других групп.

Исследование сотов из улья проводили следующим образом: в 50 ячеек заливали жидкость Удеманса, затем тщательно пипетировали, переносили жидкость в центрифужные пробирки, центрифугировали 10 мин при 2000 об/мин и исследовали осадок под бинокуляром (Гробов, 1978).

Из выделенных клещей изготавливали тотальные препараты в жидкости Фора (Гиляров, 1975).

Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel 2016. В настоящей публикации использованы следующие термины: интенсивность инвазии – количество клещей на одну зараженную пробу (min–max, экз.); средняя интенсивность инвазии – среднее число клещей на одну зараженную пробу, экз.; встречаемость – число проб (пчелиных семей) с клещами, в процентах от числа исследованных проб; индекс доминирования – число особей данного вида к суммарному числу особей всех обнаруженных видов (%).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Видовой состав

Всего в ходе исследования ульев пчел Западной Сибири были выявлены представители 30 таксонов клещей из групп Astigmata, Oribatida, Prostigmata и Mesostigmata, из которых 15 были определены до вида (табл. 1). Видовая принадлежность остальных клещей определена не была. Они были обнаружены в пробах мертвыми, и важные для их видовой идентификации признаки строения были не различимы. Не была также установлена видовая принадлежность некоторых клещей на личиночной и нимфальной стадиях развития.

В ульях пчел впервые найдены клещи *Tectocepheus velatus* (Michael, 1880), *Spinibdella subrufa* Rack, 1961 и *Lorryia superba* Oudemans, 1925. Три вида обнаружены в Западной Сибири в ульях пчел впервые. Это клещи *Tyrolichus casei* Oudemans, 1910, *Aeroglyphus robustus* (Banks, 1906) и *Micreremus brevipes* (Michael, 1888). В других регионах России эти три вида в пчелиных гнездах отмечали ранее. Среди видов, ранее известных из пчелиных гнезд в Западной Сибири, нами были собраны клещи *Varroa*

*destructor*, *Glycyphagus domesticus*, *Androlaelaps casalis* (Berlese, 1887) и *Parasitellus fucorum*.

Наконец, ранее некоторые клещи, обитающие в гнездах пчел, были известны из Западной Сибири только по родовой принадлежности и указывались как *Acotyledon* sp., *Carpoglyphus* sp. и *Glycyphagus* sp. Согласно нашим исследованиям, эти клещи принадлежат к таким видам как *Acotyledon paradoxa* Oudemans, 1903, *Carpoglyphus lactis* (L., 1758) и *Glycyphagus destructor* (Schrank, 1781).

Обнаруженный в единственном экземпляре клещ рода *Kleemannia* (Ameroseidae) (пасека из с. Мичурино Тюменского района), вероятно, является новым для науки видом (О. Joharchi, личное сообщение).

**Таблица 1.** Видовой состав, встречаемость и численность клещей в ульях пчел Западной Сибири

**Table 1.** Species composition, occurrence and abundance of mites in the bee hives in Western Siberia

Таксон	Абсолютная численность, экз.	Интенсивность инвазии, титр-тах (средняя) экз.	Встречаемость, %	Индекс доминирования, %
Superorder Acariformes				
Order Sarcoptiformes				
Hyporder Astigmata				
<i>Acarus siro</i> Linnaeus, 1758	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Acotyledon paradoxa</i> Oudemans, 1903	84	1–66 (17)	4.90	3.91
<i>Tyrolichus casei</i> Oudemans, 1910	186	1–52 (10)	18.62	8.67
<i>Tyrophagus putrescentiae</i> (Schrank, 1781)	23	1–15 (5)	4.90	1.07
<i>Aeroglyphus robustus</i> (Banks, 1906)	19	1–14 (5)	3.92	0.88
<i>Carpoglyphus lactis</i> (Linnaeus, 1758)	6	1–3 (2)	2.94	0.27
<i>Glycyphagus destructor</i> (Schrank, 1781)	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Glycyphagus domesticus</i> (De Geer, 1778)	887	1–322 (49)	17.64	41.39
Astigmata indet.	26	1–8 (3)	9.80	1.21
Hyporder Oribatida				
Haplozetidae gen. sp.	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Malaconothrus</i> sp.	4	1–3 (2)	1.96	0.18
<i>Micreremus brevipes</i> (Michael, 1888)	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Nothrus</i> sp.	1	1 (1)	0.98	0.04

**Таблица 1.** Продолжение  
**Table 1.** Continuation.

Таксон	Абсолютная численность, экз.	Интенсивность инвазии, min-max (средняя) экз.	Встречаемость, %	Индекс доминирования, %
Suctobelbidae gen. sp.	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Tectocephus velatus</i> Michael, 1880	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Trichoribates</i> sp.	2	1 (1)	1.96	0.09
Oribatida nymphae et larvae	11	1–2 (1)	7.84	0.51
Order Trombidiformes				
Suborder Prostigmata				
<i>Spinibdella subrufa</i> Rack, 1961	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Pygmephorus</i> sp.	3	3 (3)	0.98	0.13
<i>Tarsonemus</i> sp.	28	28 (28)	0.98	1.30
Tetranychidae gen. sp.	14	1–5 (2)	6.86	0.65
<i>Lorryia superba</i> Oudemans, 1925	4	1 (1)	3.92	0.18
<i>Proctotydaeus</i> sp.	1	1 (1)	0.98	0.04
Trombidioidea indet.	5	5 (5)	0.98	0.23
Superorder Parasitiformes				
Order Mesostigmata				
<i>Kleemannia</i> sp.	1	1 (1)	0.98	0.04
<i>Androlaelaps casalis</i> (Berlese, 1887)	5	1–3 (2)	1.96	0.23
<i>Varroa destructor</i> Anderson and Trueman, 2000 (= <i>Varroa jacobsoni</i> )	819	1–132 (13)	61.76	38.21
<i>Macrocheles</i> sp.	2	1 (1)	0.98	0.09
<i>Parasitellus fucorum</i> (De Geer, 1778) (= <i>Parasitus fucorum</i> )	3	1 (1)	2.94	0.13
Mesostigmata indet.	2	1 (1)	1.96	0.09
Всего	2143	1–330 (21)	71.57	100

### Численность и встречаемость

Клещи были обнаружены в 71.57% проб из ульев пчел (табл. 1). Среди них преобладали представители группы Astigmata – на их долю приходилось 57.53% от всех собранных клещей. Показатель встречаемости же этих клещей был гораздо ниже

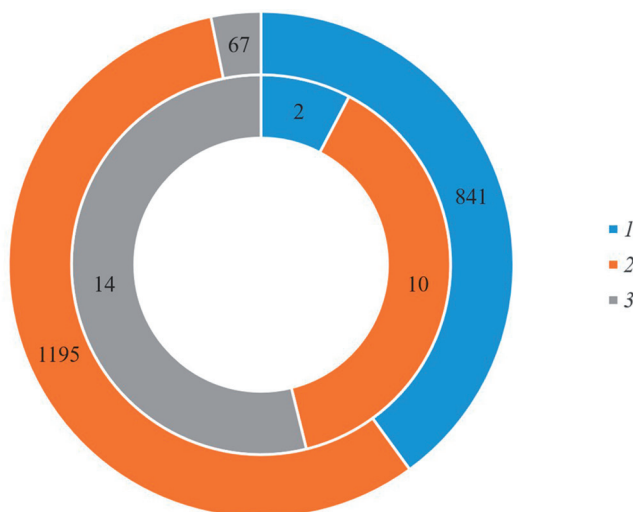
и составил 31.37%. Многочисленны были представители группы Mesostigmata, которые обладали наибольшими показателями встречаемости (62.74%). Простигматические и панцирные клещи отмечались единичными особями.

Среди видов было два эудоминанта – *Glycyphagus domesticus* (Astigmata) и *Varroa destructor* (Mesostigmata). На их суммарную долю приходилось 79.60% от всех клещей. Еще два вида астигматических клещей, *Tyrolichus casei* и *Acotyledon paradoxa*, имели высокую численность (8.67 и 3.91%, соответственно) и относились к субдоминантам. Все остальные виды отмечались в ульях единично.

Большая часть клещей была сосредоточена в соре и подморе на дне улья. Данный субстрат содержит широкий спектр углеводов, белков и других питательных веществ, поэтому является привлекательным для различных групп клещей. На живых пчелах, расплоде и свежем подморе были обнаружены только специфический паразит – *Varroa destructor* и единичные особи других клещей – *Glycyphagus destructor* и *Kleemania* sp.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Среди клещей, собранных из ульев, присутствовали: 1) специфические виды-симбионты пчел; 2) эврибионтные виды, обитающие в широком спектре подходящих условий (в основном детритофаги); 3) клещи, не свойственные данному местообитанию (рис. 1).

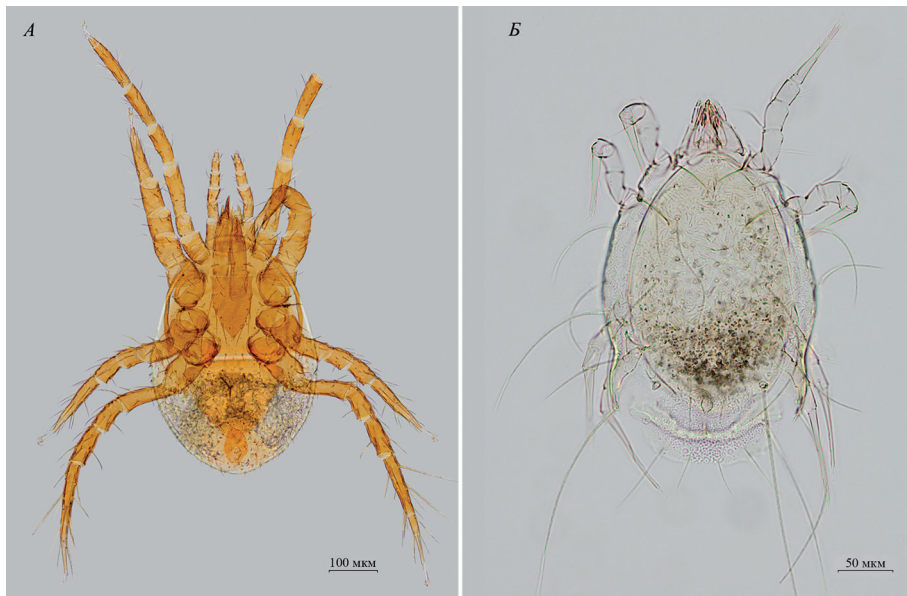


**Рисунок 1.** Доля экологических групп клещей по численности (внешний круг) и числу видов (внутренний круг): 1 – специфические виды, 2 – факультативные, 3 – случайные.

**Figure 1.** Proportion of ecological groups of mites by abundance (outer circle) and number of species (inner circle): 1 – specific species, 2 – facultative species, 3 – accidental species.

1) Нами обнаружено только два вида клещей, которых можно считать специфичными для пчелиных гнезд (Klimov et al., 2016). Доминировал по встречаемости клещ *Varroa destructor*, который является самым массовым и распространенным паразитом пчел во всем мире (Trautnor et al., 2020).

*Parasitellus fucorum*, также характерный для пчелиных, был единично встречен в трех пробах. Данный вид является облигатным обитателем гнезд шмелей, но встречается и в гнездах пчел (рис. 2а). Однако на территории бывшего СССР этот вид регулярно отмечался в пчелиных гнездах (Гробов, 1975). Возможно, этот вид переходит на пчел от шмелей при совместном питании на цветах (Emmerich, Christian, 2021). Самки и дейтониимфы *P. fucorum* питаются пыльцой, другие стадии являются хищниками мелких членистоногих (Klimov et al., 2016).



**Рисунок 2.** Клещи из ульев медоносных пчел Западной Сибири: *A* – *Parasitellus fucorum*, самка вентрально; *B* – *Glycyphagus domesticus*, гипопус (гетероморфная дейтониимфа) под протонимфальным экзувием.

**Figure 2.** Mites from honey bee hives in Western Siberia: *A* – *Parasitellus fucorum*, ventral view of female; *B* – *Glycyphagus domesticus*, immobile deutonymph under the protonymphal exuvium.

Несмотря на тщательные поиски, нами не были обнаружены опасные облигатные паразиты пчел – виды рода *Acarapis*, хотя ранее в публикациях указывали находки *Acarapis externus* на пасеках Тюменской области (Домацкая и др., 2019а).



2) Наиболее многочисленными как по числу видов, так и по численности были факультативные виды, которые способны жить в широком спектре местообитаний и, в том числе, в ульях пчел. Это преимущественно детритофаги, которые поселяются в любых местах, богатых пищей – хранилищах зерна и фруктов, гнездах птиц и млекопитающих, в жилище человека и т.д. К этой группе относится большинство астигмат.

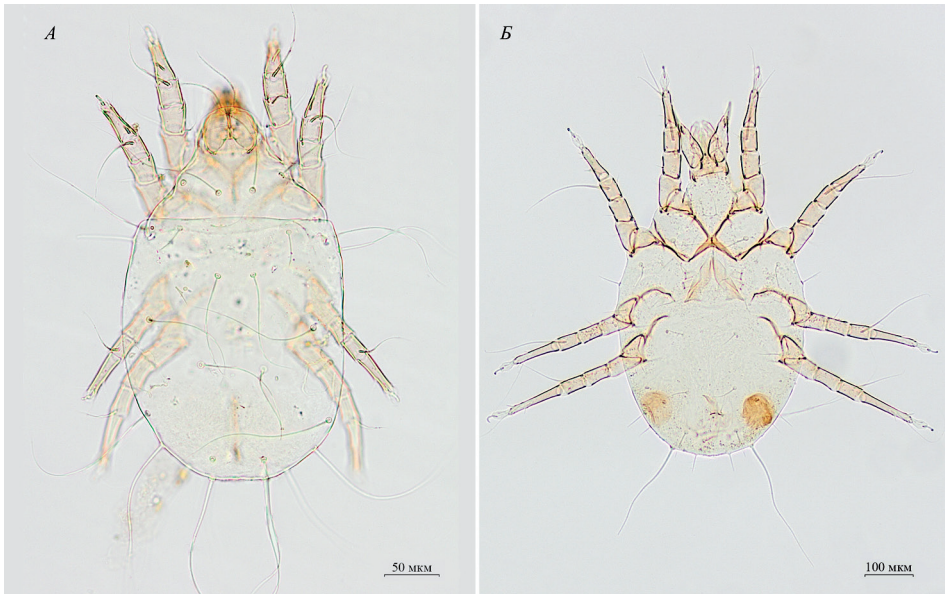
*Glycyphagus domesticus* в наших сборах оказался доминантом по численности и превзошел по этому показателю паразита пчел *Varroa destructor*. Средняя численность клещей в пробе 49, максимальная – 322. Наши результаты согласуются с литературными данными, согласно которым *Glycyphagus domesticus* является одним из основных клещей гнезд медоносных пчел и характеризуется высокой численностью и встречаемостью (Гробов, 1975; Naragsim et al., 1978; Chmielewski, 1991; Залозная, Кирюшин, 2009; Оксентюк, 2016). В цикле развития *G. domesticus*, независимо от внешних условий, проходит стадию покоящейся дейтонимфы (гипопуса), которая находится в специальной камере, образованной покровами протонимфы (Захваткин, 1941). В наших сборах были встречены гипопальные камеры клещей, покрытые волнистым видоспецифичным орнаментом (рис. 2б).

Другой вид данного рода, *G. destructor*, напротив, был встречен лишь в одной пробе в единственном экземпляре. *G. destructor* чаще обнаруживается в синантропных условиях, в гнездах пчел и шмелей этот вид встречается реже (Гробов, 1978). Возможно, это связано с пищевыми особенностями этих клещей. *G. domesticus* предпочитает пергу, пыльцу и ульевой сор, который в большом количестве накапливается в весенних пробах, тогда как *G. destructor* отдает предпочтение мертвым пчелам (Chmielewski, 1991).

Доминантом по встречаемости в наших исследованиях являлся *Tyrolichus casei* (рис. 3а). Вид был встречен в 19 пробах, при этом средняя численность клещей в пробе невысока, составляет девять экземпляров. По литературным данным, данный вид обладает высокой встречаемостью в гнездах пчел (Пилецкая, Залозная, 2004), хотя обычно не входит в число доминантов по численности.

*Acotyledon paradoxa* в наших пробах характеризовался низкой встречаемостью. Однако в ульях, в которых он попадался, он преобладал по численности над другими клещами (средняя численность в пробе 16.80 экз.), уступая лишь главному доминанту *G. domesticus* (средняя численность в пробе 49.27 экз.). Другие факультативные виды астигмат – *Acarus siro* L., 1758, *Carpoglyphus lactis* (рис. 3б) и *Tyrophagus putrescentiae* (Schrank, 1781) – были менее представлены (встречаемость 0.04; 0.27 и 1.07, соответственно). Данные клещи обнаружены преимущественно в восково-перговой крошке со дна ульев, которая является для них наиболее подходящим субстратом.

Для *Carpoglyphus lactis* известно, что он может причинять вред пчелам, проникая в ячейки с расплодом и пыльцой и разрушая их. Перга, загрязненная клещами и продуктами их жизнедеятельности, выкрашивается из сотов, покрывая дно улья порошкообразным коричневым налетом. Особенно сильно карпоглифусы поражают соты во время зимовки, и вызванная клещами потеря кормовых запасов может представлять угрозу для слабых пчелиных семей (Klimov et al., 2016).



**Рисунок 3.** Астигматические клещи из ульев медоносных пчел Западной Сибири: А – *Tyrolichus casei*, самец дорсально; Б – *Carpoglyphus lactis*, самка вентрально.

**Figure 3.** Astigmata from honey bee hives in Western Siberia: А – *Tyrolichus casei*, dorsal view of male; Б – *Carpoglyphus lactis*, ventral view of female.

Клещ *Aeroglyphus robustus* отмечен в четырех пробах из трех точек сборов на территории Тюменской области (рис. 4). Численность в пробе составляла от 1 до 14 экз. Известно, что данный вид является вредителем хранящегося зерна, реже встречается в гнездах птиц, на мертвых насекомых и в пчелиных ульях. В гнездах пчел *A. robustus*, предположительно, питается пищевыми запасами и может загрязнять пчелиный воск и другие продукты пчеловодства (Delfinado-Baker, Baker, 1982). Характерные для *A. robustus* разветвленные, перистые щетинки (Banks, 1906), вероятно, служат дополнительным механическим фактором развития дерматита у людей, контактирующих с данными клещами (Stingeni et al., 2015).

К группе факультативных ульевых клещей можно также отнести представителей отряда Mesostigmata – *Androlaelaps casalis* и *Macrocheles* sp., последнего из которых, к сожалению, не удалось определить до вида. Данные клещи являются хищниками и,

помимо ульев, массово заселяют гнезда птиц, грызунов, муравьев и шмелей (Гробов, 1978). Эти клещи питаются яйцами и личинками мелких насекомых и клещей, не причиняя вреда пчелам. Более того, уничтожая вредных микроартропод в пчелиных гнездах, эти хищные клещи могут быть полезны для своих хозяев (Klimov et al., 2016).



**Рисунок 4.** Самка *Aeroglyphus robustus*: *A* – дорсально, *Б* – вентрально.  
**Figure 4.** Female of *Aeroglyphus robustus*: *A* – dorsal view, *B* – ventral view.

3) Группа «случайных» видов была представлена наибольшим количеством таксонов, и поскольку пчелиные ульи для них не являются подходящим местообитанием, эти виды отмечались единично.

К этой группе относятся преимущественно представители почвенных панцирных клещей и протистов. Это наиболее разнообразная группа, в которую входят эврифаги (*Tectocephus velatus*), детритофаги (Oribatida), фитофаги (*Tetranychidae* gen. sp.), мицетофаги (*Lorryia superba*, *Pygmephorus* sp., *Tarsonemus* sp., *Proctotydaeus* sp. и другие Oribatida), а также хищники (*Spinibdella subrufa*). Вероятнее всего, эти клещи проникают в ульи для переживания неблагоприятных условий либо в поисках пищи.

Мы не смогли установить видовую принадлежность *Tarsonemus* sp., поэтому затруднительно судить о характере связи этого клеща с пчелами. Виды рода *Tarsonemus* демонстрируют широкое разнообразие пищевых предпочтений, среди них встречаются мицетофаги, фитофаги и паразиты (Sousa et al., 2020). Среди ассоциированных с пчелами клещей данного рода есть как факультативные, так и постоянные виды, в том числе типичный для пчел клещ *Tarsonemus apis* Rennie, 1921 (Klimov et al., 2016).

Встреченный у нас экземпляр рода *Proctotydaeus* sp. мы предварительно относим к случайным видам. В Неотропической области известны виды подрода *Neotydeolus*, которые являются облигатными симбионтами безжальных пчел (Meliponini) (Klimov et al., 2016). Для палеарктических представителей данного рода неизвестны симбиотические связи с пчелиными. Для более точного характера взаимоотношений необходимы дополнительные исследования.

Также был обнаружен *Pugmephorus* sp. Представители данного рода часто встречаются в гнездах мелких млекопитающих и форезируют в их мехе (Kaliszewski et al., 1995). Возможно, найденные клещи попали в улей с хозяина, так как в данных пробах присутствовали следы жизнедеятельности грызунов.

Интересна находка *Lorryia superba*. Это один из наиболее широко распространенных видов сем. Tydeidae, обитающих в различных средах обитания, среди которых почва, деревья, сено, хранящееся зерно, гнезда птиц и млекопитающих (Kaźmierski et al., 2018). *Lorryia superba* (= *L. reticulata*) был найден в связи с колониями безжальных пчел (Da-Costa et al., 2021), тогда как для пчелиных ульев это первая находка. Питается этот вид, вероятно, грибами (Khaustov et al., 2020). Так как у нас вид обнаружен в разных ульях из разных регионов и обладал достаточно высокой встречаемостью (3.92%), то можно предположить, что он может являться не случайным компонентом пчелиных ульев региона. Но этот вопрос требует дальнейшего исследования.

Представители подотряда Oribatida являются случайным компонентом ульев пчел *Apis mellifera*, и их пребывание в ульях непродолжительно (Гробов, 1978). Большинство клещей данной группы были найдены мертвыми и в очень плохом состоянии, что не позволило определить их видовую принадлежность. Вероятно, виды, характерные для увлажненных местообитаний (*Malaconothrus* sp., *Nothrus* sp.), могли попасть в ульи со сфагнома, которым утепляют ульи в Сибири при зимовке вне омшаника. Единственный обнаруженный живым вид, *Micrereemus brevipes*, живет на деревьях (Pfungstl et al., 2011) и мог случайно попасть в улей.

Согласно литературным данным (Гробов, 1978; Жаров, 1981; Домацкая и др., 2019а), сведения неопубликованных отчетов ВНИИВЭА (Столбов Н.М., Сидоров Н.Г. Отчет лаборатории по изучению болезней пчел ВНИИВЭА за 1975 г.) и результатам наших исследований, в ульях пчел в Западной Сибири выявлено 53 вида и таксона определенного до рода или семейства.

В работах указанных выше авторов приводятся данные по разным видам клещей из ульев пчел, но основным объектом исследований этих авторов были методы борьбы с клещом *Varroa destructor*. Применяемые авторами методы были различны, поэтому результаты их работ плохо сравнимы. Однако некоторые предварительные итоги изучения фауны клещей из ульев пчел можно подвести.

На протяжении почти 50 лет с 1975 г. по численности и встречаемости преобладал *V. destructor*. По данным Домацкой и др. (2019б), клещи *V. destructor* обнаружены практически в каждой пробе, в ульях 20% пасек степень инвазии достигала высоких значений (от 5.00 до 89.20%), что могло приводить к гибели пчел в осенне-зимний период.

Из других групп клещей в 1978 г. к видам с наиболее высокой встречаемостью относились *G. domesticus*, *P. fucorum* и *C. eruditus* (Гробов, 1978). Представители этих же родов, а также рода *Carpoglyphus* были отмечены среди доминирующих видов клещей (без учета *V. destructor*) и в работе Жарова (1981). Представители рода *Macroheles*, хотя и не выделялись высокой численностью, однако, наряду с *V. destructor* и *G. domesticus*, были отмечены в ульях пчел Западной Сибири во всех исследованиях. Состав доминирующих видов сохранялся в исследуемом регионе на протяжении 50 лет. Однако были и некоторые изменения: численность и встречаемость мезостигмат снизилась, а хейлетиды вообще не были отмечены.

Подобная структура акарофауны ульев отмечена и в других работах, посвящённых нидиколоценозам пчелиных ульев, бортей и колод России и других стран (Украина, Польша, Египет). В большинстве исследований по численности и встречаемости преобладали астигматические клещи, среди которых доминировали *Glycyphagus domesticus* и *Carpoglyphus lactis*. На втором месте был *V. destructor*. Далее по частоте встречаемости следовали прочие клещи-мезостигматы, которые являются постоянным компонентом ульев, но обычно немногочисленны. И наконец, случайные представители орибатид и простигмат были единичны либо вообще не указывались в исследованиях (Chmielewski, 1991; Залозная, Кирюшин, 2009; Refa'ei et al., 2018).

Таким образом, в ульях пчел Западной Сибири выявлены разнообразные по видовому составу, численности и экологическим группам акароценозы. В их составе обнаружен только один специфический паразит – *V. destructor*. Также к условно-вредным видам можно отнести *Carpoglyphus lactis*, единично отмечаемого в наших сборах. Остальные виды, преобладающие по численности и встречаемости в ульях пчел Западной Сибири, по-видимому, нейтральны, а некоторые (хищные клещи) даже полезны для пчел.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам Тюменского государственного университета за помощь в определении клещей: П.Б. Климову (Astigmata), О. Joharchi (Mesostigmata), А.А. Хаустову (Prostigmata), С.Д. Шейкину (Oribatida), а также всем пчеловодам, предоставившим материал для исследования.

Статья подготовлена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований РАН по теме № 121042000066-6 «Изучение и анализ эпизоотического

состояния по болезням инвазионной этиологии сельскохозяйственных и непродуктивных животных, пчел и птиц, изменения видового состава и биоэкологических закономерностей цикла развития паразитов в условиях смещения границ их ареалов».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакалова М.В. 2011. Апиофильные нидиколоценозы медоносной пчелы *Apis mellifera mellifera* в заповеднике «Шульган-Таш». Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 20 с. [Bakalova M.V. 2011. Apiophilic nidicolocenes of the honey bee *Apis mellifera mellifera* in the Shulgan-Tash Nature Reserve. Thesis for PhD degree. Togliatti, 20 pp. (in Russian)].
- Гапонова В.С., Гробов О.Ф. 1978. Клещевые болезни пчел. М., Россельхозиздат, 91 с. [Gaponova V.S., Grobov O.F. 1978. Mites-borne diseases of bees. M., Rosselkhozizdat, 91 pp. (in Russian)].
- Гиляров М.С. 1975. Определитель обитающих в почве клещей Sarcoptiformes. М., Наука, 493. [Gilyarov M.S. 1975. The key to soil mites: Sarcoptiformes. M., Nauka, 493 pp. (in Russian)].
- Гробов О.Ф. 1975. Клещевая фауна гнезда медоносной пчелы и хранящегося меда. Труды Всесоюзного института экспериментальной ветеринарии 43: 255–267. [Grobov O.F. 1975. Mites fauna of a honey bee nest and stored honey. Trudy Vsesoyuznogo instituta eksperimental'noy veterinarii 43: 255–267. (in Russian)].
- Гробов О.Ф. 1978. Клещи гнезд медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.), их значение и основные принципы борьбы с клещевыми поражениями. Дис. ... докт. биол. наук. М. 162 с. [Grobov O.F. 1978. Mites of honey bee (*Apis mellifera* L.) nests, their significance and basic principles of combating mite infestations. Phd Diss. M. 162 pp. (in Russian)].
- Домацкая Т.Ф., Домацкий А.Н., Зинатуллина З.Я. 2019а. Инвазии и инфекции медоносных пчел *Apis mellifera* на пасеках Тюменской области и других регионов России. Биомика 11 (2): 125–130. [Domatskaya T.F., Domatsky A.N., Zinatullina Z.Ya. 2019a. Infestations and infections of honey bees *Apis mellifera* on apiaries of Tyumen region and other regions of Russia. Biomics 11 (2): 125–130. (in Russian)]. <http://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2019-10>
- Домацкая Т.Ф., Домацкий А.Н., Зинатуллина З.Я. 2019б. Распространение болезней медоносных пчел на пасеках Тюменской области. Вестник Красноярского государственного аграрного университета 7: 87–92. [Domatskaya T.F., Domatsky A.N., Zinatullina Z.Ya. 2019b. The spread of honey bee diseases on apiaries of Tyumen region. Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta 7: 87–92. (in Russian)]. <https://doi.org/10.36718/1819-4036-2020-7-87-92>
- Дудинский Т.Т. 1992. Акарофауна гнезд карпатской пчелы в условиях Закарпатья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 16 с. [Dudinskiy T.T. 1992. Acarofauna of nests of the Carpathian bee in the conditions of Transcarpathia. Thesis for PhD degree. Kyiv, 16 pp. (in Russian)].
- Жаров А.В. 1981. Фауна членистоногих пчелиных ульев пасек Северного Зауралья. Вопросы ветеринарной арахно-энтомологии 23: 31–34. [Zharov A.V. 1981. Arthropod fauna from bee hives of apiaries in the Northern Trans-Urals. Voprosy veterinarnoy arakhno-entomologii 23: 31–34. (in Russian)].
- Залозная Л.М., Кирышин В.Е. 2009. Изменения акарофауны ульев медоносных пчел в летний и зимний период. Vestnik zoologii 23: 43–47. [Zaloznaya L.M., Kiryushin V.E. 2009. Changes in the acarofauna of honey bee hives in summer and winter. Vestnik zoologii 23: 43–47. (in Russian)].
- Захваткин А.А. 1941. Тироглифоидные клещи (Tyroglyphoidea). М.–Л., АН СССР, 476 с. [Zakhvatkin A.A. 1941. Tyroglyphoid mites (Tyroglyphoidea). M.–L., AN SSSR. 476 pp. (in Russian)].
- Методические указания по диагностике акарапидоза и экзоакарапидоза пчел. Утверждено Департаментом Ветеринарии МСХ РФ 13.06.2002 г. [Guidelines for the diagnosis of acarapidosis and exoacarapidosis

- of bees. Approved by the Veterinary Department of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation on June 13, 2002. (in Russian)].
- Оксентюк Я.Р. 2016. Акаридієві кліщі (Acariformes, Astigmata) у вуликах медоносної бджоли (*Apis mellifera*) в Житомирському Поліссі. Український Ентомологічний Журнал 1–2 (11): 115–120. [Oksentyuk Ya.R. 2016. Acaridia mites (Acariformes, Astigmata) in the beehives of melliferous bee (*Apis mellifera*) in Zhytomyr Polesye. Ukrainian Entomological Journal 1–2 (11): 115–120. (in Ukrainian)].
- Пилецкая И.В., Залозная Л.М. 2004. Клеши в гнездах медоносной пчелы *Apis mellifera*, обитающей в ульях-колодах на территории Полесского заповедника. Vestnik zoologii 38 (1): 75–79. [Piletskaya I.V., Zaloznaya L.M. 2004. Mites in the nests of the honey bee *Apis mellifera* living in hives in the Polessky Reserve. Vestnik zoologii 38 (1): 75–79. (in Russian)].
- Сидоров Н.Г. 1968. Симбионты медоносной пчелы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 24 с. [Sidorov N.G. 1968. Honey bee symbionts. Thesis for PhD degree. Kazan, 24 pp. (in Russian)].
- Скулачев И.Л. 2017. Симбионты медоносной пчелы. В кн.: Соловьев В.Б. (ред.). Advances in Science and Technology. Сборник статей. М., Актуальность, РФ, 19–20. [Skulachev I.L. 2017. Symbionts of the honey bee. In: Solovyov V.B. (ed.). Advances in Science and Technology. Digest of articles. M., Aktual'nost', RF, 19–20. (in Russian)].
- Anderson D.L., Roberts J.M.K. 2013. Standard methods for *Tropilaelaps* mites research. Journal of Apicultural Research 52(4): 1–16. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.52.4.21>
- Bailey L. 1975. Recent Research on Honeybee Viruses. Bee World 56 (2): 55–64. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1975.11097544>
- Banks N. 1906. A revision of the Tyroglyphidae of the United States. Bureau of Entomology 13: 9–12.
- Chantawannakul P., De Guzman L.I., Li J., Williams G.R. 2016. Parasites, pathogens, and pests of honeybees in Asia. Apidologie 47 (3): 301–324. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0407-5>
- Chantawannakul P., Ramsey S., Khongphinitbunjong K., Phokasem P. 2018. *Tropilaelaps* mite: an emerging threat to European honey bee. Current Opinion in Insect Science 26: 69–75. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.01.012>
- Chmielewski W. 1991. Roztocze (Acarida) pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.) w Polsce. Wiadomości Parazytologiczne 37 (1): 91–94.
- Da Costa T., Santos Ch., Rodighero L., Ferla N., Blochtein B. 2021. Mite diversity is determined by the stingless bee host species. Apidologie 52: 1–10. <http://dx.doi.org/10.1007/s13592-021-00878-2>
- Delfinado-Baker M., Baker E.W. 1982. A new record for *Aeroglyphus robustus* in beehive. American Bee Journal 122: 110–110.
- Eickwort G.C. 1994. Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. In: Houck M.A. (eds). Mites: Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns. New York, Chapman et Hall, 218–251.
- Emmerich I.U., Christian A. 2021. *Parasitellus fucorum* im Gemüll von *Apis mellifera* – Gefahr der Verwechslung mit *Tropilaelaps* spp. Tierarztl Prax Ausg G Grosstiere Nutztiere 49 (1): 60–64. <https://doi.org/10.1055/a-1320-9289>
- Francis R.M., Nielsen S.L., Kryger P. 2013. Varroa-virus interaction in collapsing honey bee colonies. PLoS ONE 8 (3): 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057540>
- Haragsim O., Samšić K., Vobrůzková E. 1978. The mites inhabiting the bee hives in ČSR. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 87: 52–67.

- Herrero S., Millán-Leiva A., Coll S., González-Martínez R.M., Parenti S., González-Cabrera J. 2019. Identification of new viral variants specific to the honey bee mite *Varroa destructor*. *Experimental and Applied Acarology* 79: 157–168. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00425-w>
- Kaliszewski M., Athias-Binche F., Lindquist E.E. 1995. Parasitism and parasitoidism in Tarsonemina (Acari: Heterostigmata) and evolutionary considerations. *Advances in Parasitology* 35: 335–367.
- Kaźmierski A., Marciniak M., Sikora B. 2018. Tydeinae mites (Acariformes: Prostigmata: Tydeidae) from bird nests with description of three new species. *Systematic and Applied Acarology* 23 (5): 803–823. <https://doi.org/10.11158/saa.23.5.3>
- Khaustov A.A., Hugo-Coetzee E., Ermilov S.G. 2020. A new species of *Lorryia* (Acari: Tydeidae) from a termite nest in South Africa. *Acarina* 28 (1): 47–53.
- Klimov P., O'Connor B., Ochoa R., Bauchan G., Redford A., Scher J. 2016. Bee Mite ID: Bee-associated Mite Genera of the World. Режим доступа: <http://idtools.org/id/mites/beemites/index.php> (21 марта 2022)
- Maeda T., Sakamoto Y. 2020. Range expansion of the tracheal mite *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) among Japanese honey bee, *Apis cerana japonica*, in Japan. *Experimental and Applied Acarology* 80 (4): 477–490. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00482-6>
- McMenamin A.J., Genersch E. 2015. Honey bee colony losses and associated viruses. *Current Opinion in Insect Science* 8: 121–129. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.01.015>
- Menezes C., Coletto-Silva A., Gazeta G.S., Kerr W.E. 2009. Infestation by *Pyemotes tritici* (Acari, Pyemotidae) causes death of stingless bee colonies (Hymenoptera: Meliponina). *Genetics and Molecular Research* 8 (2): 630–634.
- Mossadegh M.S. 1997. Some mites of the honey bee *Apis mellifera* L. hives in Iran. *The Scientific Journal of Agriculture* 19 (1, 2): 7–18.
- Noël A., Le Conte Y., Mondet F. 2020. *Varroa destructor*: how does it harm *Apis mellifera* honey bees and what can be done about it? *Emerging Topics in Life Sciences* 4 (1): 45–57. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190125>
- O'Connor B., Klimov P. 2011. Species and subspecies of mites associated with bees of the World. Режим доступа: [http://insects.ummmz.lsa.umich.edu/beemites/Species\\_Accounts/](http://insects.ummmz.lsa.umich.edu/beemites/Species_Accounts/) (21 марта 2022)
- Pfingstl T., Krisper G. 2011. The nymphs of *Micreremus brevipes* (Acari: Oribatida) and complementary remarks on the adult. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 57 (4): 351–367.
- Refaei G.S., Abou Zeid W.R., Roshdy O.M. 2018. Incidence of parasitic and non-parasitic mites of honeybee, *Apis mellifera* (Linnaeus). *Journal of plant protection and pathology* 9 (12): 873–875.
- Roberts J.M.K., Anderson D.L., Durr P.A. 2017. Absence of Deformed Wing Virus and *Varroa destructor* in Australia provides unique perspectives on honeybee viral landscapes and colony losses. *Scientific Reports* 7 (6925): 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07290-w>
- Rondeau S., Giovenazzo P., Fournier V. 2018. Risk assessment and predation potential of *Stratiolaelaps scimitus* (Acari: Laelapidae) to control *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) in honey bees. *PloS ONE* 13 (12): 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208812>
- Sammataro D., De Guzman L., George Sh., Ochoa R., Otis G. 2013. Standard methods for tracheal mite research. *Journal of Apicultural Research* 52 (4): 1–20. <http://dx.doi.org/10.3896/IBRA.1.52.4.20>
- Sousa A.S.G., Rezende J.M., Lofego A.C., Ochoa R., Bauchan G., Gulbranson C., Oliveira A.R. 2020. Two new species of *Tarsonemus* (Acari: Tarsonemidae) from Bahia, Brazil. *Systematic and Applied Acarology* 25 (6): 986–1012. <https://doi.org/10.11158/saa.25.6.4>



- Stingeni L., Bianchi L., Tramontana M., Moretta I., Principato M.A. 2015. Indoor dermatitis due to *Aeroglyphus robustus*. *British Journal of Dermatology* 174 (2): 454–456. <https://doi.org/10.1111/bjd.14107>
- Stolbova V.V. 2021. Current state of *Acarapis* Hirst mites (Acariformes, Tarsonemidae) distribution and honeybees infestation in Russia. *Ukrainian Journal of Ecology* 11 (1): 291–298. [http://dx.doi.org/10.15421/2021\\_44](http://dx.doi.org/10.15421/2021_44)
- Traynor K.S., Mondet F., De Miranda J.R., Techer M., Kowallik V., Oddie M.A.Y., Chantawannakul P., McAfee A. 2020. *Varroa destructor*: a complex parasite, crippling honey bees worldwide. *Trends in Parasitology* 36 (7): 592–606. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2020.04.004>
- Warrit N., Lekprayoon Ch. 2011. Asian Honeybee Mites. In: Hepburn H.R., Radloff S.E. (eds). *Honeybees of Asia*. Springer Berlin Heidelberg, 347–368. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-16422-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-16422-4_16)

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION  
OF MITES IN HONEY BEE HIVES  
IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

V. V. Stolbova

**Keywords:** *Apis mellifera*, acarofauna, Astigmata, Mesostigmata, *Glycyphagus domesticus*, *Varroa destructor*

SUMMARY

In this work, the species composition of the acarofauna of bee hives in the south of Western Siberia was studied. We examined bee hives from 15 apiaries located in 14 settlements of 3 regions of Western Siberia: the administrative south of the Tyumen oblast, the eastern part of the Sverdlovsk oblast and the Altai Krai. In total, 30 species of mites from 4 main taxonomic groups (Astigmata, Oribatida, Prostigmata, Mesostigmata) were detected in bee hives. Three species are recorded for the first time for bee hives, and several species – for the first time in bee hives in Western Siberia. Mites in bee hives had a high total occurrence and abundance; representatives of Astigma and Mesostigma predominated. There were two eudominants – *Glycyphagus domesticus* (De Geer, 1778) and *Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000. All mites in bee hives can be divided into three ecological groups: specific symbionts of bees (2 species, among them the most dangerous parasite *V. destructor*), facultative species – eurybionts, inhabit in a wide range of suitable conditions (mainly detritivores, 10 species), and accidental species (14).

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**БЛОХИ РОДА *PARADOXOPSYLLUS* MIYAJIMA ET KODZUMI, 1909  
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE) И ИХ РОЛЬ  
В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ**

© 2022 г. С. Г. Медведев<sup>а,\*</sup>, Д. Б. Вержуцкий<sup>б,\*\*</sup>, Б. К. Котти<sup>с, d,\*\*\*</sup>

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

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

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

ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

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

ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

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

ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

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

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

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

Поступила в редакцию 10.05.2022 г.

После доработки 19.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох палеарктического рода *Paradoxopsyllus* (Leptopsyllidae, Paradoxopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков и хранителей возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 9 из 45 видов блох рода *Paradoxopsyllus* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

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

**DOI:** 10.31857/S003118472203005X, **EDN:** FFXFIA

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019, 2020, 2021; Медведев, Вержуцкий, 2019; Вержуцкий и др.,

2021) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla*, *Rhadinopsylla*, *Neopsylla* и *Frontopsylla*. Целью настоящей работы является обобщение данных по блохам рода *Paradoxopsyllus*, некоторые представители которого также известны как переносчики чумной инфекции. Как и ранее, в качестве основных задач поставлена оценка особенностей распространения, паразито-хозяйинных связей видов данного рода в целом и их отношения к чумной инфекции.

### **Блохи рода *PARADOXOPSYLLUS*: таксономический состав и морфологические особенности**

По числу видов род *Paradoxopsyllus* – один из крупнейших в фауне блох Евразии. Он насчитывает 45 видов и два подвида, распространенных преимущественно в Центральной и Средней Азии. Род *Paradoxopsyllus* был выделен в 1909 г. За последующие 70 лет авторами из различных стран было описано его 29 видов, при этом восемь из них – Льюнсом в 1974 г. из Непала (Lewis, 1974). Позднее, с 1978 по 2006 г., исследователями из КНР было описано еще 18 новых для науки видов рода *Paradoxopsyllus*.

Род *Paradoxopsyllus* принадлежит к подсем. Paradoxopsyllinae – одному из трех подсемейств сем. Leptopsyllidae, а также крупнейшей трибе этого семейства – Paradoxopsyllini, насчитывающей 125 видов. Как отмечалось ранее, особенностью распространения сем. Leptopsyllidae является то, что большая часть его представителей – 205 видов из 26 родов (87% от их общего числа) – обитает в Палеарктике. Еще 17 видов из семи родов сем. Leptopsyllidae обитает в Неарктике и по 10 видов трех–четырех родов – в Афротропической и Индо-Малайской областях (Медведев, Котти, 1992). При этом виды триб Paradoxopsyllini и Amphipsyllini приурочены в основном к центральной и восточной, а виды трибы Leptopsyllini – к западной и центральной частям Палеарктики. Эволюция триб Paradoxopsyllini и Amphipsyllini была обусловлена паразитированием преимущественно на хомяковых (Cricetidae). В трибе Paradoxopsyllini отчетливо выступает связь ее видов с горными ландшафтами. Часть видов трибы приурочена к равнинным степям, полупустыням и пустыням. Среди ее представителей почти нет обитателей лесных биотопов.

Видам сем. Leptopsyllidae присущи 14 типов ареалов, среди которых азиатские (несибирские) ареалы имеют 146 видов из 20 родов, т. е. составляет почти 70% от общего числа видов этого таксона. При этом большая часть видов с этим типом ареала относится к роду *Paradoxopsyllus* (34 видов) и у близкого к нему рода *Frontopsylla* (25 видов), а также рода *Amphipsylla* (23 вида).

Роды *Paradoxopsyllus* и *Frontopsylla* в целом характеризуются Европейско-Азиатским распространением, или Европейско-Сибирско-Турано-Ирано-Центрально-Восточноазиатским типом ареала. Блохи обоих родов паразитируют на сусликах, хомя-

ковых, полевоочьих и мышинных, а также пищухах. Однако у блох рода *Paradoxopsyllus* круг хозяев несколько уже, чем у блох рода *Frontopsylla*. Так, шесть видов подрода *Orfrontia* паразитируют на воробьиных птицах в Евразии. В целом же представители рода *Paradoxopsyllus* более приурочены к горным ландшафтам.

Количество видов рода *Paradoxopsyllus* убывает по направлению с востока на запад Палеарктики. Так, в Восточноазиатской подобласти известен 21 вид, в Центральноазиатской – 14. В фауне Европейской, Сибирской, Туранской и Иранской провинций род *Paradoxopsyllus* известен по двум видам в каждой из них. Наибольшее количество видов рода *Paradoxopsyllus* – 10 – отмечено в Гималаях; шесть – в горах Восточного Китая, по пять – в Тибете, Средней Азии, Южной Сибири, на равнинах Центральной Азии, три вида – в Передней Азии, по два вида – на Кавказе и Дальнем Востоке (табл. 1). Сибирско-восточноазиатские связи обуславливаются распространением паразитов пищух и полевок рода *Alticola* – блохами *Paradoxopsyllus scorodumovi* и *P. integer*. Общими для фауны Центральноазиатской и Туранской провинции являются *Paradoxopsyllus hesperius*, паразитирующий на полевках родов *Alticola*, *Chionomys*, *Microtus* и *Pitymys*, а также *Paradoxopsyllus repandus* и *P. teretifrons* – паразиты песчанок.

По типам ареалов виды рода *Paradoxopsyllus* группируются следующим образом. Наиболее протяженный ареал кавказско-центральноазиатский (дизъюнктивный) присущ *P. hesperius*. Остальные ареалы видов рода *Paradoxopsyllus* более локальные. Так, гималайско-тибетские ареалы присущи 12 видам, южносибирские ареалы – пяти видам, средне- и центральноазиатско-равнинные ареалы – трем видам, переднеазиатский ареал – трем видам. По одному виду представлены блохи с кавказским, среднеазиатским горным и дальневосточным ареалами.

В фауне России и сопредельных стран встречаются 12 видов рода *Paradoxopsyllus*. Границами территории России ограничен ареал только у *Paradoxopsyllus scalonae*. Кавказско-центральноазиатский (дизъюнктивный) ареал имеет *P. hesperius* Ioff, 1946, переднеазиатский – *P. microphthalmus* Ioff, 1946, кавказский – *P. gussevi* Mirsoyeva, 1954, турано-центральноазиатский – *P. teretifrons* (Rothschild., 1913), *P. repandus* (Rothschild., 1913) и *P. conveniens* Wagn., 1930, центральноазиатско-тибетский – *P. naryni* Wagner., 1928, дальневосточный – *P. curvispinus* Miyajima et Koidzumi, 1909, южносибирский – *P. integer* Ioff, 1946, *P. scalonae* Violovich, 1964, *P. scorodumovi* Scalon, 1935 и *P. dashidorzhii* Scalon, 1953. Некоторые виды, например, *Paradoxopsyllus gussevi*, являются эндемиками горных областей и, в частности, Кавказа.

По нашим данным, виды и подвиды рода *Paradoxopsyllus* в общей сложности отмечались на 82 видах 34 родов 12 семейств пяти отрядов млекопитающих и двух отрядов птиц. Среди грызунов хозяевами блох рода *Paradoxopsyllus* указываются около 34 видов из 12 родов хомяковых (*Cricetidae*), восьми видов из пяти родов мышинных

(Muridae), девяти видов из четырех родов беличьих (Sciuridae) и трех видов из трех родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Paradoxopsyllus* из других отрядов являются зайцеобразные (Lagomorpha): девять видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae) и заяц-толай (*Lepus tolai* (Pallas, 1778)) (Leporidae).

**Таблица 1.** Центры видового разнообразия рода *Paradoxopsyllus*

**Table 1.** Centers of species diversity of the genus *Paradoxopsyllus*

№	Центр	Виды
1	Гималайский	<i>P. acanthus</i> Lewis, 1974; <i>P. custodis</i> Jordan, 1932; <i>P. dictosus</i> Smit, 1975; <i>P. digitatus</i> Lewis, 1974; <i>P. diversus</i> Liu Chiying, Chen Jiaxian et Liu Quan, 1986; <i>P. hollandi</i> Lewis, 1974; <i>P. magnificus</i> Lewis, 1974; <i>P. mustangensis</i> Lewis, 1974; <i>P. oribatus</i> Lewis, 1974; <i>P. paraphaeopis</i> Lewis, 1974
2	Восточнокитайский горный	<i>P. calceiformis</i> Zhang Jintong et Liu Chiying, 1985; <i>P. custodis</i> Jordan, 1932; <i>P. latus</i> Chen Ningyu, Wei Shufen et Liu Quan, 1982; <i>P. longiprojectus</i> Hsieh Paochi, Yang Xueshi et Li Kueichen, 1978; <i>P. paucichaetus</i> Yu Xin, Wu Houyong et Liu Chiying, 1966; <i>P. phaeopis</i> (Jordan et Rothschild, 1911)
3	Южносибирский горный	<i>P. dashidorzhii</i> Scalon, 1953; <i>P. integer</i> Ioff, 1946; <i>P. scalonae</i> Violovich, 1964; <i>P. scorodumovi</i> Scalon, 1935; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946
4	Среднеазиатский	<i>P. naryni</i> Wagner, 1928; <i>P. repandus</i> (Rothschild, 1913); <i>P. teretifrons</i> (Rothschild, 1913); <i>P. conveniens</i> Wagner, 1930; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946
5	Дальневосточный	<i>P. curvispinus</i> Miyajima et Koidzumi, 1909; <i>P. rhombomysus</i> Li Kueichen, Huang Guiping et Sun Qing, 1987
6	Кавказский	<i>P. faghihei</i> Farhang-Azad, 1972; <i>P. gussevi</i> Mirzoyeva, 1954; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946; <i>P. microphthalmus</i> Ioff, 1946
7	Переднеазиатский	<i>P. faghihei</i> Farhang-Azad, 1972; <i>P. microphthalmus</i> Ioff, 1946; <i>Paradoxopsyllus grenieri</i> Klein, 1963
8	Центральноазиатский равнинный	<i>P. conveniens</i> Wagner, 1930; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946; <i>P. stenotus</i> Liu Chiying, Cai Liyun et Wu Wenzhen, 1986; <i>P. repandus</i> (Rothschild, 1913)
9	Тибетский	<i>P. aculeolatus</i> Ge Long et Ma Liming, 1988; <i>P. custodis</i> Jordan, 1932; <i>P. intermedius</i> Guo Tian-yu, Liu Quan et Wu Hou-yong, 1994; <i>P. jinshajiangensis</i> Hsieh Paochi, Yang Xueshi et Li Kueichen, 1978; <i>P. spinosus</i> Lewis, 1974

Среди грызунов в качестве хозяев указывались представители родов *Alticola* (пять видов), *Cricetalus* (7), *Meriones* (7) и *Microtus* (3), среди мышиных – *Apodemus* (4), *Rattus* (6), беличьих – *Spermophilus* (4). В качестве случайных хозяев отмечались на нескольких видах птиц, ведущих наземный образ жизни и, в частности, на каменке-плясунье (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)). Имеется находки *P. gussevi* с сизого голубя (*Columba livia* (Gmelin, 1789)) (Columbidae). Из хищных зверей блохи рода *Paradoxopsyllus* снимались только с солонгоя (*Mustela altaica* (Pallas, 1811)). Специфическим паразитом песчанок являются блохи *Paradoxopsyllus repandus* и *P. teretifrons*.

Анализ распределения видов блох по видам хозяев показывал, что представители рода *Paradoxopsyllus* паразитируют во всех зоогеографических провинциях и подобластях Палеарктики на хомяковых, а в Восточно- и Центральноазиатской подобластях еще и на мышиных. Пищухи известны как хозяева блох этого рода в Европейско-Сибирской, Центрально- и Восточноазиатской подобластях (табл. 2).

Согласно данным молекулярно-генетического анализа, подсемейства *Paradoxopsyllinae* и *Leptopsyllinae* являются парафилетическими (Zhu et al., 2015). В связи с этим следует отметить, что представители различных подсемейств и триб сем. *Leptopsyllidae* значительно отличаются друг от друга не только морфологическими признаками, но и частотой питания и яйцекладки, а также приуроченностью к телу хозяина. Известно, что при одной и той же температуре частота питания и яйцекладки у блох трибы *Paradoxopsyllini* ниже, чем у блох трибы *Leptopsyllini*. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что по степени приуроченности к телу хозяина к «блохам шерсти» должны быть отнесены виды родов *Leptopsylla* и *Peromyscopsylla* (*Leptopsyllini*). Виды рода *Paradoxopsyllus* занимают промежуточное положение между группами «блохи шерсти» и «блохи гнезда» (Котти, Жильцова, 2019).

Имеются данные о годовых циклах ряда видов рода *Paradoxopsyllus*. Так, у блох *P. hesperius* имаго присутствуют в природе и размножаются круглогодично. У *P. scorodumovi* и *P. dashidorzhii* жизненный цикл имаго протекает преимущественно осенью, у *P. naryni* существование имаго и размножение происходит в холодный период года.

### **Виды рода *Paradoxopsyllus* – переносчики возбудителя чумы**

Ралль (1958) упоминает о двух видах рода *Paradoxopsyllus*, обнаруженных зараженными чумой в естественных условиях. Это паразит крыс – блоха *P. curvispinus*, как один из основных переносчиков чумы в Юго-Восточной Азии, и блоха песчанок *P. teretifrons* в Прибалхашье.

В сводке по природным очагам чумы Палеарктики (Каримова, Неронов, 2007) приводятся сведения о найденных инфицированных чумой в природе в Евразии шести видах этого рода: *P. dashidorzhii*, *P. integer*, *P. kalabukhovi*, *P. repandus*, *P. scorodumovi*

**Таблица 2.** Количество видов млекопитающих и птиц – хозяев блох рода *Paradoxorhynchus* в различных зоогеографических подобластях и провинциях Палеарктической области

**Table 2.** The number of mammal and bird species, hosts of fleas of the genus *Paradoxorhynchus* in different zoogeographical subregions and provinces of the Palearctic Region

Роды	Подобласти и провинции						Всего
	Европейско-Сибирская		Турано-Иранская		Центрально-Азиатская	Восточно-Азиатская	
	Европейская	Сибирская	Туранская	Иранская			
Класс Aves – Птицы							
Отр. COLUMBIFORMES – Голубообразные							
<i>Columba</i> – Голуби	1						1
	Сем. Columbidae – Голубиные						
Отр. PASSERIFORMES – Воробьиные							
<i>Oenanthe</i> – Каменки					2		2
	Сем. Turdidae – Дроздовые						
Класс Mammalia – Млекопитающие							
Отр. LAGOMORPHA – Зайцеобразные							
<i>Lepus</i> – Зайцы	1						1
	Сем. Leporidae – Зайцевые						
<i>Ochotona</i> – Пищухи	2				6	5	8
	Сем. Ochotonidae – Пищуховые						
Отр. RODENTIA – Грызуны							
Сем. Dipodidae – Тушканчиковые							
<i>Alactagulus</i> – Тарбаганчики							1
<i>Allactaga</i> – Земляные зайцы	1						1
<i>Dipus</i> – Мохноногий тушканчик							1

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continuation

Роды	Подобласти и провинции								Всего
	Европейско-Сибирская		Турано-Иранская		Центрально-Азиатская	Восточно-Азиатская			
	Европейская	Сибирская	Туранская	Иранская					
	Сем. Cricetidae – Хомяковые								
<i>Alicola</i> – Скальные полевки	4	4	1		3		2		5
<i>Calomyscus</i> – Мышевидные хомячки			1	1					1
<i>Cricetulus</i> – Серые хомячки	3	5			3		3		7
<i>Ellobius</i> – Слепушонки	2								2
<i>Eolagurus</i> – Желтые пеструшки	1	1			1				1
<i>Eothenomys</i> – Китайские (южноазиатские) полевки								1	1
<i>Lasiorodotus</i> – Брандтovy полевки		1							1
<i>Meriones</i> – Малые (гребенчukoвые) песчанки	4	2	2	2	3				7
<i>Microtus</i> – Серые полевки	3								3
<i>Rhodopus</i> – Мохноногие хомячки	1								1
<i>Riputus</i> – Подземные полевки					1		1		1
<i>Rhombomys</i> – Большие песчанки		1	1		1				1
			Сем. Muridae – Мышиные						
<i>Arvometus</i> – Лесные и полевые мыши					1		4		4



<i>Mus</i> – Домовая мышь									1	
<i>Niviventer</i> – Белобрюхие крысы									3	
<i>Rhacomys</i> – Крысы									6	
	1								3	
<i>Marmota</i> – Сурки										1
<i>Sciurotamias</i> – Беличьи бурундуки	1								2	
<i>Spermophilopsis</i> – Тонкопалые суслики								1		1
<i>Spermophilus</i> – Суслики								3		4
<i>Tamias</i> – Бурундуки	3							1		1
<i>Mustela</i> – Ласки и хорьки	1									1
<i>Tupaia</i> – Обыкновенные тупайи									1	1
<i>Aplousogaster</i> – Азиатские землеройки									1	1
<i>Soriculus</i> – Гималайские бурузубки									1	
<i>Uropsilus</i> – Землеройные кроты									1	1
Всего	27	25	5	3	33	33	33	33	73	73

и *P. teretifrons*. Опубликованный позднее список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях (Гончаров и др., 2013), включает следующие семь видов: *P. curvispinus*, *P. custodis*, *P. dashidorzhii*, *P. hisperius kalabukhovi*, *P. repandus*, *P. scorodumovi* и *P. teretifrons*.

В другой работе (Dubynskiy, Yeszhanov, 2016), касающейся экологии возбудителя чумы (*Yersinia pestis*), приводятся сведения о восьми видах блох из рода *Paradoxopsyllus*, найденных инфицированными чумным микробом в природе: *P. curvispinus*, *P. custodis*, *P. dashidorzhii*, *P. hisperius kalabukhovi*, *P. integer*, *P. repandus*, *P. scorodumovi* и *P. teretifrons*.

К сожалению, в вышеперечисленных публикациях в большинстве случаев почти нигде не даются ссылки на конкретные первоисточники данных, а сведения о местах находок инфицированных блох рода *Paradoxopsyllus* приведены в обобщенном виде на уровне макрорегионов (например, «Евразия»). Ниже, насколько это оказалось возможным, представлены сведения с обозначением названий очагов чумы и регионов, в которых обнаружены инфицированные возбудителем виды рода *Paradoxopsyllus*.

*Paradoxopsyllus conveniens* Wagner, 1930

(= *P. socrati* Kunitskaya et Kunitsky, 1978)

Восточнопалеарктический, Центральноазиатский, Азиатский (несибирский) тип ареал. Ареал: Казахстан, Западная часть провинции Внутренняя Монголия (Китай, Алашанский округ); Гобийский и юго-восточная часть Монгольского Алтая (Монголия) (Hopkins, Rothschild, 1971; Гончаров и др., 1989).

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на хомяковых: гоби-алтайской полевке, обыкновенной (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)) и восточной (*E. tancrei* Blasius, 1884) слепушонках.

В пределах Гоби-Алтайского аймака Монголии это широко распространенный и массовый эктопаразит, встречающийся на многих видах прокормителей. Так, при проведении эпизоотологического обследования на данной территории, из 276 блох рода *Paradoxopsyllus* 39 особей принадлежали к *P. scorodumovi*, 79 – к *P. dashidorzhii*, а 239 – к *P. conveniens* (Гунд, 1980).

Инфицированность возбудителем чумы: данные отсутствуют. В доступных источниках данный вид в качестве инфицированного чумой не упоминается.

*Paradoxopsyllus curvispinus* Miyajima et Koidzumi, 1909

Восточнопалеарктический тип ареала. Ареал: юг Дальнего Востока (Курильские и Японские о-ва), Корейский п-ов, Северо-Восточный и Восточный Китай (провинция Шэньси и Маньчжурия).

Хозяева: обнаружен на восьми видах пяти родов из трех семейств грызунов, среди которых преобладают крысы рода *Rattus* (Muridae). В частности, в качестве хозяев указывались китайская (*Niviventer confucianus* (Milne-Edwards, 1871)), белобрюхая

(*N. niviventer* Hodgson, 1836), малая рисовая (*Rattus losea* (Swinhoe, 1871)), серая (*R. norvegicus* (Berkentheut, 1769)) и черная (*R. rattus* (L., 1758)) крысы. Кроме того, блохи этого вида собирались с хомяковых – большого длиннохвостого хомяка (*Cricetulus triton* (de Winton, 1899)) и полуденной песчанки (*Meriones meridianus* (Pallas, 1773)), а также беличьих – азиатского бурундука (*Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769)).

Инфицированность возбудителем чумы: блохи *Paradoxopsyllus curvispinus*, вероятно, были многочисленны на крысах и мышах в Японии во время эпидемий чумы в начале XX столетия (Jordan, 1948). Ралль (1958, с. 166) рассматривает этот вид в качестве одного из основных переносчиков чумы в Юго-Восточной Азии. В сводке Гончарова и др. (2013) есть указания о находках инфицированных блох *P. curvispinus* в Японии. Учитывая, что в Японии отсутствуют природные очаги чумы, данный эпизод, по всей видимости, имел место при случайном заражении блох *P. curvispinus* от портовых крыс во время эпидемических проявлений первой четверти XX века.

*Paradoxopsyllus custodis* Jordan, 1932

Восточнопалеарктический, Восточноазиатский или Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Центральный Китай (провинция Сычуань).

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на широком круге хозяев, включающем 17 видов 12 родов шести семейств из четырех отрядов млекопитающих. Среди хозяев указывались: мышинные – полевая мышь (*Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)), китайская, каштановая (*Niviventer fulvescens* (Gray, 1847)), гималайская (*Rattus nitidus* (Hodgson, 1845)) и серая (*R. norvegicus* (Berkentheut, 1769)) крысы; хомяковые – тибетский хомячок (*Cricetulus kamensis* (Satunin, 1903)), полевка Андерсона (*Phaulomys andersoni* (Thomas, 1905)) и юго-западная китайская полевка (*Eothenomys custos* (Thomas, 1912)); беличьи – бурундуки Давида (*Sciurotamias davidianus* (Milne-Edwards, 1867)) и Форреста (*S. forresti* (Thomas, 1922)). Блохи этого вида были собраны с зайцеобразных – черногубой (*Ochotona curzoniae* (Hodgson, 1858)) и большеухой (*Ochotona macrotis* (Gunther, 1875)) пищухи, тупай – обыкновенной тупайи (*Tupaia glis* (Diard, 1820)) (Tupaiaidae), а также насекомоядных – кротовой белозубки (*Anourosorex squamipes* Milne-Edwards, 1872) (Soricidae).

Инфицированность возбудителем чумы: данный вид обнаружен инфицированным чумой в Юньнаньском природном очаге чумы, где основным носителем возбудителя является крыса Танезуми (*Rattus tanezumi* (Temminck, 1845) = *Rattus flavipectus* (Milne-Edwards, 1871)), а основным переносчиком – блоха *Xenopsylla cheopis* (Roths., 1903) (Liu et al., 1986; The Atlas ..., 2000; Гончаров и др., 2013).

*Paradoxopsyllus dashidorzhii* Scalon, 1953

Центральнопалеарктический, Центральноазиатский или Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Алтай, Монгольский и Гобийский Алтай, Южная Тува, Котловина Больших озер и Хангайско-Хэнтэйский горный район (Гончаров и др., 1989).

Хозяева: на широком круге хозяев, включающем 20 видов 11 родов пяти семейств из трех отрядов млекопитающих. В качестве основных хозяев указывались даурская (*Ochotona daurica* (Pallas, 1776)) и монгольская (*O. pallasi* (Gray, 1867)) пищухи. Кроме того, блохи этого вида отмечались на большом количестве видов хомяковых, среди которых отмечались скальные полевки рода *Alticola* – высокогорная (*A. argentatus* (Severtzov, 1879)), гоби-алтайская (*A. barakshin* Bannikov, 1947), гималайская (*A. roylei* (Gray, 1842)) и плоскочерепающая (*A. strelzowi* Kastschenko, 1899) полевки. Блохи *P. dashidorzhii* известны с хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* (Brandt, 1859)), а также с двух видов серых хомячков рода *Cricetulus* – длиннохвостого (*C. longicaudatus* (Milne-Edwards, 1867)) и серого (*C. migratorius* (Pallas, 1773)) хомячков. Кроме того, блохи этого вида отмечены на желтой пеструшке (*Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840)), полуденной песчанке (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), узкочерепающей полевке (*Microtus gregalis* (Pallas, 1779)) и джунгарском хомячке (*Phodopus sungorus* (Pallas, 1773)). Среди беличьих хозяевами блох этого вида указывались байбак, или обыкновенный сурок (*Marmota bobak* (Muller, 1776)), даурский, или забайкальский (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1843)) сурок, краснощекий (*S. erythrogenys* (Brandt, 1843)) и длиннохвостый (*S. undulatus* (Pallas, 1778)) суслики. Кроме того, блохи этого вида известны по сборам с тушканчика-прыгуна (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)) (Dipodidae) и солонгоя.

В Западном Хангае (Монголия) *Paradoxopsyllus dashidorzhii* паразитирует, преимущественно, на даурской пищухе (Лабунец, 1967). На территории Горного Алтая данный вид встречается с августа по октябрь, главным образом, на монгольской пищухе, изредка – на длиннохвостом суслике и плоскочерепающей полевке. Откладка яиц отмечается с середины августа до сентября, наибольшая интенсивность размножения приходится на конец августа, когда в размножении принимает участие более половины всех самок. В конце октября численность резко падает (Балахонов и др., 2014).

Инфицированность возбудителем чумы: Россия – Алтайский высокогорный очаг, Монголия (Pollitzer, Meyer, 1961; Баваасан, 1974; Bolormaa et al., 2010; Гончаров и др., 2013). На территории Горного Алтая в октябре 1972 г. из блох *P. dashidorzhii*, собранных с монгольской пищухи, врачом В.Т. Климовым выделено четыре культуры возбудителя чумы (Елистратова и др., 1974). Всего, с 1961 по 2012 г. в данном очаге от блох этого вида получено 18 изолятов чумного микроба, причем 17 из них выделены на территории Тархатинского участка (мезоочага) (Балахонов и др., 2014).

В Монголии также отмечена естественная зараженность *P. dashidorzhii* возбудителем чумы блох, которые были сняты с монгольской пищухи (Bolormaa et al., 2010). Так, на Северо-Западе Монголии в Завханском аймаке от блох *P. dashidorzhii*, собранных из гнезда монгольской пищухи, была изолирована культура возбудителя

чумы (Жовтый, Емельянова, 1958). В Бухэн-Ульском природном очаге *P. dashidorzhii* является основным переносчиком чумы, определяя активное развитие эпизоотий в период максимальной численности в августе–сентябре (Вержущкий, Адъясурэн, 2019). Впервые энзоотичность данной территории с изоляцией 38 штаммов чумного микроба из поселений монгольской пищухи была установлена еще в 1979 г. Из 24 культур чумного микроба 18 штаммов были выделены от блох *P. dashidorzhii* (Сотникова и др., 1980). В Западной Монголии на территории Баян-Ульгийского аймака (Цаган-Нур сомон) от блох этого же вида также изолировались культуры возбудителя чумы (Баваасан, 1974).

В трех опытах по изучению взаимоотношений возбудителя чумы использовано 472 особи *P. dashidorzhii* (Базанова, Вержущкий, 2009). В одном из опытов (сентябрь–октябрь) блох заражали и периодически кормили на белых мышах. Частота блокообразования составила 16%. Особи с блоком преджелудка встречались с четвертых по 15-е сут после инфицирования имаго, наибольшее их количество (73%) отмечено на 5–8-е сут. Блокированные блохи (при подкормках от одной до девяти особей) не осуществили передачу инфекции ни белым мышам, ни монгольским пищухам, ни длиннохвостым сусликам. При групповых подкормках передача возбудителя белой мыши отмечена в одном случае (5.9%) через сутки после инфицирования насекомых (Якуба и др., 1974).

В двух опытах (август–сентябрь) блох заражали и подкармливали на монгольских пищухах. Для инфицирования использовали чумной микроб основного и алтайского подвидов. В первом случае зарегистрировано 0.9%, во втором – 1.8% блокированных особей (Базанова, Климов, 1990).

#### *Paradoxopsyllus grenieri* Wagner, 1930

Ареал: Ближний Восток – Иран (Hopkins et Rothschild, 1971). Паразитирует на песчанках – персидской (*Meriones persicus* (Blanford, 1875)) и Виноградова (*M. vinogradovi* Neptner, 1931) (Maleki-Ravasan et al., 2017).

Инфицированность возбудителем чумы в природе: не установлена.

#### *Paradoxopsyllus gussevi* Mirsoyeva, 1954

Западнопалеарктический, Европейско-Туранский или Европейско-Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: горы и предгорья восточной части Большого Кавказа (горный Дагестан, Грузия и Азербайджан) (Тифлов и др., 1977).

Хозяева: *P. gussevi* был описан по сборам блох из гнезда сизого голубя, однако позднее был обнаружен на сером хомячке, ливийской (*Meriones libycus* (Lichtenstein, 1823)) и краснохвостой (*Meriones erythrourus* (Gray, 1842)) песчанках. В Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы блохи *P. gussevi* собраны с краснохвостой песчанки.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

*Paradoxopsyllus hesperius* Ioff, 1946

Западнопалеарктический, Европейско-Туранский, или Европейско-Азиатский сибирский тип ареала. Ареал: горы Кавказа, Средней Азии и Южной Сибири.

Хозяева: обнаружен на шести видах четырех родов хомяковых и беличьих, а также на пищухах. Среди хозяев отмечались гудаурская (кавказская) (*Chionomys gud* (Satunin, 1909)) и снеговая (*Ch. nivalis* (Martins, 1842)) полевки, желтая пеструшка, полуденная песчанка, краснощекий суслик, а также пищухи.

Экземпляры *P. hesperius* с Кавказа оказались неотличимы от особей из Средней Азии и Южной Сибири по признакам, указанным как диагностические для *P. alatau* Schwarz, 1953; поэтому это название считаем синонимом *P. hesperius* Ioff, 1946. Ряд признаков, таких как величина выступа переднего края дигитоида и ширина средней части горизонтальной ветви 9-го стернита самца, указанных как видоспецифичные при первоописании *P. kalabukhovi* Labunets, 1961, имеют признаки строения, переходные между этими подвидами.

Инфицированность возбудителем чумы: Россия, Китай (Гончаров и др., 2013).

Подвиды: *P.h. hesperius* Ioff, 1946 – Ареал: Большой и Малый Кавказ, Центральный Тянь-Шань, Центральный Казахстан (Тифлов и др., 1977).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

*P. h. kalabukhovi* Labunets, 1961 – Ареал: Алтай, Тува, Котловина Больших озер, Западный Хангай. Паразитирует на горных полевках и пищухах (Гончаров и др., 1989; Котти, 2018).

Инфицированность возбудителем чумы: Россия (Горно-Алтайский высокогорный очаг), Китай (Гончаров и др., 2013). Выделение культур от данного подвида в Горно-Алтайском природном очаге чумы зарегистрировано впервые в 1990 г. С 1990 по 2012 г. от блох *P. h. kalabukhovi* получено 72 изолята чумного микроба (15 – с Уландрыкского участка, 47 – с Тархатинского и 10 – с Курайского), что свидетельствует о существенном значении этого подвида *P. hisperius kalabukhovi* в поддержании энзоотии чумы в Горном Алтае (Балахонов и др., 2014).

В Китае, в провинции Внутренняя Монголия, блохи *P. h. kalabukhovi* участвует в эпизоотическом процессе в качестве второстепенного переносчика в Эрлянском (= очаг чумы Плато Внутренней Монголии) природном очаге чумы. Этот очаг трансграничный, со стороны Монголии обозначается как Замын-Удский, где основным носителем является монгольская песчанка, а основными переносчиками считаются блохи *Xenopsylla conformis* (Wagn., 1903), *Nosopsyllus laeviceps* (Wagn., 1903) и *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 (The Atlas..., 2000; Никитин и др., 2009).

*Paradoxopsyllus integer* Ioff, 1946

Центрально-Восточнопалеарктический, Сибирско-Центральноазиатский, или Азиатско-Сибирский тип ареала. Ареал: Тува, Прибайкалье и Забайкалье, Котлови-

на Больших озер, Хангайско-Хэнтэйском горный район и Гобийский Алтай (Иофф, Скалон, 1954).

Хозяева: обнаружен на 17 видах 12 родов шести семейств грызунов и пищух, обитающих в степных и лесостепных, зачастую горных, стациях. Из отряда зайцеобразных блохи *P. integer* известны с даурской, монгольской и алтайской (*Ochotona alpina* (Pallas, 1773)) пищух, а также зайца-толая. Среди хомяковых хозяевами блох *Paradoxopsyllus integer* указывались высокогорная, гоби-алтайская горная и гималайская полевки, а также желтая пеструшка, полуденная песчанка, барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis* (Pallas, 1773)), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti* (Radde, 1861)) и большая песчанка (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)); среди беличьих – байбак, или обыкновенный сурок, краснощекий и длиннохвостый суслики; среди тушканчиковых – мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773)); среди мышинных – серая крыса.

В Монголии в Западном Хангае блохи *Paradoxopsyllus integer* отмечались на даурской пищухе и барабинском (даурском) хомячке (Лабунец, 1967). Западнее этот вид известен по сборам блох из Убса-Нурского аймака на северных склонах хребта Хан-Хухэй в пределах песков Алтан-Элс и Бориг-Дэл (Козловская, Хамаганов, 1980).

Инфицированность возбудителем чумы: Евразия (Каримова, Неронов, 2007). В Монголии отмечена естественная зараженность возбудителем чумы блох, снятых с монгольской пищухи *P. integer* (Bolormaa et al., 2010).

#### *Paradoxopsyllus microphthalmus* Ioff, 1946

Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский), или Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Закавказье, Южная Туркмения, Афганистан, Пакистан и Иран (Иофф и др., 1965; Maleki-Ravasan et al., 2017; Котти, 2018).

Хозяева: горные грызуны – персидская песчанка и мышевидный хомячок (*Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

#### *Paradoxopsyllus naryni* Wagner, 1928

Восточнопалеарктический, Центральноазиатский или Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Тянь-Шань, Памир, Гиндукуш и Тибет.

Хозяева: черногубая пищуха, высокогорная и гималайская полевки. Блохи *P. naryni* также собирались с лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)) и длиннохвостого суслика.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена. Следует отметить, что данный вид в значимых количествах паразитирует на арчовой полевке – основном носителе в Гиссарском высокогорном природном очаге чумы.

*Paradoxopsyllus scalonae* Violovich, 1964

Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Центральный и Юго-Восточный Алтай (Гончаров и др., 1989; Ромашева, 1990).

Хозяева: плоскочерепная полевка, реже встречается на других грызунах.

Инфицированность возбудителем чумы: в аймаке Ховд (Западная Монголия, центральная часть Монгольского Алтая, Хух-Сэрх-Мунххайрханский природный очаг чумы) из блохи этого вида получен изолят возбудителя чумы (Munkhtumur, 2001).

*Paradoxopsyllus repandus* (Rothschild, 1913)

Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский), или Центральноазиатско-Туранский тип ареала. Ареал: Прикаспийско-Туранская страна, Казахский мелкосопочник, равнины Центральной Азии.

Хозяева: полуденная, тамарисковая (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)) песчанки, большая песчанка. Сборы блох *Paradoxopsyllus repandus* также имеются с домовый мыши (*Mus musculus* (L., 1758)), желтого суслика (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)) и гнезда черношейной каменки (*Oenanthe finschii* (Heuglin, 1869)).

В Казахстане и Средней Азии паразитирует преимущественно на большой и полуденной песчанках в зимнее время. В типичных песчаных пустынях блоха *Paradoxopsyllus repandus* встречается редко, предпочитая глинистые пустыни, пустыни и полупустыни с иной твердой поверхностью (Иофф и др., 1965; Котти, 2018). Максимальная численность этого вида в пределах региона отмечалась на плато Устюрт (Загнибородова, 1960).

Инфицированность возбудителем чумы: отмечена в Устюртском, Зааральском, Мангышлакском и Прибалхашском пустынных, а также Илийском межгорном очагах в Казахстане (Айкимбаев и др., 1987; Мартиневский и др., 1987; Гончаров и др., 2013).

На базе Средне-Азиатского противочумного института были проведены опыты по заражению блох *P. repandus* возбудителем чумы. Установлено, что инфицирование, сохранение и формирование блока преджелудка чумным микробом у блох проявлялось во много большей степени при их заражении на специфическом хозяине – большой песчанке, а не на лабораторной белой мыши. Однако при снижении температуры в экспериментах до 8–10°C освобождение от чумного микроба замедлялось в обеих группах блох. Длительность жизни блох, инфицированных на песчанках, также оказалась заметно большей, чем при заражении на белых мышках. «Блокированные» блохи регистрировались только при ежедневных подкормках на специфическом хозяине (Бибикова и др., 1967).

*Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935

Центральнопалеарктический, Сибирско-Центральноазиатский, или Азиатско-сибирский тип ареала. Ареал: горно-степные районы Прибайкалья, Забайкалья, Тувы,



Алтая, Монгольского и Гобийского Алтая, Котловины Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район.

Хозяева: обнаружен на 19 видах 11 родов пяти семейств из двух отрядов млекопитающих. Среди них алтайская, даурская и монгольская пищухи; высокогорная, гималайская и плоскочерепная полевки, барабинский и монгольский (*Allocricetulus curtatus* (G. Allen, 1925)), длиннохвостый и серый хомячки, хомячок Эверсмана, полевка Брандта, полуденная и большая песчанки; байбак, или обыкновенный сурок, длиннохвостый суслик, малый тушканчик (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1779)), тушканчик-прыгун и серая крыса. В Западном Хангае *P. scorodumovi* паразитирует, главным образом, на серебристой полевке (Лабунец, 1967).

С июня по декабрь обнаруживаются только единичные имаго *P. scorodumovi*, т. к. с ноября по июнь блохи этого вида диапаузируют на стадии куколки в коконах. Первые молодые имаго появляются в конце июня – начале июля, и максимальные показатели численности *P. scorodumovi* как на зверьках, так и в их убежищах регистрируются с августа по сентябрь, когда отмечался их массовый выход из куколок (Васильев, Лазарева, 1968). Среди 35 видов и подвидов блох, встречающихся на монгольской пищухе в Горно-Алтайском очаге, особи *P. scorodumovi* составляют в сборах около 9.7%. Большая часть (около 83.9%) блох *P. scorodumovi* была собрана в гнездах прокормителя. Яйцекладка основной части самок *P. scorodumovi* (до 85.0%) приходится на сентябрь (Машковский, Жовтый, 1994).

Инфицированность возбудителем чумы: в Горно-Алтайском очаге чумы *P. scorodumovi* отмечен на широком спектре прокормителей. На этой территории в осенний период большая часть штаммов, из числа выделенных от блох, приходится на этот вид. Например, за период с 1961 по 2012 г. на Уландрыкском участке (мезоочаге) на долю *P. scorodumovi* пришлось 47.1% от 557 штаммов, на Тархатинском – 30.1% от 194, на Курайском – 31.5% от 146 культур, выделенных от блох (Балахонов и др., 2014).

В Горно-Алтайском высокогорном очаге чумы *P. scorodumovi* являются одним из основных переносчиков чумной инфекции. Здесь блохи этого вида паразитируют на основном носителе (монгольской пищухе) и имеют высокую численность во время осенних эпизоотий. Способность к блокообразованию преджелудка у блох этого вида выражена сильнее (до 39% особей) и, как было установлено в экспериментах, передача возбудителя чумы (Якуба и др., 1975, 1978; Сотникова и др., 1980; Машковский, Елистратова, 1984; Балахонов и др., 2014).

В близко расположенном Тувинском природном очаге чумы, где основной носитель – длиннохвостый суслик, а основным переносчиком является *Citellophilus tesquorum*, блоха *P. scorodumovi* имеет значение для поддержания энзоотии чумы только в качестве случайного переносчика. Так, с 1964 по 2017 г. в этом очаге от блох *P. scorodumovi* было выделено только три культуры (Балахонов и др., 2019).

В Западной и Центральной Монголии естественная зараженность блох *P. scorodumovi* чумой выявлялась неоднократно. Так, инфицированные блохи были собраны с монгольской пищухи, джунгарского хомячка и плоскочерепной полевки (Bologmaa et al., 2010). Здесь *P. scorodumovi* распространен достаточно широко, а его прокормителем преимущественно служит монгольская пищуха (Баваасан, 1974). Так, в Сайлюгемском природном очаге чумы при обследовании территории Баян-Ульгийского аймака в июне–августе 1971–1972 г. от блох было получено 48 изолятов чумного микроба. При этом 20 культур было выделено от *Amphalius runatus* (J. et R., 1923), 12 – от *Stenophyllus hirticrus* (J. et R., 1923), четыре – от *Frontopsylla hetera* Wagn., 1933, три – от *Amphipsylla primaris* J. et R., 1915, три – от *Neopsylla mana* Jordan, 1951, по две – от *Paradoxopsyllus scorodumovi* и *Rhadinopsylla dahurica* J. et R., 1923 и одна – от *Rhadinopsylla li li* Argypulo, 1941. Следует отметить, что эпизоотологическое обследование в эти годы на южных склонах хребта Сайлюгем велось в июне–августе, т.е. до начала массового появления блох рода *Paradoxopsyllus* (Сотникова и др., 1974).

Проведены эксперименты по заражению *P. scorodumovi* чумным микробом. В трех опытах использовано 668 блох, которых заражали и периодически кормили на монгольских пищухах (Базанова, Вержуцкий, 2009). В первом опыте (сентябрь–октябрь) для инфицирования использован чумной микроб основного подвида (штамм И-2610). Доля блох с блокообразованием составила после второй подкормки 5.5%, после третьей – 3.8, после четвертой – 12.2%. От одной до пяти заблокированных блох выпускали на монгольских пищух или плоскочерепных полевков на постоянное содержание. Передача чумного микроба монгольской пищухе подтверждена в одном случае из семи (14.3%). Зверек погиб на четвертые сутки от генерализованной инфекции (Климов, Вержуцкий, 1984). Еще два опыта поставлены в августе–сентябре. Блох инфицировали чумным микробом основного (штамм И-2638) и алтайского (И-3160) подвигов. В первом опыте выявлено 3.6%, во втором – 4.3% блох с блоком преджелудка (Базанова, Климов, 1990).

#### *Paradoxopsyllus teretifrons* (Rothschild, 1913)

Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский), Центральноазиатско-Туранский тип ареала. Ареал – Прикаспийско-Туранская страна, Казахский мелкосопочник, Средняя Азия, Китай (Джунгария, Внутренняя Монголия), Монголия (Южно-Гобийский аймак).

Хозяева: преимущественно паразит большой песчанки, но известен также по сборам с полуденной и тамарисковой песчанок, серой крысы и тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)). Имеются находки из гнезд каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)).

Паразитирует, преимущественно в зимний период, на большой песчанке (Иофф и др., 1965; Kiefer et al., 2012; Котти, 2018). В пустынях Средней Азии является

специфическим паразитом большой песчанки, на которой встречается с октября до марта. В Западных Кара-Кумах в февральских сборах доля *P. teretifrons* составляла 5.2% от всех блох, собранных с большой песчанки (Дудникова, 1960).

На территории Прибалхашского пустынного очага в колониях большой песчанки индексы обилия блох *P. teretifrons*, которые были как очесаны со зверьков, так и собраны из входов нор и из гнезд прокормителя, были значительны. Осенью они составили от 300 до 500, зимой – от 400 до 800 особей. В таксоценозе блох большой песчанки *P. teretifrons* в этом очаге по численности занимали второе место, уступая лишь *Xenopsylla gerbilli* (Wagn., 1903) (Куницкий, Гаузштейн, 1987).

Инфицированность возбудителем чумы: Известен как переносчик чумы в следующих пустынных очагах Западной Туркмении и Прибалхашья: Зааральском, Каракумском, Кызылкумском, Устюртском, Такумском и Прибалхашском (Pollitzer, Meyer, 1961; Наумов и др., 1972; Природные очаги ..., 2004; Гончаров и др., 2013). В условиях экспериментальных работ показано, что *P. teretifrons* способен передавать чуму большим песчанкам, не образуя блок преджелудка (Новикова и др., 1971).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Значение того или иного вида блох в передаче патогена определяется характером его связи с прокормителем, являющимся основным носителем возбудителя чумы в данном очаге, сезонной приуроченности имаго и его активности нападения на хозяина для питания, частоте и регулярности обнаружения зараженных возбудителем блох в естественных условиях и их способности образовывать блок преджелудка и передавать возбудителя чумы.

Сведения о характере паразитизма для нескольких представителей рода *Paradoxopsyllus* основаны, главным образом, на данных о распределении имаго между телом хозяина и его убежищем. Так, у паразита большой песчанки – блохи *P. teretifrons*, имаго преобладают в ходах нор осенью и зимой, а весной большая часть этих насекомых находится на хозяевах. У другого вида этого рода, *P. scorodumovi*, с августа по сентябрь в гнездах монгольской пищухи может находиться основная часть популяции, и только в октябре наблюдается приуроченность большинства имаго к зверькам.

В десяти природных очагах чумы на территории России и сопредельных стран блохи рода *Paradoxopsyllus* в той или иной степени принимают участие в циркуляции возбудителя чумы. Естественная зараженность возбудителем чумы отмечена для девяти видов рода: *P. curvispinus*, *P. custodis*, *P. dashidorzhii*, *P. hesperius kalabukhovi*, *P. integer*, *P. repandus*, *P. scalonae*, *P. scorodumovi* и *P. teretifrons*. Из них только два вида, *P. dashidorzhii* и *P. scorodumovi*, способны участвовать в эпизоотическом процессе в качестве одних из основных переносчиков в поливекторных очагах чумы, где основными носителями являются монгольские пищухи. Изучение эффективности

блох этого рода как переносчиков чумной инфекции в экспериментальных условиях проводилось в очень ограниченном количестве опытов и касалось только немногих видов. Так, способность формировать блок преджелудка и передавать возбудителя чумы в эксперименте установлена для *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhii*, *P. repandus* и *P. teretifrons*.

Следуя классификации блох по их способности образовывать микробный «блок» в преджелудке, что обеспечивает возможность эффективно передавать возбудителя чумы, виды рода *Paradoxopsyllus* относятся к активным в отдельных очагах или малоактивным переносчикам. Определенная сезонность проявления эпизоотий свойственна всем природным очагам чумы в мире. В песчаночьих очагах, для которых характерна наибольшая интенсивность эпизоотий весной и осенью, роль основного переносчика отводят блохам рода *Xenopsylla*, в соответствии с их высокой численностью, круглогодичным паразитированием на основном носителе и способностью активно передавать возбудителя. В этих очагах виды рода *Paradoxopsyllus* – второстепенные или случайные переносчики, так как по численности имаго они уступают блохам рода *Xenopsylla*, имеют низкую способность передавать чуму и ограниченный период паразитирования. Тем не менее в холодный период года эти блохи весьма многочисленны и в этот сезон могут в определенной степени поддерживать эпизоотический процесс. Так, в Прибалхашском пустынном очаге в колониях большой песчанки в холодное время года по численности *Paradoxopsyllus teretifrons* был вторым после блох *Xenopsylla gerbilli* – одного из основных переносчиков чумы.

На территории бывшего СССР в настоящее время выделяют 45 природных очагов чумы, связанных с сурками, сусликами, песчанками и полевыми (Обеспечение эпидемиологического благополучия ..., 2018). На территории России и сопредельных стран блохи рода *Paradoxopsyllus* обитают в природных очагах чумы следующих типов: в двух очагах сусликового типа (Центрально-Кавказский высокогорный и Тувинский горный очаги), в 10 очагах песчаночьего типа (Приараксинский низкогорный, Закавказский равнинно-предгорный, Устюртский, Северо-Приаральский, Мангышлакский, Каракумский, Кызылкумский, Таукумский, Прибалхашский и Илийский межгорный пустынные очаги), трех очагах полевого типа (Закавказский, Восточно-Кавказский и Гиссарский высокогорные, а также в Горно-Алтайском и Джунгарском высокогорных смешанного типа).

В той или иной степени, на этой территории отмечено участие в эпизоотиях ряда видов рода *Paradoxopsyllus* в 10 природных очагах чумы: в Зааральском, Прибалхашском и Устюртском пустынных – *P. repandus* и *P. teretifrons*; в Мангышлакском пустынном и Илийском межгорном – *P. repandus*; в Каракумском, Кызылкумском и Таукумском пустынных – *P. teretifrons*; в Алтайском высокогорном – *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhii* и *P. hesperius kalabuchovi* и в Тувинском горном – *P. scorodumovi*.

Во всех этих очагах виды рода *Paradoxopsyllus* имеют случайное или второстепенное значение в сохранении и передаче чумной инфекции.

Единственным исключением является Алтайский пищуховый высокогорный очаг, где *P. scorodumovi* является одним из основных переносчиков возбудителя. Так, от блох *P. scorodumovi* получено 40.7% штаммов, выделенных от блох всех видов, представленных в этом очаге. Как второстепенные переносчики чумного микроба отмечены также *P. hesperius kalabukhovi* (3.7% штаммов) и *P. dashidorzhii* (0.9% штаммов) (Балахонов и др., 2014). Однако именно *P. scorodumovi* наиболее многочислен и в норах, и в гнездах монгольской пищухи в осенний период, когда отмечается наиболее интенсивная эпизоотия чумы. Так, индексы обилия блох *P. scorodumovi* значительно выше таковых для остальных видов и составляют на зверьках 26.5, а в гнездах – 15.9. Таким образом, *P. hesperius kalabukhovi* и *P. dashidorzhii*, обитающие на территории данного очага, имеют значение второстепенных переносчиков.

В Монголии, среди 46 известных природных очагов чумной инфекции (Вержуцкий, Адъясурэн, 2019), участие в эпизоотическом процессе блох рода *Paradoxopsyllus* отмечено, по меньшей мере, в четырех. Так, к основным переносчикам возбудителя чумы в Сайлюгемском очаге относят *P. scorodumovi* и *P. dashidorzhii*, а в Бухен-Ульском – *P. dashidorzhii*. Определенное значение имеет в переносе возбудителя чумной инфекции *P. hesperius khalabukhovi* в Яру-Богдынском природном очаге. Имеется случай выделения культуры чумного микроба в Хух-Сэрх-Мунх-Хайраканском очаге от *P. scalonae*.

На территории Китая разными исследователями выделяется от 11 до 15 природных очагов чумы. В доступной литературе об участии в эпизоотическом процессе блох рода *Paradoxopsyllus* известно только в двух природных очагах чумы – в Юньнаньском и Эрлянском. В первом очаге основной носитель – крыса Танезуми, а переносчиком является *Xenopsylla cheopis*. На территории этого очага выявлено вовлечение в эпизоотический процесс одного представителя рассматриваемого рода – *P. custodis*, роль которого можно рассматривать как случайную. В Эрлянском (= очаг чумы Плато Внутренней Монголии) природном очаге чумы основным носителем является монгольская песчанка, а основными переносчиками считаются блохи *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei*, среди блох рода *Paradoxopsyllus* в качестве второстепенного переносчика выступает *P. hesperius kalabukhovi* (The Atlas ..., 2000; Никитин и др., 2009; Liu et al., 2020).

В Иране встречаются три вида блох рода *Paradoxopsyllus*, но случаи вовлечения представителей этого рода в чумной эпизоотический процесс неизвестны (Maleki-Ravasan et al., 2017).

Таким образом, из более чем ста описанных природных очагов чумы блохи рода *Paradoxopsyllus* участвуют в той или иной степени в эпизоотическом процесса лишь

в 16 из них. Ни в одном очаге блохи этого рода не выступают в качестве единственных основных переносчиков. В трех очагах, в Горном Алтае на территории России, а также в Сайлюгемском и Бухен-Ульском на территории Монголии, виды рода *Paradoxopsyllus* входят в пул основных переносчиков, обеспечивая осеннюю активизацию эпизоотического процесса.

Таким образом, блохи рода *Paradoxopsyllus* выполняют определенную роль в эпизоотическом процессе в нескольких природных очагах чумы на территории России и сопредельных стран. Можно заключить, что представители рода *Paradoxopsyllus* имеют относительно слабые связи с возбудителем чумы, что, по всей видимости, определяется относительно недавним возникновением таких межвидовых контактов, не закрепленных длительным эволюционным взаимодействием.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и Ставропольского противочумного института при финансовой поддержке темы Министерства науки и высшего образования «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер 122031100263-1).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айкимбаев М.А., Аубакиров С.А., Бурделов А.С., Классовский Л.Н., Сержанов О.С. 1987. Среднеазиатский пустынный природный очаг чумы. Алма-Ата, Наука, 207 с. [Aikimbaev M.D., Aubakirova S.A., Burdelov A.C., Klassovskii L.N., Serzhanov O.S. 1987. Sredneaziatskii pustynnyi prirodnyi ochag chumy. Alma-Ata. Nauka, 207 ss. (In Russian)].
- Баваасан А. 1974. Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии. Доклады Иркутского противочумного института 10: 200–202. [Bavaasan A. 1974. Epizootologicheskoe znachenie bloh gryzunov i zajceobraznykh v chumnykh ochagah Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 10: 200–202. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоологический журнал 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhuckij D.B. 2009. Epizootologicheskoe znachenie bloh (Siphonaptera) v Tuvinskom prirodnom ochage chumy (obzor). Bajkal'skij zool. zhurnal 3: 13–22. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Климов В.Т. 1990. Взаимоотношения блох монгольской пищухи Тувы с возбудителем чумы основного и алтайского подвидов. Успехи мед. энтомологии и акарологии: Мат. X съезда ВЭО. Л., 3–4. [Bazanova L.P., Klimov V.T. 1990. Vzaimootnosheniya bloh mongol'skoj pishchuhi Tuvy s vozбудителем chumy osnovnogo i altajskogo podvidov. Uspekhi med. entomologii i akarologii: Mat. X s'ezda VEO. L., 3–4. (In Russian)].
- Балахонov С.В., Вержуцкий Д.Б., Холин А.В., Базанова Л.П., Климов В.Т., Косилко С.А., Окунев Л.П., Токмакова Е.Г., Шестопапов М.Ю., Галацевич Н.Ф., Акимова И.С., Салчак Л.К. 2019. Тувинский природный очаг чумы. Иркутск, Иркутский госуниверситет, 286 с. [Balakhonov S.V. et al. 2019. Tuva natural plague focus. Irkutsk, Irkutsk State University, 286 ss. (In Russian)].
- Балахонov С.В., Корзун В.М., Чипанин Е.В., Афанасьев М.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Фомина Л.А., Ешелкин И.И., Машковский И.К., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Ярыгина М.Б. 2014.

- Горно–Алтайский природный очаг чумы. Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние Новосибирск, Наука–Центр, 272 с. [Balakhonov S.V. et al. 2014. Gorno–Altai natural plague focus. Retrospective analysis, epizootological monitoring, current state. Novosibirsk, Science Center, 272 ss. (In Russian)].
- Бибикова В.А., Козаченко А.И., Хрущелевская Н.М., Шаталова В.Л. 1967. Эпизоотологическая роль блох большой песчанки. Сообщение 5. *Paradoxopsyllus repandus* Rotsch., 1929. Mat. V научной конференции противочумн. учрежд. Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. 270–272. [Bibikova V.A., Kozachenko A.I., Hruscelevskaia N.M., Shatalova V.L. 1967. Epizootologicheskaya rol' bloh bol'shoj peschanki. Soobshchenie 5. *Paradoxopsyllus repandus* Rotsch., 1929. Mat. V nauchnoj konferencii protivochumn. uchrezhd. Srednej Azii i Kazahstana. Alma-Ata. 270–272. (In Russian)].
- Васильев Г.И., Лазарева Л.А. 1968. К паразитологической характеристике Горно-Алтайского чумного очага. Известия Иркутского противочумн. ин-та 27: 231–240. [Vasil'ev G.I., Lazareva L.A. 1968. K parazitologicheskoi harakteristike Gorno-Altajskogo chumnogo ochaga. Izvestiya Irkutskogo protivochumn. in-ta 27: 231–240. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Adjasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zool. zhurn. 2 (25): 92–103. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А., Холин А.В., Медведев С.Г. 2021. Граница ареалов двух подвидов блох – паразитов сусликов (*Citellophilus tesquorum sungaris* и *Citellophilus tesquorum altaicus*). Байкальский зоологический журнал 1 (29): 116–120. [Verzhutsky D.B., Verzhutskaya Ju.A., Kholin A.V., Medvedev S.G. The boundary of the areas of two subspecies of fleas – parasites of Ground squirrels (*Citellophilus tesquorum sungaris* and *Citellophilus tesquorum altaicus*). Baikalskij zoologičeskij žurnal 1 (29): 116–120. (In Russian)].
- Гончаров А.И., Ромашева Т.П., Котти Б.И., Баваасан А., Жигмид С. 1989. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 417 с. [Goncharov A.I., Romasheva T.P., Kotti B.I., Bavaasan A., Zhigmid S. 1989. Opredelitel' bloh Mongol'skoj Narodnoj Respubliki. Ulan-Bator, 417 ss. (In Russian)].
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, РИО ИДНК, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov Yu.M., Plotnikova E.P., Artyushina Yu.S. 2013. Spisok vidov i podvidov bloh, obnaružennyh zarazhennymi vozбудителем chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 ss. (In Russian)].
- Гунд Н. 1980. К изучению блох мелких млекопитающих Гоби-Алтайского аймака МНР. Проблемы природной очаговости чумы. Ч. 1. Иркутск, 97–99. [Gund N. 1980. K izucheniyu bloh melkih mlekopitayushchih Gobi-Altajskogo ajmaka MNR. Problemy prirodnoj ochagovosti chumy. CH. 1. Irkutsk, 97–99. (In Russian)].
- Дудникова А.Ф. 1960. Фауна и динамика численности блох грызунов Западных Кара-Кумов. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 335–341. [Dudnikova A.F. 1960. Fauna i dinamika chislennosti bloh gryzunov Zapadnyh Kara-Kumov. Voprosy prirodnoj ochagovosti i epizootologii chumy v Turkmenii. Ashkhabad, 335–341. (In Russian)].
- Елистратова Н.П., Лазарева Л.А., Ешелкин И.И., Лазарев Б.В., Васильев Г.И., Бурцев Ю.К. 1974. Новые виды блох для Горного Алтая. Доклады Иркутского противочумного института 10: 228–230. [Elistratova N.P., Lazareva L.A., Eshelkin I.I., Lazarev B.V., Vasil'ev G.I., Burcev Yu.K. 1974. Novye vidy bloh dlya Gornogo Altaya. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 10: 228–230. (In Russian)].
- Жовтый И.Ф., Емельянова Н.Д. 1958. Материалы по паразитологии чумы в Монголии. Тез. докл. конференции. Вып. 3. Улан-Удэ. 51–56. [Zhovtyj I.F., Emel'yanova N.D. 1958. Materialy po parazitologii chumy v Mongolii. Tez. dokl. konferencii. Vyp. 3. Ulan-Ude. 51–56. (In Russian)].
- Загнибородова Е.Н. 1960. К фауне и экологии блох западной Туркмении. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 320–334. [Zagniborodova E.N. 1960. K faune i ekologii bloh zapadnoj Turkmenii. Voprosy prirodnoj ochagovosti i epizootologii chumy v Turkmenii. Ashkhabad, 320–334. (In Russian)].

- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина. 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina. 371 ss. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 276 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. Opredelitel' bloh Vostochnoj Sibiri, Dal'nego Vostoka i priliegayushchih rajonov. M., Medgiz, 276 ss. (In Russian)].
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с. [Karimova T.Yu., Neronov V.M. 2007. Prirodnye ochagi chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 ss. (In Russian)].
- Климов В.Т., Вержущий Д.Б. 1984. Возможность передачи чумного микроба блохами *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 в Монгун-Тайгинском мезоочаге в эксперименте. Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Ч. 2. Иркутск, 41–42. [Klimov V.T., Verzhutsky D.B. 1984. Vozmozhnost' peredachi chumnogo mikroba blohami *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 v Mongun-Tajginskom mezoochage v eksperimente. Sovremennye aspekty profilaktiki zoonoznyh infekcij. Ch. 2. Irkutsk, 41–42. (In Russian)].
- Козловская О.Л., Хамаганов С.А. 1980. Эктопаразиты мелких млекопитающих песков Алтан-Элс и Бориг-Дэл в МНР. Проблемы природной очаговости чумы. Ч. 1. Иркутск, 94–95. [Kozlovskaya O.L., Hamaganov S.A. 1980. Ektoparazity melkih mlekopitayushchih peskov Altan-Els i Borig-Del v MNR. Problemy prirodnoj ochagovosti chumy. Ch. 1. Irkutsk, 94–95. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е издание. Ставрополь, изд-во СКФУ, 128 с. [Kotti B.K. 2018. Katalog bloh (Siphonaptera) fauny Rossii i sopredel'nyh stran. 2-e izdanie. Stavropol', Al'fa-Print, 128 ss. (In Russian)].
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 506–517. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. Parasitologiya 53 (6): 504–514. (In Russian)].
- Куницкий В.Н., Гаузштейн Д.М. 1987. Принцип оценки плотности популяций блох. В: Ю.С. Балашов (ред.). Паразитологический сборник. Л., Наука, 34: 70–82. [Kunitsky V.N., Gauzshtein D.M. 1987. Evaluation of flea population density. In: Yu.S. Balashov (ed.). Parasitological Collection. L., Science, 34: 70–82. (In Russian)].
- Лабунец Н.Ф. 1967. Зоогеографическая характеристика блох Западного Хангая. Известия Иркутского противочумного ин-та 27: 231–240. [Labunetz N.F. 1967. Zoogeographicheskaya kharakterisika blokh Zapadnogo Khangaya. Izvestiya Irkutskogo protivochumnogo In-ta 27: 231–240. (In Russian)].
- Мартиневский И.Л., Кенжебаев А.Я., Асенов Г.А. 1987. Устьюртский очаг чумы. Нукус: Каракалпакстан, 155 с. [Martinevskij I.L., Kenzhebaev A.Ya., Asenov G.A. 1987. Ustyurtskij ochag chumy. Nukus: Karakalpakstan, 155 ss. (In Russian)].
- Машковский И.К., Елистратова Н.П. 1984. Естественная зараженность блох возбудителем чумы в Сайлюгемском природном очаге. Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Ч. 1. Иркутск, 89–91. [Mashkovskij I.K., Elistratova N.P. 1984. Estestvennaya zarazhennost' bloh vobuditelem chumy v Sajlyugemskom prirodnom ochage. Sovremennye aspekty profilaktiki zoonoznyh infekcij. Ch. 1. Irkutsk, 89–91. (In Russian)].
- Машковский И.К., Жовтый И.Ф. 1994. Экологические особенности блохи *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 в природном очаге чумы Горного Алтая. Актуальные проблемы профилактики особо опасных и природно-очаговых инфекционных болезней. Иркутск, 108–109. [Mashkovskij I.K., Zhovtyj I.F. 1994. Ekologicheskie osobennosti blohi *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 v prirodnom ochage chumy Gornogo Altaya. Aktual'nye problemy profilaktiki osobo opasnyh i prirodno-ochagovyh infekcionnyh boleznej. Irkutsk, 108–109. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1): 45–57.]



- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). *Паразитология* 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of Vectors of Plague Pathogens: Polyhostal Parasites, Fleas of the Genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). *Entomological Review* 100 (9): 1218–1235.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Паразитология* 55 (6): 476–495. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Entomological Review* 101 (9): 1–14.]
- Медведев С.Г., Котти Б.К. 1992. Классификация сем. Leptopsyllidae (Siphonaptera). *Паразитология* 26 (6): 483–496. [Medvedev S.G., Kotty D.K. Classification of the family Leptopsyllidae (Siphonaptera). *Parazitologiya* 26 (6): 483–496. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). *Паразитология* 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. *Entomological Review* 99 (5): 565–579.]
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М., МГУ. 406 с. [Naumov N.P., Lobachev V.S., Dmitriev P.P., Smirin V.M. 1972. Prirodnyj ochag chumy v Priaral'skih Karakumah. М., MGU, 406 ss. (In Russian)].
- Никитин А.Я., Марамович А.С., Базанова Л.П., Окунев Л.П., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Китая (обзор литературы). *Медицинская паразитология и паразитарные болезни* 1: 51–58. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Kitaya (obzor literatury). *Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni* 1: 51–58. (In Russian)].
- Новикова Т.А., Першин И.Б., Губайдулина В.С. и др. 1971. Результаты контакта больших песчанок с зараженными возбудителем чумы блохами – паразитами холодного времени года. *Материалы VII научной конференции противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана*. Алма-Ата, 144–146. [Novikova T.A., Pershin I.B., Gubaydulina V.S. et al. 1971. Resultaty kontakta bolshich peschanok s zarazhennymi vzbuditelem chumi blochami – parazitami choldnogo vremeni goda. *Materyali VII nauchnoy konferenzii protivochumnyh uchrezhdeniy Sredney Azyi i Kazakhstana*. Alma-Ata, 144–146. (In Russian)].
- Обеспечение эпидемиологического благополучия в природных очагах чумы на территории стран СНГ и Монголии в современных условиях. 2018. Под ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. Ижевск, ООО «Принт», 336 с. [Obespechenie epidemiologicheskogo blagopoluchiya v prirodnyh ochagah chumy na territorii stran SNG i Mongolii v sovremennyh usloviyah. 2018. Pod red. A.Yu. Popovoj, V.V. Kutyreva. Izhevsk, ООО «Print», 336 ss. (In Russian)].
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. М., Medicina, 192 ss. (In Russian)].
- Ралль Ю.М. 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 243 с. [Rall Yu.M. 1958. Lektzii po epizootologii chumy. Stavropol, Stavropolskoe knizhnoe izdatelstvo, 243 ss. (In Russian)].
- Ромашева Т.П. 1990. Руководство по определению некоторых видов блох Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, Иркутский противочумный институт, 60 с. [Romashева T.P. 1990. Rukovodstvo po opredeleniyu nekotoryh vidov bloh Sibiri i Dal'nego Vostoka. Irkutsk, Irkutskij protivochumnyj institut, 60 ss. (In Russian)].
- Сотникова А.Н., Кошкин С.М., Солдатов Г.М. 1974. Монгольские пищухи – носители чумы в Северо-Западной Монголии. *Доклады Иркутского противочумного института* 10: 181–184. [Sotnikova A.N.,

- Koshkin S.M., Soldatov G.M. 1974. Mongol'skie pishchuhi – nositeli chумы v Severo-Zapadnoj Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 10: 181–184. (In Russian)].
- Сотникова А.Н., Шереметьев С.А., Винокур Б.С., Абзал Х., Амантай Ж., Вострикова В.В., Дурас Т.И., Кошкин С.М., Махмутова Р.Х. 1980. О распространении чумного микроба алтайского и улзгейского подвидов в Баян-Улзгейском аймаке МНР. Проблемы природной очаговости чумы. Ч. 1. Иркутск, 33–34. [Sotnikova A.N., Sheremet'ev S.A., Vinokur B.S., Abzal H., Amantaj Zh., Vostrikova V.V., Duras T.I., Koshkin S.M., Mahmutova R.H. 1980. O rasprostranenii chumnogo mikroba altajskogo i ulegejskogo podvidov v Bayan-Ulegejskom ajmake MNR. Problemy prirodnoj ochagovosti chумы. Ch. 1. Irkutsk, 33–34. (In Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 280 с. [Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev B.A. 1977. Opredelitel' bloh Kavkaza. Stavropol', Stavrop. knizhn. izd-vo, 280 ss. (In Russian)].
- Якуба В.Н., Лазарева Л.А., Маевский М.П., Климов В.Т., Бондаренко А.А., Пуртов С.М., Машковский И.К. 1975. Об эпизоотологической роли блох в природном очаге чумы Горного Алтая. Международные и национальные аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, 2: 67–68. [Yakuba V.N., Lazareva L.A., Maevskij M.P., Klimov V.T., Bondarenko A.A., Purto S.M., Mashkovskij I.K. 1975. Ob epizootologicheskoi roli bloh v prirodnom ochage chумы Gornogo Altaya. Mezhduнародnye i nacional'nye aspekty epidnadzora pri chume. Irkutsk, 2: 67–68. (In Russian)].
- Якуба В.Н., Маевский М.П., Елистратова Н.П., Климов В.Т., Иннокентьева Т.И., Бондаренко А.А. 1978. Блоха *Paradoxopsyllus scorodumovi* (Aphaniptera) – эффективный переносчик чумы в Горно-Алтайском природном очаге. Паразитология 3: 259–262. [Yakuba V.N., Maevskij M.P., Elistratova N.P., Klimov V.T., Innokent'eva T.I., Bondarenko A.A. 1978. Bloha *Paradoxopsyllus scorodumovi* (Aphaniptera) – effektivnyj perenoschik chумы v Gorno-Altajskom prirodnom ochage. Parazitologiya 3: 259–262. (In Russian)].
- Якуба В.Н., Феоктистов А.З., Воронова Г.А., Лясоцкий Л.Л. 1974. Роль массовых видов блох монгольской пищухи в передаче чумы в Тувинском очаге. Проблемы особо опасных инфекций 3: 57–61. [Yakuba V.N., Feoktistov A.Z., Voronova G.A., Lyasockij L.L. 1974. Rol' massovyh vidov bloh mongol'skoj pishchuhi v peredache chумы v Tuvinskom ochage. Problemy osobo opasnyh infekcij 3: 57–61. (In Russian)].
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10 (1): 69–75.
- Dubyanskiy V.M., Yeszhanov A.B. 2016. Ecology of *Yersinia pestis* and the epidemiology of plague. In: Yang R., Anisimov A. (eds). *Yersinia pestis: retrospective and perspective*. Advances in Experimental Medicine and Biology 918: 101–170.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. V. Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae. Genus *Paradoxopsyllus*. Cambridge, Great Britain at the University Printing House, 419–447.
- Jordan K. 1948. Suctorial insects of medical importance, 2nd ed. Norwich, 211–245.
- Kiefer D., Stubbe M., Stubbe A., Gardner S.L., Tserenorov D., Samiya R., Otgonbaatar D., Samiya D., Kiefer M. 2012. Siphonaptera of Mongolia and Tuva: Results of the Mongolian – German Biological Expeditions since 1962 – Years 1999–2003. Exploration into Biological Resources of Mongolia. University of Nebraska. 12: 153–167.
- Lewis R.E. 1974. The *Paradoxopsyllus* fauna of Nepal with descriptions of eight new species and a key to the genus (Siphonaptera: Leptopsyllidae). Journal Medical Entomology 11 (1): 46–67.
- Liu B., Zhang D., Chen Y., He Z., Liu J., Liu D., Wu W., Duan R., Qin S., Liang J., Jing H., Wang X. 2020. Epidemiological Characteristics of Plague in the *Meriones unguiculatus* Plague Focus – Inner Mongolia Autonomous Region, China, 1950–2019. China CDC Weekly 2 (49): 935–945.
- Liu C., Wu H., Liu Q., Li K., Wang D., Xie B. 1986. Fauna Sinica. Insecta. Siphonaptera. Beijing, Science Press, 1334 pp.
- Maleki-Ravasan N., Solhjoui-Fard S., Beacournu J.-C., Laudoit A., Mostafavi E. 2017. The Fleas (Siphonaptera) in Iran: Diversity, Host Range, and Medical Importance. Neglected Tropical Diseases 11(1): 1–24.

- Munkhtumur D. 2001. Study situation of the plague natural focus in Khovd province. Scientific Journal of Center for Infectious Diseases with Natural Foci. Ulaanbaatar. 9: 118-125.
- Pollitzer R., Meyer K.F. 1961. The ecology of plague. In: Studies in Disease Ecology (J.H. May, ed.), Hefner, New York, 433–501.
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. Molecular Phylogenetics and Evolution 90: 129–139.

DIVERSITY OF PLAGUE VECTORS:  
FLEAS OF THE GENUS *PARADOXOPSYLLUS* MIYAJIMA ET KODZUMI, 1909  
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE)

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity and peculiarities of distribution and host-parasite relations of fleas of the Palearctic genus *Paradoxopsyllus* (Leptopsyllidae, Paradoxopsyllinae) are analyzed in the present review. The role of separate representatives of this genus as pathogen vectors and reservoirs in natural plague foci of Eurasia is observed. It is demonstrated that 8 out of 45 flea species of the genus *Paradoxopsyllus* are marked as main, secondary, or occasional vectors of this infection.

УДК 576.895.775:574.9

**ЭКТОПАРАЗИТЫ  
(ACARI: GAMASINA, IXODIDAE; INSECTA: ANOPLURA)  
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЫСА КАРТЕШ (ББС ЗИН РАН)  
(КАРЕЛИЯ, ЛОУХСКИЙ РАЙОН)**

© 2022 г. М. К. Станюкович<sup>а,\*</sup>, Д. Д. Федоров<sup>а</sup>

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

\* e-mail: [Maria.Stanyukovich@zin.ru](mailto:Maria.Stanyukovich@zin.ru)

Поступила в редакцию 28.04.2022 г.

После доработки 16.05.2022 г.

Принята к публикации 19.05.2022 г.

Представлены результаты исследований гамазовых и иксодовых клещей, а также вшей–эктопаразитов восьми видов насекомоядных и грызунов, отловленных в летние сезоны в период с 2001 по 2019 годы в окрестностях мыса Картеш Белого моря на территории Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (Лоухский район Республики Карелия).

**Ключевые слова:** эктопаразиты, Gamasina, Ixodidae, Anoplura, мелкие млекопитающие, Северная Карелия, Лоухский район

**DOI:** 10.31857/S0031184722030061, **EDN:** FFZQQO

В течение девяти летне-осенних сезонов в окрестностях мыса Картеш Белого моря, расположенного в подзоне северной тайги Карелии, были отловлены 504 особи восьми видов насекомоядных млекопитающих и грызунов, с которых были собраны 393 экз. эктопаразитов 18 видов. Среди них отмечены 16 видов гамазовых клещей, по одному виду иксодовых клещей и вшей, данные о которых представлены ниже. Ранее были опубликованы данные о находках в районе мыса Картеш восьми видов блох (Медведев, Станюкович, 2022).

Значение эктопаразитов мелких млекопитающих, как переносчиков возбудителей трансмиссивных инфекций человека и животных, обуславливает необходимость изучения их региональных фаун. Впервые сведения о клещах-гамазидях мелких млекопитающих Карелии были представлены Шульман (1961). Интерес к этим исследованиям не

ослабевал, что привело к появлению в дальнейшем целого ряда публикаций по фауне гамазид юга Карелии (Маршалова, 1964, 1972; Гущина, Маршалова, 1964; Беспятова, 1981, 1999; Бугмырин и др., 2003, 2008; Беспятова, Медведев, 2004; Bespyatova, Bugmyrin, 2006). Однако сведения о фауне этой группы клещей, обитающих на севере Карелии, до настоящего времени остаются неполными и ограничиваются данными, почерпнутыми из единственной публикации (Маршалова, 1986).

В 2001, 2003–04, 2006–09, 2011, 2015 и 2019 годах в окрестностях и на территории Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН (ББС ЗИН РАН), Санкт-Петербург, нами проводились отловы мелких млекопитающих и сборы их эктопаразитов. ББС ЗИН РАН расположена в Лоухский районе Карелии в 30 км от Северного Полярного Круга на берегу губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря (66°20.230' N, 33°38.972' E). Мыс Картеш расположен в северной подзоне таежной зоны со своими особенностями климата (переходный от морского к континентальному), рельефа и флоры. В данном районе можно наблюдать типичный растительный покров, характерный для тайги (обыкновенная сосна, ель обыкновенная с редкими вкраплениями березы, осины, ольхи), в то же время на скалах и плато наблюдается растительный покров, характерный для тундры (мхи, лишайники, вереск, багульник и др.).

Отлов мелких млекопитающих производился ловушками Геро в конце лета и начале осени, т. е. в августе и сентябре. Для постановки линий ловушек были отобраны три станции со злаковой растительностью (мятлик, пырей и др.), где численность грызунов и насекомоядных была выше, чем на других пробных площадках. Количество ловушко-суток колебалось от 150 до 200 в разные годы. Для определения мелких млекопитающих были использованы «Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: зайцеобразные и грызуны» (Громов, Ербаева, 1995) и «The mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference» (Pavlinov, Lissovsky, 2012). Учеты велись нерегулярно с разным количеством поставленных ловушек, поэтому показатели индексов обилия и встречаемости не рассчитывались.

Задача настоящего этапа исследований ограничивалась составлением предварительного списка видов клещей-эктопаразитов мелких млекопитающих, распространенных в окрестностях мыса Картеш. Поскольку находки эктопаразитов мелких млекопитающих на данной территории отсутствуют.

Собранных эктопаразитов фиксировали в этаноле и затем заключали в постоянные препараты в жидкость Фора-Берлезе. Для определения гамазовых клещей были использованы «Краткий определитель» (Брегетова, 1956) и «Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata» (Брегетова и др., 1977). Вшей определяли по монографии «Вши (Siphunculata) домашних млекопитающих» (Благовещенский, 1960), а иксодовых клещей – по книге «Фауна СССР. Паукообразные: Т. 4. Вып. 4. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae» (Филиппова, 1997).

*Eulaelaps stabularis* (L.C. Koch, 1836)

Факультативный паразит и хищник. Массово размножается в норах и гнездах различных мелких млекопитающих. Широко распространен (Европа, Азия, Северная Америка). В России с востока на запад и с юга на восток. В Карелии известен с 13 видов мелких млекопитающих (Шульман, 1961; Маршалова, 1972). По данным Маршаловой (1986), *E. stabularis* входит в число доминирующих палеарктических видов Карелии и Мурманской области. В наших сборах отмечены 14 экз. (12 самок и 2 самца) на рыжей полевке (*Myodes glareolus* (Schreber, 1780)), одна самка на обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus* L., 1758) и две самки на лесном лемминге (*Myopus schisticolor* (Liljeborg, 1844) (табл. 1).

*Echinonyssus isabellinus* (Oudemans, 1913)

Облигатный паразит с широким кругом хозяев, на которых часто многочислен. Развитие проходит в гнездах мелких млекопитающих. Нападают на человека. Палеарктический вид. Обычен на территории России. В Карелии, по мнению Маршаловой (1986), обычен на грызунах, случаен на насекомоядных. В сборах из Южной Карелии клещей *E. isabellinus* преимущественно находили на рыжей полевке, единично на пашенной (*Microtus agrestis* (L., 1761)) (Беспятова, Медведев, 2004). В районе ББС с 246 рыжих полевков собрано 58 экз. (47 самок и 11 самцов), с 233 обыкновенных бурозубок собрано 55 экз. (48 самок и 7 самцов), по одной самке собрано с малой (*Sorex minutus* L., 1766) и средней (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) бурозубок.

*Echinonyssus eusoricis* (Bregetova, 1956)

Облигатный паразит насекомоядных. Палеарктический вид. Сопутствует своим хозяевам по их ареалам распространения. В Карелии известен с четырех видов насекомоядных и четырех видов грызунов (Маршалова, 1986). В Южной Карелии доминирует на обыкновенной бурозубке, единичные особи найдены на средней бурозубке и рыжей полевке (Беспятова, Медведев, 2004). Только одна самка *E. eusoricis* собрана с обыкновенной бурозубки в окрестностях мыса Каргеш.

*Haemogamasus ambulans* (Thorell, 1872)

Гнездово-норный паразит. Развитие клещей и, чаще всего, питание происходят в гнезде хозяина. Палеарктический вид. В Карелии известен с 12 видов мелких млекопитающих (Шульман, 1961; Маршалова, 1972). В Южной Карелии отмечен на рыжей полевке (Беспятова, Медведев, 2004). В наших сборах четыре самки собраны с рыжей полевки и две самки – с лесного лемминга.

*Haemogamasus nidi* Michael, 1892

Гнездово-норный паразит. Развитие клещей и питание происходят в гнезде хозяина. В большом количестве может встречаться на многих видах мелких млекопитающих. Палеарктический вид. В Карелии известен с 12 видов грызунов и пяти видов насекомоядных млекопитающих (Шульман, 1961; Маршалова, 1972). Отме-

чен на рыжей и пашенной полевках в Южной Карелии (Беспятова, Медведев, 2004). За время нашей работы были найдены только две самки на рыжей полевке.

*Haemogamasus hirsutus* (Berlese, 1889)

Паразит грызунов и насекомых. Палеарктический вид. В Карелии найден на четырех видах грызунов и трех видах насекомых (Шульман, 1961; Гущина, Маршалова, 1964). В Южной Карелии отмечен на рыжей полевке (Беспятова, Медведев, 2004). Нами собрано 15 самок с рыжей полевки в окрестностях мыса Каргеш.

*Laelaps hilaris* Koch, 1836

Постоянный эктопаразит полевков рода *Microtus*, хотя встречается на многих других видах мелких млекопитающих. Палеарктический вид. По данным Маршаловой (1986), в Карелии известен с полевков (шесть видов), бурозубок (два вида) и норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* (L., 1758)). На юге Карелии отмечен на пашенной полевке, единично на рыжей полевке (Беспятова, Медведев, 2004). В наших сборах клещи *L. hilaris* найдены на рыжей полевке (девять самок) и лесном лемминге (32 самки и шесть самцов).

*Laelaps muris* (Ljugh, 1799)

Постоянный эктопаразит водяной полевки (*Arvicola amphibius* (L., 1758)) по всему ее ареалу. Редко на других грызунах. Палеарктический вид. Известен в Карелии (Маршалова, 1986). Нами найдена одна самка на рыжей полевке.

*Hyperlaelaps arvalis* (Lange, 1955)

Постоянный эктопаразит грызунов. Живородящие клещи, отрождают протонимфу. Палеарктический вид. По данным Маршаловой (1986), в Карелии отмечены на пяти видах грызунов и двух видах насекомых. В Южной Карелии находки *H. arvalis* сделаны на рыжей и пашенной полевках. За время исследований в окрестностях ББС нами собрано 17 экз. (15 самок и два самца) с рыжей полевки, 46 экз. (39 самок и семь самцов) с лесного лемминга, одна самка с лесной мыши (*Apodemus uralensis* (Pallas, 1811)) и одна самка с водяной полевки.

*Macrocheles glaber* (Muller, 1860)

Хищник. Питается яйцами и личинками мух, нематодами и др. Форезия на жуках и мухах. Встречается в гнездах мелких млекопитающих и единично на самих зверьках. Палеарктический вид. В России повсеместно от Кольского полуострова, Карелии и Якутии на севере до Кавказа и Средней Азии на юге. В наших сборах есть одна самка с рыжей полевки.

*Eugamasus oudemansi* Berlese, 1903

Хищник. Питается мелкими насекомыми и клещами. Обитает в лесной подстилке, в гнездах мелких млекопитающих и птиц. Находки на мелких млекопитающих единичны. Палеарктический вид. В России повсеместно. На рыжей полевке найдена одна самка.

Таблица 1. Эктопаразиты мелких млекопитающих по сборам с мыса Каргеш (Лоухский р-н, Карелия)  
 Table 1. Ectoparasites of small mammals collected from Cape Kartesh (Louch district, Karelia)

Виды паразитов	Хозяева										Всего
	<i>Sorex minutus</i> (4)	<i>Sorex caecutiens</i> (1)	<i>Sorex araneus</i> (234)	<i>Neomys fodiens</i> (9)	<i>Apodemus uratensis</i> (1)	<i>Myodes glareolus</i> (246)	<i>Myopus schisticolor</i> (8)	<i>Arvicola terrestris</i> (1)			
<i>Echinonyssus isabellinus</i>	1	1	55			58					115
<i>E. eusoricis</i>			1	1							2
<i>Hyperlaelaps arvalis</i>					1					46	65
<i>Eulaelaps stabularis</i>			1							2	17
<i>Haemogamasus ambulans</i>										2	6
<i>H. nidi</i>										2	2
<i>H. hirsutus</i>										15	15
<i>Laelaps hilaris</i>										9	47
<i>L. muris</i>										1	1
<i>Euryparasitus emarginatus</i>										2	2
<i>Macrocheles glaber</i>										1	1
<i>Hyppaspis heselhausi</i>										2	2
<i>Eugamasus oudemansi</i>										1	1
<i>E. kraepelini</i>										4	4
<i>Pergamasus brevicornis</i>										11	11
<i>Poecilochirus necrophori</i>										1	1
<i>Ixodes trianguliceps</i>			8							3	47
<i>Норлоплеура edentula</i>										54	54
Всего	1	1	65	1	1	232				91	393

В скобках указано число осмотренных особей мелких млекопитающих.



*Eugamasus kraepelini* Berlese, 1903

Хищник. Питается мелкими членистоногими. В лесной подстилке, во мху, в гнездах грызунов, в пещерах. Палеарктический вид. Широко распространен по России. Нами собрано четыре самки с рыжей полевки.

*Pergamasus brevicornis* Berlese, 1903

Хищник. Питается мелкими насекомыми и клещами. Обитает во мху, в лесной подстилке, в гнездах и норах мелких млекопитающих. Палеарктический вид. В России распространен повсеместно. На рыжей полевке отмечены 11 самок.

*Hypoaspis heselhausi* Oudemans, 1912

Хищник. Питается мелкими членистоногими, их личинками и яйцами. Обитает в почве и подстилке, в гнездах мелких млекопитающих и шмелей. Палеарктический вид. Широко распространен по России. Две самки найдены на рыжей полевке.

*Euryparasitus emarginatus* (Koch, 1839)

Хищник. Питается мелкими членистоногими. Встречается в лесной подстилке, во мху, гнездах мелких млекопитающих и береговых ласточек, иногда в больших количествах (чаще всего дейтонимфы), реже на самих грызунах и насекомоядных. Голарктический вид. В России распространен повсеместно. С рыжей полевки сняты две самки.

*Poecilochirus necrophori* Vitzthum, 1930

Некрофаг. Дейтонимфы расселяются, прикрепляясь к жукам-могильщикам, посещающим падаль (на тушках грызунов и др., пойманных в капканы). Палеарктический вид. Широко распространен в России. Одна самка найдена на рыжей полевке.

*Ixodes trianguliceps* Birula, 1895

В Карелии *I. trianguliceps* следует считать по взрослой фазе часто встречающимся, но повсюду немногочисленным видом. Был обнаружен на 11 видах грызунов и 5 видах насекомоядных (Лутта, 1968). В Южной Карелии в состав хозяев *I. trianguliceps* входят 14 видов (9 видов грызунов, 5 насекомоядных), а в Северной Карелии (Лоухский район) только 6 видов (3 вида грызунов и 3 вида насекомоядных). Лесной лемминг – обитатель леса, редок, держится в более сухих местах, чем *I. trianguliceps*. На насекомоядных и грызунах питаются все фазы развития *I. trianguliceps*, но численно преобладают всегда личинки и нимфы. Нахождение личинок, нимф и имаго во все сезоны активности клеща говорят о том, что в его развитии отсутствует сезонность. Эта особенность связана со способностью клещей к длительному голоданию. Ареал *I. trianguliceps* в Палеарктике местами разобщен. Разобщение ареала возникло вследствие сохранения *I. trianguliceps* в ледниковый период только в горных странах. С отступлением ледника этот холодолюбивый вид распространился далеко на север. Территория Карелии (таежная зона), где *I. trianguliceps* распространен повсеместно,

представляет северную часть ареала этого вида. Северная граница распространения этого вида проходит в районе Лоухи. Не был найден в Мурманской области в районе Имандры. Не исключена возможность нахождения этого вида на северном побережье Кольского полуострова, в местах, где климат смягчен Гольфстримом. Места сосредоточения клещей имеют вид больших и малых пятен в Карелии (лоскутность). Эта раздробленность усиливается с юга на север (Лутта, 1968).

Исследования, проведенные в Южной Карелии (Беспятова, Бугмырин, 2014), показали, что 94.5% иксодид *I. trianguliceps* совместно прокармливают рыжая полевка и обыкновенная бурозубка.

В двух ландшафтных зонах (тундра и тайга) крайнего северо-востока европейской части России (Коми АССР), по исследованиям Новожиловой (1971), известны два вида иксодовых клещей *I. trianguliceps* (98.2%) и *I. persulcatus* (0.8%).

За время исследований в окрестностях ББС нами собрано 47 экз. *I. trianguliceps*. На рыжей полевке найдено 36 экз. (12 личинок, 19 нимф и пять самок), на обыкновенной бурозубке – восемь нимф и на лесном лемминге – три нимфы.

#### *Hoplopleura edentula* Fahrenholz, 1916

Паразит полевков *Myodes* (= *Clethrionomys* (Tilesius, 1850)), среди которых рыжая, сибирская красная (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)), красно-серая (*Myodes rufocanus* (Sundevall, 1846)) и др. лесные полевки (Соснина, 1980). Сопутствует хозяевам по всему их ареалу. Морфологически близок к *H. acanthopus* (Burm., 1839), паразитирующему на полевках рода *Microtus* (Schrank, 1798) (обыкновенная и др. полевки этого рода). По данным Новожиловой (1971), в подзоне средней тайги на крайнем северо-востоке европейской части России (Коми АССР) на грызунах паразитируют два вида вшей *H. acanthopus* (98.7%) и *Polyplax borealis* (Ferris, 1933) (1.3%). Можно предположить, что часть экземпляров *H. acanthopus* все же относится к *H. edentula*, поскольку подробная работа Сосниной (1980) по идентификации этих видов появилась позже. За время отловов мелких млекопитающих в окрестностях мыса Каргеш нами было собрано 54 экз. *H. edentula* (37 самок и 17 самцов) с рыжей полевки.

Таким образом, за время наших исследований была выявлена очень малая зараженность гамазовыми клещами насекомых севера Карелии и большая зараженность лесного лемминга. Например, ИО *H. arvalis* на лемминге 5.75, а на рыжей полевке 0.04. Только на рыжей полевке встречались вши *H. edentula*. Клещи *I. trianguliceps* собраны на типичных прокормителях: рыжей полевке, обыкновенной бурозубке и лесном лемминге.

Доминирующими видами среди мелких млекопитающих севера Карелии являются рыжая полевка (Станюкович, 2002) и обыкновенная бурозубка (табл. 1). Остальные виды мелких млекопитающих по результатам отловов представлены единичными особями.

Особенно интересны данные отловов лесных леммингов. Несмотря на периодические вспышки численности разных видов леммингов, информация об их эктопаразитах достаточно скудная. Так, например, известно по сборам на о-ве Врангеля, что на копытном лемминге (*Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1778)) доминируют *Echinonyssus isabellinus* и *Laelaps semitectus* (Koch, 1879) (Беляев, 1969), а на сибирском лемминге (*Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792)) – *Laelaps lemmi* (Grube, 1851) (Волков и др., 1978). По данным Маршаловой (1986), в Карелии и Мурманской области (видимо, все-таки в Мурманской области) клещ *L. hilaris* на норвежском лемминге встречался единично (только 4 из 45 зверьков были заражены). Там же на лесных леммингах были сделаны единичные находки *Hyperlaelaps arvalis*. За все время отловов мелких млекопитающих на территории и в окрестностях ББС лесные лемминги попадались в ловушки лишь дважды (в 2015 и 2019 г.) во время резкого увеличения численности. Литературных данных по эктопаразитам лесных леммингов, широко распространенных в таежной зоне, крайне мало, несмотря на периодические вспышки их численности. Так, в монографии Брегетовой (1956) упоминается лишь один вид гамазовых клещей *Haemogamasus nidi*. Полученные нами данные позволяют сравнить видовой состав клещей-гамазид, собранных с леммингов на материковой части Кандалакшского государственного природного заповедника (Мурманской области), и с лесных леммингов, собранных на севере Карелии (табл. 2).

**Таблица 2.** Эктопаразиты лесного лемминга *Myopus schisticolor* (Liljeberg, 1844) по сборам с севера Карелии и Мурманской области

**Table 2.** Ectoparasites of forest lemming *Myopus schisticolor* (Liljeberg, 1844) collected from north Karelia and Murmansk region

Виды	Мыс Каргеш (ББС ЗИН РАН) (Лоухский район, Карелия)	Кандалакшский заповедник (Мурманская обл.) по: Бугмырин и др., 2004
<i>Haemogamasus nidi</i>	+	+
<i>Hg. nidiformes</i> Breg.		+
<i>Hg. ambulans</i> Thor.	+	+
<i>Laelaps hilaris</i> Koch	+	+
<i>Hyperlaelaps arvalis</i> (Zachv.)	+	
<i>Echinonyssus isabellinus</i> Oudem.	+	+
<i>Eulaelaps stabularis</i> Koch	+	+
<i>Ixodes trianguliceps</i> Bir.	+	

Согласно литературным данным (Бугмырин и др., 2004), гамазиды леммингов были представлены шестью видами, относящимися к трем семействам: *Haemogamasus nidi*, *H. nidiformes* Bregetova, 1956 и *H. ambulans* (Haemogamasidae), *Laelaps hilaris* и *Eulaelaps stabularis* (Laelapidae), а также *Echinonyssus isabellinus* (Hirstionyssidae). Численно преобладали факультативные паразиты рода *Haemogamasus* и облигатный паразит *Echinonyssus isabellinus*. В отличие от Мурманской области, на мысе Картеш на восьми лесных леммингах были найдены иксодовые клещи *Ixodes trianguliceps*, достаточно большое количество гамазовых клещей *Hyperlaelaps arvalis* (ИО 5.75). Клещи *Laelaps hilaris* (ИО 3.75) оказались вторым по численности доминирующим видом. Так, фауны гамазовых и иксодовых клещей лесных леммингов и рыжей европейской полевки севера Карелии оказались очень сходными. Видимо, это связано с тем, что в период массового увеличения численности лесных леммингов они в большей степени контактируют с рыжими полевками в общих биотопах обитания.

В настоящее время в фауне Карелии известно 16 видов семи родов клещей-гамазид из трех семейств. Сборы клещей представлены из пяти пунктов сбора, четыре из которых расположены в южной части Карелии и только один пункт находится в ее северной части. Наиболее полные сборы имеются из Национального парка «Водлозерский» и окрестностей с. Гомсельга, где было установлено обитание 13 видов из шести-семи различных родов (Беспятова, Медведев, 2004; Bespyatova, Bugmyrin, 2006) (табл. 3).

**Таблица 3.** Гамазовые и иксодовые клещи по сборам с мыса Картеш (Лоухский р-н, Карелия) и сведениям по местам сборов в Карелии по литературным источникам

**Table 3.** Gamasids and ixodids collected from Cape Kartesh (Louch district, Karelia) and information on gathering places in Karelia according to literary sources

Эктопаразиты	БС ЗИН РАН (мыс Картеш, Лоухский р-н, Карелия)	Нац. парк «Водлозерский» (Беспятова, Медведев, 2004)	Нац. парк «Паанаярви» (Бугмырин и др., 2003)	Заповедник «Костомукшский» и нац. парк «Дружба» (Бугмырин и др., 2008)	Село Гомсельга и Кондопожский р-н (Bespyatova, Bugmyrin, 2006)
Гамазовые клещи (Gamasina)					
Сем. Laelapidae					
<i>Haemolaelaps casalis</i>		+			
<i>H. dogieli</i>		+			+
<i>Eulaelaps stabularis</i>	+	+	+	+	+
<i>Laelaps clethrionomydis</i>		+			
<i>L. hilaris</i>	+	+	+	+	+

<i>L. micromydes</i>					+
<i>Hyperlaelaps arvalis</i>	+	+	+	+	+
<i>Myonyssus ingricus</i>			+		+
Сем. Haemogamasidae					
<i>Haemogamasus horridus</i>		+		+	+
<i>Hg. nidi</i>	+	+	+	+	+
<i>Hg. nidiformes</i>		+			
<i>Hg. liponyssoides</i>					+
<i>Hg. hirsutus</i>		+			+
<i>Hg. ambulans</i>		+	+	+	+
Сем. Hirstionyssidae					
<i>Echinonyssus isabellinus</i>	+	+	+	+	+
<i>E. eusoricis</i>		+	+	+	+
Иксодовые клещи (Ixodidae)					
<i>Ixodes trianguliceps</i>	+	+	+		+
<i>I. persulcatus</i>		+			+

Наши сборы гамазид, выполненные на территории мыса Каргеш, позволили установить обитание здесь только пяти видов. Все эти виды были обнаружены и в других местах сборов этих клещей в этом Регионе. Таким образом, наши сборы не подтверждают распространение в этой части Карелии еще 11 видов и, в частности, представителей родов *Haemolaelaps* и *Myonyssus*, что будет уточнено в ходе следующих исследований.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за содействие в исследованиях сотрудникам Беломорской биологической станции ЗИН РАН и руководству станции В.Я. Бергеру и А.А. Сухотину.

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: 122031100263-1).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев В.Г. 1969. Фауна и некоторые вопросы экологии гамазовых клещей леммингов на острове Врангеля. Паразитология 3 (6): 493–500. [Beljaev V.G. 1969. Fauna and certain problems of ecology of gamasid mites from lemmings of Vrangal Island. Parazitologiya 3 (6): 493–500. (in Russian)].

- Беспятова Л.А. 1981. О распространении гамазовых клещей мелких млекопитающих на территории Северо-Западной части СССР (Карелия, Мурманская, Архангельская и Вологодская области). Биологические аспекты изучения и рационального использования животного и растительного мира, Рига, 324–325. [Bespyatova L.A. 1981. O rasprostranenii gamazovykh kleshchey melkikh mlekopitayushchikh na territorii Severo-Zapadnoi chasti SSSR (Kareliya, Murmanskaya, Arhangel'skaya i Vologodskaya oblasti). Biologicheskie aspekty izucheniya i ratsionalnogo ispolzovaniya zhivotnogo i rastitelnogo mira, Riga, 324–325. (in Russian)].
- Беспятова Л.А. 1999. Акарофауна мелких млекопитающих южной Карелии. VII Акарологическое совещание, Санкт-Петербург, 10–11. [Bespyatova L.A. 1999. Akarofauna melkikh mlekopitayushchikh yuzhnoi Karelii. VII Akarologicheskoe soveshanie, Sankt-Peterburg, 10–11. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2014. Численность *Ixodes trianguliceps* (Acari: Ixodidae) и роль разных видов мелких млекопитающих в его прокармливание при лесовозобновлении в таежных экосистемах. Актуальные вопросы ветеринарной биологии 1 (21): 40–46. [Bespyatova L.A., Bugmurin S.V. 2014. *Ixodes trianguliceps* (Acari: Ixodidae) abundances and the role of different small mammal species as its hosts in the course of reforestation in boreal ecosystems. Aktualnye voprosy veterinarnoy biologii 1 (21): 40–46. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Медведев С.Г. 2004. Клещи и блохи мелких млекопитающих южной части Национального парка «Водлозерский». Евразийский энтомологический журнал 3 (3): 203–208. [Bespyatova L.A., Medvedev S.G. 2004. Mites, ticks and fleas of small mammals of the southern part of «Vodlozerskii» National Park. Euroasian entomological journal 3 (3): 203–208. (in Russian)].
- Благовещенский Д.И. 1960. Вши (Siphunculata) домашних млекопитающих. М.; Л., Наука, 88 с. [Blagoveshchenskii D.I. 1960. Vshi (Siphunculata) domashnih mlekopitayushchikh. M.; L., Nauka, 88 ss. (in Russian)].
- Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea): краткий определитель. М.; Л., 247 с. [Bregotova N.G. 1956. Gamazovye kleshi (Gamasoidea): kratkii opredelitel. M.; L., 247 pp. (in Russian)].
- Брегетова Н.Г., Вайнштейн Б.А., Кадите Б.А., Королева Е.В., Петрова А.Д., Тихомиров С.И., Щербак Г.И. 1977. Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata. Ленинград, Наука, 716 с. [Bregotova N.G., Vajnshtejn B.A., Kadite B.A., Koroleva E.V., Petrova A.D., Tihomirov S.I., Scherbak G.I. 1977. Opredelitel obitayushchikh v pochve kleshchei Mesostigmata. Leningrad, Nauka, 716 ss. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Беспятова В.С., Аниканова Е.П., Иешко Е.П. 2008. Паразиты мелких млекопитающих парка «Дружба» (Финляндия) и государственного природного заповедника «Костомукшский» (Россия). Петрозаводск. Труды Карельского научного центра РАН 13: 32–40. [Bugmurin S.V., Bespyatova L.A., Anikanova V.S., Ieshko E.P., 2008. Parasites of small mammals in Friendship Park. Petrozavodsk. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAS 13: 32–40. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Бойко Н.С., Беспятова Л.А., Аниканова В.С. 2004. Паразиты лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) Кандалакшского заповедника. Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 15–22 сентября 2004, 360. [Bugmurin S.V., Boyko N.S., Bespyatova L.A., Anikanova V.S. 2004. Parasity lesnogo lemminga (*Myopus schisticolor* Lill.) Kandalakshskogo zapovednika. Sibirskaya zoologicheskaya konferentsiya, posvyashchennya 60-letiyu Instituta sistematiki i ekologii zhivotnykh SO RAN, Novosibirsk 15–22 sentyabrya 2004, 360 pp. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Иешко Е.П., Аниканова В.С., Беспятова Л.А. 2003. К фауне паразитов мелких млекопитающих национальных парков «Паанаярви», «Оуланка». Труды Карельского научного центра Российской академии наук 3: 97–101. [Bugmurin S.V., Ieshko E.P., Anikanova V.S., Bespyatova L.A. 2003. On the fauna of small mammal parasites in the Paanajarvi and Oulanka national parks. Trudi Karelskogo nauchnogo centra RAS 3: 97–101. (in Russian)].

- Волков В.И., Кацко В.И., Долгих А.М., Зарубина В.Н. 1979. Лемминг лесной (*Myopus schisticolor* Lill.) (Mammalia, Rodentia) хребта Мяо-чан и его эктопаразиты // Вестник зоологии 2: 63–65. [Volkov V.I., Katsko V.I., Dolgih A.M., Zarubina V.N. 1979. Lemming lesnoy (*Myopus schisticolor* Lill.) (Mammalia, Rodentia) hrebta Myao-chan i ego ektoparazity. Vestnik zoologii 2: 63–65. (in Russian)].
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: зайцеобразные и грызуны. СПб., 521 с. [Gromov I.M., Erbaeva M.A. 1995. Mlekoopitayushchie fauny Rossii i sopredelnyh territoriy: zayceobraznye i gryzuny. SPb., 521 ss. (in Russian)].
- Гущина А.И., Маршалова Н.А. 1964. Гамазовые клещи грызунов и насекомоядных южных районов Карелии. К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии, М., Л., Наука, 100–105. [Gushchina A.I., Marshalova N.A. 1964. Gamazovye kleshchi gryzunov i nasekomoyadnyh yuzhnyh rayonov Karelii. K prirodnoi ochagovosti parazitarnykh i transmissivnykh zabolevaniy v Karelii, M., L., Nauka, 100–105. (in Russian)].
- Лутта А.С. 1968. *Ixodes trianguliceps* Bir. и его распространение в Карелии. Паразитология 2 (2): 142–150. [Lutta A.S. 1968. *Ixodes trianguliceps* Bir. and its distribution in Karelia. Parazitologiya 2(2): 142–150. (in Russian)].
- Маршалова Н.А. 1964. Гамазовые клещи грызунов и насекомоядных центральной и северной Карелии. Научная конференция по итогам работ Института биологии Петрозаводского государственного университета за 1963 год, Петрозаводск, 138–139. [Marshalova N.A. 1964. Gamazovye kleshchi gryzunov i nasekomoyadnykh tsentralnoy i severnoy Karelii. Nauchnaya konferenciya po itogam rabot Instituta biologii Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta za 1963 god, Petrozavodsk, 138–139. (in Russian)].
- Маршалова Н.А. 1972. Гамазовые клещи (Gamasoidea, Parasitiformes) насекомоядных (Insectivora) Карелии и Мурманской области. Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере, Петрозаводск, 123–132. [Marshalova N.A. 1972. Gamazovye kleshchi (Gamasoidea, Parasitiformes) nasekomoyadnykh (Insectivora) Karelii i Murmanskoy oblasti. Biologicheskie osnovy borby s transmissivnymi i parazitarnymi zabolevaniyami na Severe, Petrozavodsk, 123–132. (in Russian)].
- Маршалова Н.А. 1986. К экологии паразитических гамазовых клещей Карелии и Мурманской области. Хищники и паразиты кровососущих паразитов в условиях Севера. Петрозаводск, 65–80. [Marshalova N.A. 1986. K ekologii paraziticheskikh gamazovykh kleshchei Karelii i Murmanskoy oblasti. Hishchniki i parazity krovososushchih parazitov v usloviyakh Severa. Petrozavodsk, 65–80. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Станюкович М.К. 2022. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих мыса Картеш (Белое море) и особенности распространения их видов на северо-западе европейской части России. Паразитология 56 (2): 91–103. [Medvedev S.G., Stanyukovich M.K. 2022. Fleas (Siphonaptera) of small mammals of the cape Kartesh (the White sea) and distributon of these species in northwestern European Russia. Parazitologiya 56 (2): 91–103. (in Russian)].
- Новожилова Э.Н. 1971. Эктопаразиты мелких млекопитающих и обитатели их гнезд средней тайги Коми АССР. Автореф. ... дис. канд. Биол. наук. 14 с. [Novozhilova E.N. 1971. Ektoparazity melkih mlekoopitayushchih i obitateli ih gnezhd srednei tajgi Komi ASSR.: Avtoref. ... dis. kand. Biol. nauk. 14 ss. (in Russian)].
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. 2012. Млекопитающие России систематико-географический справочник. М., Товарищество научных изданий КМК, 1–604. [Pavlinov I.Y., Lisovsky A.E. 2012. The mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference. Moscow KMK Scientific Press Ltd., 1–604. (in English)].
- Соснина Е.Ф. 1980. *Hoplopleura edentula* (Anoplura, Hoplopleuridae) – паразит полевков рода *Clethrionomys*. Паразитология 14 (3): 215–219. [Sosnina E.F. 1980. *Hoplopleura edentula* (Anoplura, Hoplopleuridae), a parasite of voles of the genus *Clethrionomys*. Parazitologiya 14 (3): 215–219. (in Russian)].
- Станюкович М.К. 2002. Гамазовые клещи (Parasitiformes: Gamasina) рыжей европейской полевки (*Clethrionomys glareolus* Schr., 1780) севера Карелии. Сборник научных работ по материалам II Республиканской научной конференции, Великий Новгород, 27–29 мая 2002, 146–147. [Stanyukovich M.K. 2002. Gamazovye kleshchi (Parasitiformes: Gamasina) ryzej evropeyskoy polevki (*Clethrionomys glareolus* Schr., 1780) severa Karelii. Sbornik nauchnykh rabot po materialam II Respublikanskoy nauchnoy konferentsii, Velikiy Novgorod, 27–29 maya 2002, 146–147. (in Russian)].

Gamazovye kleshi (Parasitiformes: Gamasina) ryzhey evropeyskoy polevki (*Clethrionomys glareolus* Schr., 1780) severa Karelii. Sbornik nauchnih rabot po materialam II Respublikanskoy nauchnoy konferentsii, Velikiy Novgorod, 27–29 May 2002, 146–147. (in Russian)].

Филиппова Н.А. 1997. Фауна СССР. Паукообразные: Т. 4. Вып. 4. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. М., Наука, 412 с. [Filippova N.A. 1997. Fauna SSSR. Paukoobraznye: Tom 4. Vypusk 4. Iksodovye kleshchi podsemejstva Ixodinae. М., Nauka, 412 ss. (in Russian)].

Шульман Р.Е. 1961. К фауне гамазовых клещей с мелких млекопитающих Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР. Вопросы паразитологии Карелии 30: 107–128. [Shulman R.E. 1961. K faune gamazovyh kleshey s melkih mlekopitayushih Karelii 30: 107–128. (in Russian)].

Bespyatova L.A., Bugmurin S.V. 2006. Species diversity of gamasid mites (Parasitiformes, Gamasina) on small mammals from the middle taiga of Karelia. *Acarina* 14 (2): 209–214.

ECTOPARASITES (ACARI: GAMASINA, IXODIDAE; INSECTA: ANOPLURA)  
OF SMALL MAMMALS OF THE CAPE KARTESH  
(BBS ZIN RAS, KARELIA, LOUCH DISTRICT)

M. K. Stanyukovich, D. D. Fedorov

**Keywords:** ectoparasites, Gamasina, Ixodidae, Anoplura, small mammals, Karelia north, Louch district

SUMMARY

Over a number of years (August–September 2001, 2003–2004, 2006–2009, 2011, 2015, and 2019), on the territory and in the vicinity of the White Sea Biological Station (BBS ZIN RAS, Cape Kartesh, Louch district, Karelia), small mammals were collected for ectoparasites. From 504 of 8 species of rodents and insectivores were collected 393 specimens ectoparasites of 18 species (ixodid (1) and gamasid mites (16), lice (1 species)). Ectoparasites were collected from the forest lemming *Myopus schisticolor* (Liljeborg, 1844). According to the literature data on Karelia and the data of the authors, a comparative analysis was carried out.