

## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 56, № 1, 2022

---

|                                                                                                                                                                                                 |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Биоразнообразие перьевых клещей, паразитирующих на воробьинообразных<br>Нижнего Дона, и количественные характеристики заражения                                                                 | 3  |
| <i>Миронов С. В., Забашта А. В., Малышев Л. Л.</i>                                                                                                                                              |    |
| Плотность окрыленных форм оленьей кровососки <i>Lipoptena cervi</i> (Linnaeus, 1758)<br>в различных биотопах и интенсивность заражения основного хозяина<br>на территории Ленинградской области | 35 |
| <i>Седихин Н. В., Дмитриюков А. В.</i>                                                                                                                                                          |    |
| К морфологии личинок слепней (Diptera, Tabanidae)<br>группы <i>Hybomitra</i> (s. str.) <i>bimaculata</i> Macquart Северо-Запада России                                                          | 48 |
| <i>Агасой В. В., Прокофьев В. В.</i>                                                                                                                                                            |    |
| Неспецифичная встречаемость нематод <i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798<br>у щук в реке Хатанге (Море Лаптевых)                                                                           | 71 |
| <i>Чугунова Ю. К.</i>                                                                                                                                                                           |    |
| Эндобионтные инфузории из рубца зубра европейского<br><i>Bison bonasus</i> (Linnaeus, 1758) из Вологодской области России                                                                       | 76 |
| <i>Корнилова О. А., Чистякова Л. В., Гусаров И. В.</i>                                                                                                                                          |    |
| Потери науки<br>Ираклий Ясонович Элиава (23.12.1928, Тбилиси – 30.11.2021, Тбилиси). Некролог                                                                                                   | 85 |
| <i>Рысс А. Ю., Спиридонов С. Э., Зиновьева С. В.</i>                                                                                                                                            |    |

# CONTENTS

---

**Vol. 56, No. 1, 2022**

---

|                                                                                                                                                                                            |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Biodiversity of feather mites parasitizing passerines of the Lower Don and quantitative indices of invasion                                                                                | 3  |
| <i>Mironov S. V., Zabashta A. V., Malyshev L. L.</i>                                                                                                                                       |    |
| Density of winged forms of the deer ked <i>Lipoptena cervi</i> (Linnaeus, 1758) in different biotopes and intensity of infestation of the main host in the territory of Leningrad province | 35 |
| <i>Sedikhin N. V., Dmitryukov A. V.</i>                                                                                                                                                    |    |
| Contribution to larval morphology of horseflies (Diptera, Tabanidae) of the group <i>Hybomitra</i> (s. str.) <i>bimaculata</i> Macquart from Northwestern Russia                           | 48 |
| <i>Agasoi V. V., Prokofiev V. V.</i>                                                                                                                                                       |    |
| Non-specific occurrence of Nematodes <i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798 in pikes of the Khatanga River (The Laptev Sea)                                                             | 71 |
| <i>Chugunova Yu. K.</i>                                                                                                                                                                    |    |
| Endobiotic ciliates from the rumen of the European bison <i>Bison bonasus</i> (Linnaeus, 1758) from the Vologda region of Russia                                                           | 76 |
| <i>Kornilova O. A., Chistyakova L. V., Gusarov I. V.</i>                                                                                                                                   |    |
| Obituary                                                                                                                                                                                   |    |
| Irakli Yasonovich Eliava (December 23, 1928, Tbilisi – November 30, 2021, Tbilisi)                                                                                                         | 85 |
| <i>Ryss A. Y., Spiridonov S. E., Zinovieva S. V.</i>                                                                                                                                       |    |

УДК 595.428

## БИОРАЗНООБРАЗИЕ ПЕРЬЕВЫХ КЛЕЩЕЙ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ НА ВОРОБЬИНООБРАЗНЫХ НИЖНЕГО ДОНА, И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗАРАЖЕНИЯ

© 2022 г. С. В. Миронов<sup>а\*</sup>, А. В. Забашта<sup>б</sup>, Л. Л. Малышев<sup>с</sup>

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

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

<sup>б</sup>Ростовский-на-Дону противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. М. Горького, 117/40, Ростов-на-Дону, 344002 Россия

<sup>с</sup>Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова,

ул. Большая Морская, 42, 44, Санкт-Петербург, 190000 Россия

\*e-mail: sergei.mironov@zin.ru

Поступила в редакцию 14.01.2022 г.

После доработки 21.01.2022 г.

Принята к публикации 24.01.2022 г.

Представлены результаты многолетнего исследования биоразнообразия и количественных показателей инвазии перьевых клещей, паразитирующих на воробьинообразных Нижнего Дона. За период с 2001 по 2019 г. было обследовано 2246 особей воробьинообразных, принадлежащих к 85 видам 47 родов и 23 семейств, что охватывает большую часть видов этого отряда, встречающихся в исследуемом регионе. На 83 видах было обнаружено 86 видов перьевых клещей, принадлежащих к 15 родам семи семейств и двух надсемейств (Analgoidea и Pterolichoidea). Проведен детальный анализ таксономического состава паразитофауны. Среди обнаруженных видов клещей впервые для фауны России зарегистрированы четыре вида: *Proctophyllodes balati* Černý, 1978; *P. remizicola* Černý, 1979; *P. cetti* Badek, Mironov et Dabert, 2008 (Proctophyllodidae) и *Corydolichus calandrellicolus* Mironov et Sayakova, 2001 (Ochrolichidae). Рассмотрен состав фаунистических комплексов перьевых клещей по всем обследованным семействам воробьинообразных и проанализированы их особенности в исследуемом регионе. На основании данных по численности клещей, собранных за многолетний период, для всех обнаруженных видов перьевых клещей представлены статистически обработанные количественные характеристики заражения (экстенсивность и интенсивность инвазии) на каждом виде хозяев.

**Ключевые слова:** Astigmata, Analgoidea, Passeriformes, паразито-хозяинные связи, инвазия

**DOI:** 10.31857/S003118472201001X

Перьевые клещи – группа многообразных и высокоспециализированных клещей-астигмат (Acariformes: Astigmata) – являются постоянными паразитами птиц. В мировой фауне известно более 2500 видов, объединяемых в 36–38 семейств и два надсемейства – Analgoidea и Pterolichoidea (Norton et al., 1993; Gaud, Atyeo, 1996; Mironov, 2003; Proctor, 2003; OConnor, 2009; Миронов, Бочков, 2009; Bochkov, Mironov, 2011;

Миронов, 2016). В пределах паразитических астигмат (Psoroptidia), объединяющих паразитов млекопитающих и птиц, эти надсемейства и представляют собой две независимые филогенетические линии, предки которых перешли к паразитизму на птицах. В настоящее время перьевые клещи были зарегистрированы на всех современных отрядах птиц, выделяемых орнитологами (Gaud, Atyeo, 1996; Proctor, 2003; Mironov, Proctor, 2008). Подавляющее большинство перьевых клещей, как следует из названия, обитает в перьевом покрове птиц, однако представители ряда семейств паразитируют на кожном покрове, а также в респираторной системе этих хозяев. В оперении и на кожных покровах птиц перьевые клещи занимают строго определенные микробиотопы, различающиеся по структуре перьев и микроклиматическим условиям, что требует развития соответствующих морфологических адаптаций, затрагивающих весь внешний облик клещей. На основании комплексов морфологических адаптаций и занимаемых микробиотопов перьевых клещей относят к пяти различным морфозкотипам (Миронов, 1987; Mironov, 1999; Dabert, Mironov, 1999). Перьевые клещи характеризуются высоким уровнем специфичности к хозяевам как на видовом, так и на более высоких таксономических уровнях, и считаются одной из наиболее удобных модельных групп для изучения коэволюционных отношений между паразитами и хозяевами (Gaud, Atyeo, 1982; Dabert, 2005).

Исследования биоразнообразия и разработка их таксономической системы начались в середине 19 века (см. Gaud, Atyeo, 1996; Mironov, 2003). К настоящему времени фауна и распространение перьевых клещей для птиц Европы изучены наиболее подробно по сравнению со всеми остальными континентами, поскольку в ее орнитофауне почти не осталось видов птиц, на которых не были бы отмечены те или иные виды перьевых клещей. Первые обобщающие фаунистические каталоги по перьевым клещам были составлены еще в конце 19 века (Berlese, 1882–1899; Canestrini, Kramer, 1899). Сильнейшим толчком для интенсивного исследования разнообразия перьевых клещей и разработки их таксономической системы послужило появление трехтомной монографии Дубинина (1951, 1953, 1956) из серии «Фауна СССР». Вследствие этого в течение второй половины 20 века для большинства европейских стран было опубликовано более двух десятков работ, содержащих краткие фаунистические списки перьевых клещей в основном с воробьинообразных (Passeriformes), а также с различных водных птиц: Венгрия (Balat, Breuer, 1955), Болгария (Vassilev, 1957, 1959; Василев, 1959, 1960, 1965), Чехия (Lichard, 1962; Černý, 1964, 1977, 1979a, 1979b, 1990), Румыния (Mack-Fira, Cristea, 1962, 1966a, 1966b, 1967, 1968a, 1968b), Польша (Jablonska, 1965, 1970; Dabert, 1997), Швеция (Černý, 1965), Финляндия (Mrciak, Brander, 1967), Швейцария (Černý, 1971; Mironov, 1997), Франция (Gaud, 1974), Норвегия (Mehl, 1979), Германия (Černý, 1980), Белоруссия (Ефремова, 1984), Италия (Walter, Massa, 1987). В течение двух последних десятилетий к этому перечню добавились данные по фауне перьевых клещей Польши (Dabert, 2000), Болгарии (Kolarova, Mitov, 2008), Украины (Кивганов, Черничко, 2007, 2009; Бурдейная, Кивганов, 2009), Словакии (Zamec, Fend'a, 2012) и Голландии (Siepel et al., 2016). Все эти исследования включают довольно ограниченную выборку орнитофауны соответствующих стран. Кроме того, многие из этих работ, особенно опубликованных до 80-х годов, содержат и ошибочные определения, что вносит путаницу в установление круга хозяев того или иного вида клеща. Более точные таксономические сведения по фауне и распростране-



нию ряда таксонов перьевых клещей, обитающих на воробынообразных, приводятся в крупных ревизиях для отдельных родов и семейств, связанных с этими хозяевами (Fain, 1965; Atyeo, Braasch, 1966; Santana, 1976; Faccini, Atyeo, 1981; Gaud, Atyeo, 1985, 1986, 1987; Миронов, 1985, 1989).

Несмотря на появление монографии по фауне перьевых клещей СССР (Дубинин, 1951, 1953, 1956), европейская часть России долгое время оставалась вне поля целенаправленных фаунистических исследований, как в отношении воробынообразных, так и птиц других отрядов, поскольку основное внимание исследователей было перенесено на республики Средней Азии и Закавказья (см. Миронов, 1996а). Для собственно европейской части России перьевые клещи были известны лишь у отдельных видов воробынообразных (скворец, ласточки, врановые) в Ленинградской и Вологодской областях (Догель, Навцевич, 1936; Марков, 1939; Зехнов, 1946, 1948). Позднее фрагментарные данные были приведены для отдельных видов воробынообразных Поволжья (Чернобай, 1969) и Татарии (Садекова, Ахметзянова, 1978). Несколько более полные данные по фауне перьевых клещей, основанные на обследовании около 50% видов воробынообразных, накоплены для юго-запада бывшего СССР (Шумило, Лоянич, 1968; Шумило, Тихон, 1972; Шумило, Миронов, 1983а, 1987). Наиболее подробные сведения по фауне перьевых клещей европейской части России к настоящему времени имелись только для Северо-Запада (Миронов, 1996а). В результате этого многолетнего исследования было обследовано 90 видов воробынообразных (или около 85% видов этого отряда в регионе), на которых было зарегистрировано 118 видов перьевых клещей.

В настоящей работе представлены результаты многолетнего исследования перьевых клещей, обитающих на воробынообразных Нижнего Дона, дана оценка состава фауны и фаунистических комплексов паразитов, связанных с различными таксономическими группировками хозяев, и приведены количественные характеристики инвазии для всех обнаруженных видов клещей.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отловы и паразитологическое обследование птиц проводились А.В. Забаштой круглогодично в период 2001–2020 годов на юго-западе Ростовской области (Россия), преимущественно в окрестностях г. Ростова-на-Дону. Эти работы велись в рамках комплексного лабораторного исследования птиц на патогены и наличие эктопаразитов, проводившегося в Ростовском-на-Дону противочумном институте Роспотребнадзора. Сбор перьевых клещей и других эктопаразитов осуществлялся только с птиц, погибших в процессе этих отловов. Кроме этого, были обследованы птицы, сбитые автотранспортом на дорогах и погибшие при столкновении с воздушными судами на территории бывшего аэродрома гражданской авиации Ростова-на-Дону. Отлов птиц осуществляли по соответствующим официальным разрешениям Министерства природных ресурсов и экологии Ростовской области.

Сбор и учет перьевых клещей осуществлялся в лаборатории под стереомикроскопом (МБС-9, МБС-10) на увеличениях  $\times 7 - \times 10$  с помощью препаровальных игл или тонкого пинцета. При исследовании птиц на наличие эктопаразитов обнаруженных перьевых клещей и паразитических насекомых (пухоеды, блохи, мухи-кровососки) помещали в пробирки с 70% этанолом. Поскольку численность перьевых клещей, особенно на крупных видах птиц, нередко достигала нескольких сотен, а иногда и тысяч, с каждого типа оперения собирали небольшую выборку (до 100 экз.) для последующего определения. Подсчет клещей, обитающих в маховом и рулевом оперении, вели только на перьях одного крыла и на половине рулевых перьев хвоста. Учитывая, что клещи достаточно свободно перемещаются

в пределах свойственного им микробиотопа, при определении общего числа клещей на особи принимали допущение, что их число на правой и левой сторонах должно быть приблизительно одинаковым (Миронов, 2000), поэтому при статистической обработке показателей данные, полученные для одной стороны, удваивали. Подсчет перьевых клещей, обитающих на контурном и пуховом оперении, проводили на всем оперении тела, при их низкой численности – с точностью до десятков, а при очень высокой численности – до сотен.

Для определения материала, которое проводили в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург, Россия), перьевых клещей заключали в постоянные препараты в жидкости Хоера (Hoyer's medium) по стандартной методике для мелких клещей (Krantz, Walter, 2009). Все материалы, использованные для диагностики клещей, хранятся в ЗИН РАН.

Обработку данных по инвазии перьевыми клещами проводили с использованием программного пакета Statistica 12.0. Для всех обнаруженных видов клещей приведены статистически обработанные показатели инвазии на каждом из свойственных им видов хозяев – экстенсивность (ЭИ) и интенсивность инвазии (ИИ), минимальные и максимальные величины заражения. При этом анализ показателей инвазии основан на данных, которые были собраны в разные сезоны и в течение нескольких лет. Поэтому для этих видов клещей полученные показатели инвазии дают самую общую картину, без учета сезонных колебаний в течение года, обусловленных климатическими условиями, а также без учета пола и возраста хозяев. Русские и латинские названия птиц даны по списку видов Северной Евразии (Коблик, Архипов, 2014).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Таксономическое разнообразие

За период с 2001 по 2019 гг. на территории Нижнего Дона было обследовано 2246 особей воробьинообразных, принадлежащих к 85 видам 47 родов и 23 семейств. Подавляющее большинство обследованных видов воробьинообразных оказалось заражено одним видом, а чаще несколькими видами перьевых клещей. Не были обнаружены перьевые клещи только у двух видов, иволги *Oriolus oriolus* и каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina*. На остальных видах птиц было зарегистрировано 86 видов перьевых клещей, принадлежащих к 15 родам семи семейств. Систематический список обнаруженных видов клещей и их хозяева в исследуемом регионе представлены в табл. 1. Ниже нами рассмотрены таксономический состав обнаруженных видов клещей и особенности их распространения у воробьинообразных.

В целом выявленная фауна перьевых клещей очень сходна с таковой, характерной для соответствующих видов птиц в тех или иных странах Западной Европы, а также Северо-Запада России (Миронов, 1996а; Mironov, 1997). Следует отметить, среди обнаруженных клещей впервые для фауны России зарегистрированы следующие виды: *Proctophyllodes balati* Černý, 1978 с усатой синицы *Panurus biarmicus*, *Pr. remizicola* Černý, 1979 с ремеза *Remiz pendulinus*, *Pr. cetti* Badek, Mironov et Dabert, 2008 с соловьиной широкохвостки *Cettia cetti* и *Corydolichus calandrellicolus* Mironov et Sayakova, 2001 с малого жаворонка *Calandrella brachydactyla*. Кроме этого, два вида – *Analges* sp. с зарянки *Erithacus rubecula* и *Trouessartia* sp. с *Cettia cetti* – представляют собой, по предварительной оценке, новые для науки и будут описаны в отдельных публикациях.

Подавляющее большинство перьевых клещей (84 вида), обнаруженных на воробьинообразных, относится к надсем. Analgoidea и представлено клещами пяти семейств – Analgidae, Proctophyllodidae, Psoroptoididae, Pteronyssidae и Trouessartiidae. Два остальных вида принадлежат к семействам Gabuciniidae и Ochrolichidae, относя-

щихся к надсем. Pterolichoidea. Среди этих семейств только представители семейств Analgidae и Psoroptoididae являются обитателями пухового и контурного оперения тела и на основании комплекса морфологических адаптаций и занимаемого в оперении микробиотопа относятся к анальгоидному морфоэкотипу (Миронов, 1987; Mironov, 1999; Dabert, Mironov, 1999). Клещи остальных пяти семейств являются типичными обитателями микробиотопов, образованных перьями с крупными и плотными опахалами (маховые и кроющие перья крыла, рулевые перья), и относятся к проктофиллоидному морфоэкотипу.

Семейство Analgidae имеет очень широкое распространение по различным отрядам птиц, начиная с таких как киви (Apterigiformes) и заканчивая воробьинообразными (Gaud, Atyeo, 1996; Proctor, 2003). Клещи подсемейства Analginae, к которому относится большинство найденных нами видов этого семейства, распространены преимущественно на воробьинообразных, и только один небольшой род *Pelecypopus* Gaud, 1988 специфичен медоуказчикам (Piciformes: Indicatoridae). На воробьинообразных исследуемого региона семейство представлено двумя родами – *Analges* Nitzsch, 1818 (Analginae) и *Strelkoviacarus* Dubinin, 1953 (Anomalginae). Род *Analges* является самым крупным в подсемействе, распространен в основном на высших воробьинообразных инфраотряда Passerida и наиболее многочисленно представлен в Голарктике (Mironov, 2019; Dabert et al., 2021). В исследуемом регионе род *Analges* представлен 14 видами, большинство из которых стеноксенные, т.е. связаны с видами одного или нескольких близких родов птиц. Только два из обнаруженных видов этого рода можно отнести к поликсенным, распространённым на представителях нескольких далеких друг от друга родов или даже разных семейств хозяев. Например, *A. passerinus* встречается на вьюрковых птицах подсемейств Fringillinae и Carduelinae, а *A. unidentatus* обитает на представителях родов *Ficedula*, *Muscicapa* и *Phoenicurus* (Muscicapidae) (Миронов, 1985, 1996а). Недавние исследования на основе молекулярных данных подтвердили, что *A. passerinus* и *A. unidentatus* являются филогенетически цельными, а не комплексом узкоспецифичных криптических видов (Dabert et al., 2021).

Следует отметить, что клещи близкого рода *Anhemialges* Gaud, 1958, также широко распространенного на птицах инфраотряда Passerida в Палеарктическом регионе, нами не обнаружены, однако его нахождение крайне вероятно на ласточках (Hirundinidae) и камышековых (Acrocephalidae), на которых его представители были зарегистрированы в Западной Европе и на Северо-Западе России (Миронов, 1996а; Mironov, 2009b; Kolarova, 2010).

Подсемейство Anomalginae представлено только видом *Strelkoviacarus quadratus*. Важной экологической особенностью этого вида, как и остальных представителей этого небольшого подсемейства, является крайне широкий спектр его хозяев. Для *S. quadratus* в качестве хозяев зарегистрированы не только воробьинообразные разных семейств, но и дятлообразные (Piciformes) (Дубинин, 1953). Многообразие хозяев, несомненно, обусловлено тем, что самки клещей рода *Strelkoviacarus* факультативно форезируют на мухах-кровососках сем. Hippoboscidae, специализирующихся на птицах (Дубинин, 1953; Hill et al., 1967; Миронов, 1996а). В исследуемом регионе *S. quadratus* отмечен на девяти видах хозяев из семейств Paridae, Phylloscopidae, Regulidae и Sylviidae (табл. 1).

**Таблица 1.** Систематический список перьевых клещей воробьинообразных Нижнего Дона  
**Table 1.** Systematic checklist of feather mites associated with passerines of the Lower Don

| Таксоны клещей                                       | Семейство птиц | Вид птиц                         |
|------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------|
| ANALGIDAE Trouessart et Mégnin, 1884                 |                |                                  |
| <b>Analginae</b> Trouessart et Mégnin, 1884          |                |                                  |
| <i>Analges</i> Nitzsch, 1818                         |                |                                  |
| <i>Analges anthi</i> Mironov, 1985                   | Motacillidae   | <i>Anthus trivialis</i>          |
| <i>A. berlesei</i> Mironov, 1985                     | Acrocephalidae | <i>Acrocephalus arundinaceus</i> |
| <i>A. bidentatus</i> Giebel, 1871                    | Prunellidae    | <i>Prunella modularis</i>        |
| <i>A. dubinini</i> Mironov, 1985                     | Panuridae      | <i>Panurus biarmicus</i>         |
| <i>A. longispinosus</i> Tyrrell, 1882                | Calcariidae    | <i>Plectrophenax nivalis</i>     |
| <i>A. mucronatus</i> (Buchholz, 1869)                | Paridae        | <i>Cyanistes caeruleus</i>       |
| “                                                    | Paridae        | <i>Parus major</i>               |
| <i>A. nitzschi</i> Haller, 1878                      | Emberizidae    | <i>Emberiza calandra</i>         |
| “                                                    | Emberizidae    | <i>E. citrinella</i>             |
| “                                                    | Emberizidae    | <i>E. hortulana</i>              |
| <i>A. opisthstriatus</i> Mironov, 1985               | Acrocephalidae | <i>Acrocephalus palustris</i>    |
| <i>A. oscinum</i> (Koch, 1841)                       | Motacillidae   | <i>Motacilla flava flava</i>     |
| “                                                    | Motacillidae   | <i>Motacilla flava feldegg</i>   |
| <i>A. passerinus</i> (Linnaeus, 1758)                | Fringillidae   | <i>Carduelis carduelis</i>       |
| “                                                    | Fringillidae   | <i>Fringilla coelebs</i>         |
| “                                                    | Fringillidae   | <i>Fringilla montifringilla</i>  |
| “                                                    | Fringillidae   | <i>Spinus spinus</i>             |
| <i>A. spiniger</i> Giebel, 1871                      | Sylviidae      | <i>Sylvia communis</i>           |
| <i>A. tergisetis</i> (Grube, 1859)                   | Corvidae       | <i>Coloeus monedula</i>          |
| <i>A. tridentulatus</i> Haller, 1882                 | Alaudidae      | <i>Alauda arvensis</i>           |
| “                                                    | Alaudidae      | <i>Galerida cristata</i>         |
| <i>A. turdinus</i> Mironov, 1985                     | Turdidae       | <i>Turdus pilaris</i>            |
| <i>A. unidentatus</i> Berlese, 1886                  | Muscicapidae   | <i>Ficedula parva</i>            |
| “                                                    | Muscicapidae   | <i>Phoenicurus ochruros</i>      |
| <i>Analges</i> sp.                                   | Muscicapidae   | <i>Erithacus rubecula</i>        |
| <b>Anomalginae</b> Gaud et Atyeo, 1982               |                |                                  |
| <b>Strelkoviacar</b> Dubinin, 1953                   |                |                                  |
| <i>Strelkoviacar</i> <i>quadratus</i> (Haller, 1882) | Paridae        | <i>Cyanistes caeruleus</i>       |
| “                                                    | Paridae        | <i>Parus major</i>               |
| “                                                    | Regulidae      | <i>Regulus regulus</i>           |
| “                                                    | Sylviidae      | <i>Sylvia atricapilla</i>        |
| “                                                    | Sylviidae      | <i>Sylvia borin</i>              |
| “                                                    | Sylviidae      | <i>Sylvia communis</i>           |
| “                                                    | Phylloscopidae | <i>Phylloscopus collybita</i>    |
| “                                                    | Phylloscopidae | <i>Phylloscopus sibilatrix</i>   |
| “                                                    | Phylloscopidae | <i>Phylloscopus trochilus</i>    |

|                                                     |                |                                  |
|-----------------------------------------------------|----------------|----------------------------------|
| PSOROPTOIDIDAE Gaud, 1958                           |                |                                  |
| <b>Pandalurinae</b> Gaud et Atyeo, 1982             |                |                                  |
| <b>Mesalgoides</b> Gaud et Atyeo, 1967              |                |                                  |
| <i>Mesalgoides megnini</i>                          | Fringillidae   | <i>Chloris chloris</i>           |
| PTERONYSSIDAE Oudemans, 1941                        |                |                                  |
| <b>Pteronyssoides</b> Hull, 1931                    |                |                                  |
| <i>Pteronyssoides striatus</i> (Robin, 1877)        |                |                                  |
| <i>Pteronyssoides parinus</i> (Koch, 1841)          | Paridae        | <i>Cyanistes caeruleus</i>       |
| <b>Scutulanysus</b> Mironov, 1985                   |                |                                  |
| <i>Scutulanysus hirundicola</i> Mironov, 1985       | Hirundinidae   | <i>Hirundo rustica</i>           |
| <i>Scutulanysus obscurus</i> (Berlese, 1884)        | Hirundinidae   | <i>Delichon urbicum</i>          |
| “                                                   | Hirundinidae   | <i>Riparia riparia</i>           |
| <i>Scutulanysus ottiki</i>                          | Hirundinidae   | <i>Delichon urbicum</i>          |
| (Chirov et Mironov, 1983)                           |                |                                  |
| <b>Sturnotrogus</b> Mironov, 1989                   |                |                                  |
| <i>Sturnotrogus truncatus</i> (Trouessart, 1885)    | Sturnidae      | <i>Sturnus vulgaris</i>          |
| TROUESSARTIIDAE Gaud, 1957                          |                |                                  |
| <b>Trouessartia</b> Canestrinin, 1899               |                |                                  |
| <i>Trouessartia bifurcata</i> (Trouessart, 1884)    | Acrocephalidae | <i>Acrocephalus agricola</i>     |
| “                                                   | Acrocephalidae | <i>Ac. palustris</i>             |
| “                                                   | Acrocephalidae | <i>Ac. scirpaceus</i>            |
| <i>Trouessartia jedliczkai</i>                      | Motacillidae   | <i>M. flava flava</i>            |
| (Zimmermann, 1894)                                  |                |                                  |
| “                                                   | Motacillidae   | <i>M. flava feldegg</i>          |
| <i>Trouessartia kratochvili</i> Černý, 1979         | Locustellidae  | <i>Locustella luscinioides</i>   |
| <i>Trouessartia microcaudata</i> Mironov, 1983      | Hirundinidae   | <i>Hirundo rustica</i>           |
| <i>Trouessartia minutipes</i> (Berlese, 1886)       | Hirundinidae   | <i>Delichon urbicum</i>          |
| <i>Trouessartia gladiifera</i> Gaud et Atyeo, 1986  | Hirundinidae   | <i>Delichon urbicum</i>          |
| <i>Trouessartia ripariae</i> Mironov, 1983          | Hirundinidae   | <i>Riparia riparia</i>           |
| <i>Trouessartia rosterii</i> (Berlese, 1886)        | Sturnidae      | <i>Sturnus vulgaris</i>          |
| <i>Trouessartia reguli</i> Mironov, 1983            | Regulidae      | <i>Regulus regulus</i>           |
| <i>Trouessartia rubecula</i> Jablonska, 1968        | Muscicapidae   | <i>Erithacus rubecula</i>        |
| <i>Trouessartia swidwiensis</i> Jablonska, 1968     | Muscicapidae   | <i>Luscinia luscinia</i>         |
| “                                                   | Muscicapidae   | <i>L. svecica</i>                |
| <i>Trouessartia trouessarti</i> Oudemans, 1904      | Acrocephalidae | <i>Acrocephalus arundinaceus</i> |
| <i>Trouessartia</i> sp.                             | Cettiidae      | <i>Cettia cetti</i>              |
| PROCTOPHYLLODIDAE Trouessart et Mégnin, 1884        |                |                                  |
| <b>Proctophyllodinae</b> Trouessart et Mégnin, 1884 |                |                                  |
| <b>Proctophyllodes</b> Robin, 1868                  |                |                                  |
| <i>Proctophyllodes acanthicaulus</i> Gaud, 1957     | Muscicapidae   | <i>Muscicapa striata</i>         |

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

| Таксоны клещей                                  | Семейство птиц | Вид птиц                                       |
|-------------------------------------------------|----------------|------------------------------------------------|
| <i>P. anthi</i> Vitzthum, 1922                  | Motacillidae   | <i>Anthus campestris</i>                       |
| “                                               | Motacillidae   | <i>An. cervinus</i>                            |
| “                                               | Motacillidae   | <i>An. pratensis</i>                           |
| “                                               | Motacillidae   | <i>An. trivialis</i>                           |
| <i>P. balati</i> Černý, 1967*                   | Panuridae      | <i>Panurus biarmicus</i>                       |
| <i>P. carpodacinus</i> Chirov et Mironov, 1984  | Fringillidae   | <i>Carpodacus erythrinus</i>                   |
| <i>P. caulifer</i> Trouessart, 1886             | Muscicapidae   | <i>Luscinia svecica</i>                        |
| <i>P. cetti</i> Badek, Mironov et Dabert, 2008* | Cettiidae      | <i>Cettia cetti</i>                            |
| <i>P. ciae</i> Bauer, 1939                      | Emberizidae    | <i>Emberiza citrinella</i>                     |
| “                                               | Emberizidae    | <i>E. melanocephala</i>                        |
| <i>P. clavatus</i> Fritsch, 1961                | Sylviidae      | <i>Sylvia borin</i>                            |
| “                                               | Sylviidae      | <i>S. communis</i>                             |
| “                                               | Sylviidae      | <i>S. curruca</i>                              |
| “                                               | Sylviidae      | <i>S. nisoria</i>                              |
| <i>P. corvorum</i> Vitzthum, 1922               | Corvidae       | <i>Coloeus monedula</i>                        |
| <i>P. cotyledon</i> Trouessart, 1899            | Muscicapidae   | <i>Phoenicurus ochruros</i>                    |
| <i>P. detruncatus</i> Oudemans, 1905            | Corvidae       | <i>Corvus cornix</i>                           |
| “                                               | Corvidae       | <i>C. frugilegus</i>                           |
| “                                               | Corvidae       | <i>Coloeus monedula</i>                        |
| <i>P. doleophyes</i> Gaud, 1957                 | Phylloscopidae | <i>Phylloscopus collybita</i>                  |
| “                                               | Phylloscopidae | <i>Ph. sibilatrix</i>                          |
| “                                               | Phylloscopidae | <i>Ph. trochiloides</i>                        |
| “                                               | Phylloscopidae | <i>Ph. trochilus</i>                           |
| “                                               | Muscicapidae   | <i>Ficedula albicollis</i>                     |
| “                                               | Muscicapidae   | <i>F. hypoleuca</i>                            |
| “                                               | Muscicapidae   | <i>F. parva</i>                                |
| <i>P. emberizae</i> Atyeo et Vassilev, 1964     | Emberizidae    | <i>Emberiza hortulana</i>                      |
| <i>P. fuchsi</i> Mironov, 1996                  | Fringillidea   | <i>Coccothraustes</i><br><i>coccothraustes</i> |
| <i>P. glandarinus</i> (Koch, 1841)              | Corvidae       | <i>Garrulus glandarius</i>                     |
| <i>P. hipposideros</i> Gaud, 1953               | Muscicapidae   | <i>Oenanthe oenanthe</i>                       |
| “                                               | Muscicapidae   | <i>O. pleschanka</i>                           |
| “                                               | Muscicapidae   | <i>Saxicola rubetra</i>                        |
| “                                               | Muscicapidae   | <i>S. torquatus</i>                            |
| <i>P. leptocaulus</i> Gaud, 1957                | Laniidae       | <i>Lanius collurio</i>                         |
| “                                               | Laniidae       | <i>L. minor</i>                                |
| <i>P. locustellae</i> Chrov et Mironov, 1987    | Locustellidae  | <i>Locustella liscinioides</i>                 |
| <i>P. mesocaulus</i> Mack-Fira et Cristea, 1968 | Muscicapidae   | <i>Phoenicurus phoenicurus</i>                 |

|                                                     |                |                                 |
|-----------------------------------------------------|----------------|---------------------------------|
| <i>P. microcaulus</i> Gaud, 1957                    | Alaudidae      | <i>Eremophila alpestris</i>     |
| “                                                   | Alaudidae      | <i>Melanocorypha calandra</i>   |
| <i>P. miliariae</i> Gaud, 1957                      | Emberizidae    | <i>Emberiza calandra</i>        |
| <i>P. motacillae</i> Gaud, 1953                     | Motacillidae   | <i>Motacilla alba</i>           |
|                                                     | Motacillidae   | <i>M. flava flava</i>           |
|                                                     | Motacillidae   | <i>M. flava feldegg</i>         |
| <i>P. musicus</i> Vitzthum, 1922                    | Turdidae       | <i>T. iliacus</i>               |
| “                                                   | Turdidae       | <i>T. merula</i>                |
| “                                                   | Turdidae       | <i>T. philomelos</i>            |
| “                                                   | Turdidae       | <i>T. pilaris</i>               |
| <i>P. picae</i> (Koch, 1841)                        | Corvidae       | <i>Pica pica</i>                |
| <i>P. pinnatus</i> (Nitzsch, 1818)                  | Fringillidae   | <i>Carduelis carduelis</i>      |
| “                                                   | Fringillidae   | <i>Chloris chloris</i>          |
| “                                                   | Fringillidae   | <i>Linaria cannabina</i>        |
| <i>P. plectrophenax</i> Mironov, 2012               | Calcariidae    | <i>Plectrophenax nivalis</i>    |
| <i>P. poliandrius</i> Vitzthum, 1922                | Laniidae       | <i>Lanius excubitor</i>         |
| <i>P. poublani</i> Gaud, 1957                       | Motacillidae   | <i>Anthus pratensis</i>         |
| <i>P. reguli</i> Gaud, 1957                         | Regulidae      | <i>Regulus regulus</i>          |
| <i>P. remizicola</i> Cerny, 1979*                   | Remizidae      | <i>Remiz pendulinus</i>         |
| <i>P. rubeculinus</i> (Koch, 1841)                  | Muscicapidae   | <i>Erithacus rubecula</i>       |
| <i>P. schoenicli</i> Atyeo et Braasch, 1966         | Emberizidae    | <i>Emberiza schoeniclus</i>     |
| <i>P. spini</i> Atyeo et Braasch, 1966              | Fringillidae   | <i>Spinus spinus</i>            |
| <i>P. stylifer</i> (Buchholz, 1869)                 | Paridae        | <i>Cyanistes caeruleus</i>      |
| “                                                   | Paridae        | <i>Parus major</i>              |
| <i>P. sylviae</i> Gaud, 1957                        | Sylviidae      | <i>Sylvia atricapilla</i>       |
| <i>P. tenericaulus</i> Atyeo et Vassilev, 1964      | Turdidae       | <i>Turdus viscivorus</i>        |
| <i>P. truncatus</i> Robin, 1877                     | Passeridae     | <i>Passer domesticus</i>        |
| “                                                   | Passeridae     | <i>P. montanus</i>              |
| <i>P. vassilevi</i> Atyeo et Peterson, 1966         | Acrocephalidae | <i>Acrocephalus agricola</i>    |
| “                                                   | Acrocephalidae | <i>Ac. dumetorum</i>            |
| “                                                   | Acrocephalidae | <i>Ac. palustris</i>            |
| “                                                   | Acrocephalidae | <i>Ac.s scirpaceus</i>          |
| <b><i>Monojoubertia</i></b> Radford, 1950           |                |                                 |
| <i>Monojoubertia microphylla</i> (Robin, 1877)      | Fringillidae   | <i>Fringilla coelebs</i>        |
| “                                                   | Fringillidae   | <i>Coccothraustes</i>           |
|                                                     |                | <i>coccothraustes</i>           |
| <i>M. hemiphylla</i> (Robin, 1877)                  | Fringillidae   | <i>Fringilla montifringilla</i> |
| <b><i>Joubertophyllodes</i></b> Atyeo et Gaud, 1971 |                |                                 |
| <i>Joubertophyllodes modularis</i>                  |                |                                 |
| (Berlese, 1894)                                     | Prunellidae    | <i>Prunella modularis</i>       |
| <b>Pterodectinae</b> Park et Atyeo, 1971            |                |                                 |
| <b><i>Pterodectes</i></b> Robin, 1877               |                |                                 |



Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

| Таксоны клещей                                                  | Семейство птиц | Вид птиц                         |
|-----------------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------|
| <i>Pterodectes rutilus</i> (Robin, 1877)                        | Hirundinidae   | <i>Hirundo rustica</i>           |
| <i>Alaudicola</i> Mironov, 1996                                 |                |                                  |
| <i>Alaudicola bilobata</i> (Robin, 1868)                        | Alaudidae      | <i>Alauda arvensis</i>           |
| “                                                               | Alaudidae      | <i>Al. leucoptera</i>            |
| “                                                               | Alaudidae      | <i>Galerida cristata</i>         |
| <i>Al. bureschi</i> (Vassilev, 1958)                            | Alaudidae      | <i>Lullula arbores</i>           |
| <i>Al. eremophila</i> Mironov et Galloway, 2021                 | Alaudidae      | <i>Eremophila alpestris</i>      |
| <i>Al. rosickyi</i> Černý, 1963                                 | Muscicapidae   | <i>Oenanthe pleschanka</i>       |
| <b><i>Dolichodectes</i></b> Park et Atyeo, 1971                 |                |                                  |
| <i>Dolichodectes edwardsi</i> (Trouessart, 1885)                | Acrocephalidae | <i>Acrocephalus arundinaceus</i> |
| GABUCINIIDAE Gaud et Atyeo, 1975                                |                |                                  |
| <b><i>Gabucinia</i></b> Oudemans, 1905                          |                |                                  |
| <i>Gabucinia delibata</i> Robin, 1877                           | Corvidae       | <i>Corvus corax</i>              |
| “                                                               | Corvidae       | <i>C. cornix</i>                 |
| “                                                               | Corvidae       | <i>C. frugilegus</i>             |
| “                                                               | Corvidae       | <i>Coloeus monedula</i>          |
| OCHROLICHIDAE Gaud et Atyeo, 1978                               |                |                                  |
| <b><i>Corydolichus</i></b> Gaud, 1966                           |                |                                  |
| <i>Corydolichus calandrellicolus</i> Mironov et Sayakova, 2001* | Alaudidae      | <i>Calandrella brachydactyla</i> |

Примечание. \* – Новый вид для фауны России.

Семейство Psoroptoididae тоже имеет широкое распространение по отрядам птиц, обитая на представителях Paleognathae и Neognathae (Gaud, Atyeo, 1996; Proctor, 2003). В подсемействе Pandalurinae только род *Mesalgoides*, насчитывающий около 15 видов, специфичен воробьинообразным и встречается в основном на представителях инфраотряда Passerida (Gaud, Atyeo, 1967; Mironov et al., 2018; Wang et al., 2020). На воробьинообразных Европы известно четыре вида этого рода с вьюрковых подсемейства Carduelinae (Fringillidae) (Миронов, 1996a; Mironov et al., 2018); в исследуемом регионе нами обнаружен только *Mesalgoides megnini* на наиболее обычном хозяине этого вида – зеленушке *Chloris chloris*.

Семейство Pteronyssidae распространено на воробьинообразных и дятлообразных, причем каждому отряду хозяев специфична определённая группа родов; только один род *Cleystobius* Gaud, 1981 специфичен лесным удодам (Bucerotiformes: Phoeniculidae) (Faccini, Atyeo, 1981; Mironov, Wauthy, 2005). В исследуемом регионе обнаружены представители трех родов *Pteronyssoides* Hull, 1931, *Scutulanysus* Mironov, 1985 и *Sturnotrogus* Mironov, 1989. Род *Pteronyssoides*, самый крупный в семействе, насчитывает более 30 видов и широко, но хаотично распространен по воробьинообразным инфраотряда Passerida (Mironov, Wauthy, 2005). Экологическое своеобразие данного рода проявляется в локализации на оперении крыла. Клещи рода *Pteronyssoides*,



в отличие от остальных родов семейства и большинства перьевых клещей, обитающих на перьях крыльев, локализуются в основании больших верхних кроющих перьев крыла, причем вне коридоров вентральной поверхности опахала (Миронов, 1985, 1987, 1989). Подобная локализация обусловлена относительно крупными размерами клещей, что не позволяет имаго и нимфальным стадиям помещаться в коридорах между бородками опахала. В регионе обнаружено два вида – на зяблике *Fringilla coelebs* и лазоревке *Cyanistes caeruleus*.

Род *Scutulanysus*, насчитывающий в настоящее время около 15 видов, специфичен ласточкам (Hirundinidae) (Миронов, 1985, 1989; Gaud, Atyeo, 1985; Mironov, Galloway, 2006). Для многих видов ласточек характерно совместное обитание пары специфичных видов рода *Scutulanysus*, и в таких случаях один из видов занимает внутреннюю (т.е. направленную к телу) часть опахала маховых перьев, а другой вид – наружную часть (Миронов, 1985; Dabert, Mironov, 1999). В исследуемом регионе на трех обследованных видах ласточек – деревенской ласточке, воронке и береговушке – обнаружено три вида этого рода. В отношении воронка *Delichon urbicum* следует отметить, что на этом виде в пределах всего евразийского ареала известны три вида рода *Scutulanysus*. При этом два вида – *Scutulanysus obscurus* и *S. delichonum* – обитают совместно на одних особях в основном в европейской части ареала воронка. При этом *Scutulanysus obscurus* занимает в основном внутреннюю часть опахала, а *S. delichonum* – локализуется только на наружной. Третий вид – *S. ottuki* – распространен в основном в азиатской части ареала воронка, способен занимать обе стороны опахала и совместно с двумя другими видами рода *Scutulanysus* на одних особях хозяина не встречается (Миронов, 1989; Dabert, Mironov, 1999). *Scutulanysus delichonum* на обследованных нами воронках не был зарегистрирован, возможно в связи с очень низкой численностью, обусловленной обитанием на наружной части опахала. Два обнаруженных нами вида – *S. obscurus* и *S. ottuki* – на этом виде ласточек всегда встречались только на различных особях хозяина. Это может свидетельствовать о том, что в исследуемом регионе популяция воронка имеет смешанное происхождение, или в конце летнего сезона появляются особи птиц из других популяций.

Род *Sturnotrogus*, насчитывающий 13 видов, специфичен скворцовым (Sturnidae) (Миронов, 1989). В исследуемом регионе на обыкновенном скворце обнаружен *Sturnotrogus truncatus*, распространенный на скворцах рода *Sturnus* в Европе и западной части Азии (Mironov, Wauthy, 2006).

Семейство Trouessartiidae, насчитывающее около 170 видов, – одно из самых многочисленных среди перьевых клещей, характерно для воробьинообразных, но отдельные его роды связаны с дятлообразными, ракшеобразными и козодоеобразными (Orwig, 1968; Santana, 1976). Своеобразием размещения клещей этого семейства в оперении является локализация имаго и тритонимф преимущественно на дорсальной поверхности маховых и рулевых перьев вне коридоров, образованных бородками опахал (Миронов, 1983а, 1987, 2016; Dabert, Mironov, 1999). Личинки и протонимфы обычно локализуются на опахалах контурных перьев тела. На исследованных птицах это семейство представлено родом *Trouessartia*, самым многочисленным родом семейства, насчитывающим более 140 видов и широко распространенным как по низшим (suboscines), так и высшим (oscines) воробьинообразным (Santana, 1976; Mironov, Galloway, 2019; Mironov, Chandler, 2020). Структура рода недостаточно ясна, однако приблизительно 3/4 его видов объединены в группы видов, характеризующихся уникальными комбинациями морфологическими черт и специфичностью к определённым

семействам воробьинообразных. В исследуемом регионе 13 видов рода *Trouessartia* обнаружены на 15 видах птиц шести семейств (табл. 1). Большинство этих видов моноксенны или стеноксенны, т.е. связаны с одним видом или с несколькими видами одного рода хозяев. На ласточковых (Hirundinidae) клещи рода *Trouessartia*, как и клещи рода *Scutulanysus*, часто представлены парой сосуществующих видов, причем не близкородственных между собой, а принадлежащих к филогенетически далеким группам *appendiculata* и *minutipes* (Gaud, Atyeo, 1986, 1987; Mironov, Galloway, 2019). Хотя виды обеих групп обитают в одном микробиотопе, по-видимому, им удастся избежать конкуренции за счет значительных размерных различий, виды группы *appendiculata* примерно в полтора раза крупнее соответствующих видов из группы *minutipes*. На исследованных ласточках пара таких сосуществующих видов – *Trouessartia gladiifera* (гр. *appendiculata*) и *T. minutipes* (гр. *minutipes*) – обнаружена только у воронка; на двух других видах – деревенской ласточке и береговушке – обнаружены только виды группы *minutipes*, *T. microcaudata* и *T. ripariae*, соответственно.

Семейство Proctophyllodidae, насчитывающее более 500 видов, – самое крупное среди перьевых клещей. Оно подразделяется на два приблизительно равных по числу видов подсемейства – Proctophyllodidae и Pterodectinae. Первое распространено почти исключительно на воробьинообразных, второе – также широко распространено и на колибри (Apodiformes: Trochilidae) (Park, Atyeo, 1971; Mironov, 2009a; Hernandes, Valim, 2014).

На воробьинообразных исследуемого региона большинство представителей этого семейства принадлежит к роду *Proctophyllodes* (Proctophyllodinae). Род *Proctophyllodes*, насчитывающий более 170 видов, – крупнейший род семейства и распространен преимущественно на высших воробьинообразных, и лишь несколько видов известны с отдельных представителей низших воробьинообразных, ржанкообразных и дятлообразных (Atyeo, Braasch, 1966; Mironov, 2012; Klimov et al., 2017a, 2017b). В исследуемом регионе 38 видов рода *Proctophyllodes* обнаружены на 70 видах воробьинообразных 17 семейств. Почти все обнаруженные виды моноксенны или стеноксенны, и только один вид – *Proctophyllodes doleophyes* – обитает на хозяевах из двух разных семейств – на мухоловках рода *Ficedula* (Muscicapidae) и на пеночках рода *Phylloscopus* (Phylloscopidae).

Небольшой род *Monojoubertia* насчитывает около 10 видов, которые характеризуются спорадическим распространением по отдельным таксономическим группировкам в надсем. Passeroidea в основном из тропических регионов (Atyeo, 1967, 1971; Atyeo, Gaud, 1970), и представлен двумя моноксенными видами, *Monojoubertia microphylla* и *M. hemiphylla*, специфичными зяблику и юрку, соответственно. Эти два вида клещей являются единственными представителями рода, которые обитают на вьюрковых (Fringillidae) и встречаются в Палеарктике. Род *Joubertophyllodes*, включающий три вида и обитающий только на овсянковых (Emberizidae) и завирушковых (Prunellidae) (Atyeo, Gaud, 1971), обнаружен на лесной завирушке *Prunella modularis*.

Подсемейство Pterodectinae в Палеарктической области очень немногочисленно и в целом насчитывает не более 20 видов, относящихся к четырем родам: *Alaudicola*, *Dolichodectes*, *Montesauria* и *Pterodectes* (Park, Atyeo, 1971; Миронов, 1996a, 1996b; Mironov, 2009a). В исследованном регионе обнаружены шесть видов трех родов. *Pterodectes rutilus*, единственный вид рода, обнаружен у деревенской ласточки, на которой он распространен практически по всему ареалу этого хозяина в обоих полушариях (Gaud, Till, 1961; Valim, Hernandes, 2010). Род *Alaudicola* насчитывает шесть видов

и распространен преимущественно на жаворонковых (Alaudidae) (Mironov, 2006; Mironov, Galloway, 2021). В исследуемом регионе обнаружено три вида этого рода на трех видах жаворонковых и один вид – на каменке-пешанке *Oenanthe pleschanka* (Muscicapidae). Род *Dolichodectes* насчитывает около 10 видов, спорадически распространенных на представителях инфраотряда Passerida, в основном в тропических областях (Park, Atyeo, 1971; Mironov et al., 2010; Constantinescu et al., 2018). В Палеарктике известно только два вида, *Dolichodectes edwardsi* и *D. hispanicus*, и оба паразитируют на камышевых (Acrocephalidae) (Mironov et al., 2015). В исследуемом регионе обнаружен только *D. edwardsi* на дроздовидной камышевке *Acrocephalus arundinaceus*.

Семейство Gabuciniidae (Pterolichoidea), насчитывающее около 70 видов из 14 родов, распространено преимущественно на наземных неворобьиных клады Neoaves и наиболее многочисленно и многообразно на дневных хищных птицах (Accipitri-formes). Род *Gabucinia* включает пять видов, из которых четыре распространены на крупных врановых (Covidae) родов *Corvus*, *Coloeus*, *Cyanocorax*, *Pica* и некоторых других (Mironov et al., 2007; Negm, Hassan, 2019; Hernandez, 2020). На всех четырех обследованных в Ростовской области видах врановых – вороне, серой вороне, граче и галке – обнаружен вид *Gabucinia delibata*, характерный для этих хозяев в Голарктическом и Афротропическом регионах (Gaud, Atyeo, 1975; Gaud, Till, 1961; Galloway et al., 2014; Negm, Hassan, 2019).

Семейство Ochrolichidae (4 вида, 3 рода) – единственное в надсем. Pterolichoidea, связанное исключительно с воробьинообразными. Клещи этого семейства известны только на жаворонковых (Alaudidae) и цистиколовых (Cisticolidae). В исследуемом регионе *Corydolichus calandrellicolus* найден на малом жаворонке *Calandrella brachydactyla*. Ранее этот вид был известен с жаворонка *C. cinerea* в Казахстане (Mironov, Sayakova, 2001).

### Характеристики инвазии

Исследования количественных характеристик инвазии перьевыми клещами (интенсивность, экстенсивность, обилие паразитов) немногочисленны и, как правило, посвящены небольшим экологическим или таксономическим группам птиц, что связано с трудоемкостью подсчета клещей, который обычно проводится на живых птицах (Behnke et al., 1995; Jablonska, 1965, 1970; Sayakova, Doszhanov, 2003; Proctor, Jones, 2004; Villa et al., 2013; Diaz-Real et al., 2014; Melendez et al., 2014; Matthews et al., 2018). Ниже нами рассмотрены некоторые паразитологические характеристики (состав комплекса паразитофауны, интенсивность и экстенсивность инвазии) у воробьинообразных из различных таксономических групп, обследованных в Ростовской области. В табл. 2 представлены статистически обработанные показатели экстенсивности и интенсивности инвазии, а также предельные величины зараженности. Состав комплекса перьевых клещей как у отдельных видов птиц, так и целых таксономических группировок (род, группа родов) может отражать особенности фауны клещей в исследуемом регионе при сопоставлении с таковыми в других частях ареала хозяев. При анализе состава комплексов мы будем опираться на данные фаунистических работ по Западной Европе, России и крупных таксономических сводок, которые приведены выше во введении. Среди 85 обследованных видов птиц оказались незараженными только два вида хозяев. Зараженность разных видов воробьинообразных перьевыми клещами по интенсивности и экстенсивности инвазии и абсолютной численности клещей в исследуемом регионе варьирует в широких пределах.

**Таблица 2.** Показатели зараженности воробьинообразных Нижнего Дона перьевыми клещами  
**Table 2.** Infection indices of feather mites infecting passerines in the Lower Don

| Семейство и вид птицы      | Вид клеща                          | Число птиц  |          | ЭИ(%)±SE  | Число клещей |             |
|----------------------------|------------------------------------|-------------|----------|-----------|--------------|-------------|
|                            |                                    | Обследовано | Заражено |           | Min-Max      | ИИ±SE       |
| CORVIDAE                   |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Corvus corax</i>        | <i>Gabucinia delibata</i>          | 8           | 3        | 37.5±18.3 | 2–1856       | 629.3±613.4 |
| <i>Corvus cornix</i>       | <i>Gabucinia delibata</i>          | 63          | 50       | 77.8±5.3  | 12–3044      | 937.9±139.1 |
| “                          | <i>Proctophyllodes detruscatus</i> | 63          | 10       | 15.8±4.6  | 4–176        | 61.9±23.0   |
| <i>Corvus frugilegus</i>   | <i>Gabucinia delibata</i>          | 111         | 91       | 82.0±3.7  | 4–3854       | 688.1±85.0  |
| “                          | <i>Proctophyllodes detruscatus</i> | 111         | 3        | 2.7±1.5   | 60–330       | 157.7±86.4  |
| <i>Coloeus monedula</i>    | <i>Gabucinia delibata</i>          | 34          | 17       | 47.1±8.7  | 2–3440       | 314.7±212.2 |
| “                          | <i>Proctophyllodes detruscatus</i> | 34          | 2        | 8.8±4.9   | 5–32         | 19.3±7.8    |
| “                          | <i>Proctophyllodes corvorum</i>    | 34          | 1        | 2.9±2.9   | 5            | –           |
| “                          | <i>Analges corvinus</i>            | 34          | 1        | 2.9±2.9   | 300          | –           |
| <i>Garrulus glandarius</i> | <i>Proctophyllodes glandarinus</i> | 50          | 15       | 30.0±6.5  | 2–952        | 221.1 ±71.6 |
| <i>Pica pica</i>           | <i>Proctophyllodes picae</i>       | 62          | 35       | 56.5±6.3  | 2–900        | 114.7±30.3  |
| LANIIDAE                   |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Lanius collurio</i>     | <i>Proctophyllodes leptocaulus</i> | 37          | 6        | 16.2±6.1  | 28–758       | 304.0±99.1  |
| <i>Lanius excubitor</i>    | <i>Proctophyllodes polyandrius</i> | 6           | 6        | 100       | 2–318        | 55.1±44.2   |
| <i>Lanius minor</i>        | <i>Proctophyllodes leptocaulus</i> | 21          | 7        | 33.3±10.5 | 64–1176      | 333.8±48.56 |
| ORIOIIDAE                  |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Oriolus oriolus</i>     | –                                  | 9           | 0        | –         | –            | –           |
| HIRUNDINIDAE               |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Delichon urbicum</i>    | <i>Scutulanysus obscurus</i>       | 17          | 13       | 82.4±9.5  | 4–276        | 76.1±23.4   |
| “                          | <i>Scutulanysus ottuki</i>         | 17          | 4        | 23.5±10.6 | 44–234       | 144.5±40.6  |
| “                          | <i>Trouessartia gladiifera</i>     | 17          | 1        | 5.9±5.9   | 5            | –           |
| “                          | <i>Trouessartia minutipes</i>      | 17          | 1        | 5.9±5.9   | 5            | –           |

|                                  |                                     |    |    |            |          |             |
|----------------------------------|-------------------------------------|----|----|------------|----------|-------------|
| <i>Hirundo rustica</i>           | <i>Scutulanysus hirundicola</i>     | 25 | 15 | 60.0±10.0  | 2-320    | 47.7±21.3   |
| "                                | <i>Pterodectes rutilus</i>          | 25 | 2  | 8.0±5.5    | 66-320   | 193.0±127.0 |
| "                                | <i>Trouessartia microcaudata</i>    | 25 | 2  | 8.0±5.5    | 2-5      | 3.5±1.5     |
| <i>Riparia riparia</i>           | <i>Scutulanysus obscurus</i>        | 8  | 8  | 100        | 8-288    | 96.0±40.9   |
| "                                | <i>Trouessartia ripariae</i>        | 8  | 3  | 0,375±18.3 | 6-48     | 20.0±14.0   |
| PANURIDAE                        |                                     |    |    |            |          |             |
| <i>Panurus biarmicus</i>         | <i>Proctophyllodes balati</i>       | 2  | 2  | 100        | 540-870  | 705.0±165.0 |
| "                                | <i>Analges dubiniini</i>            | 2  | 1  | 50.0±50.0  | 10       | —           |
| PARIDAE                          |                                     |    |    |            |          |             |
| <i>Cyanistes caeruleus</i>       | <i>Proctophyllodes stylifer</i>     | 68 | 59 | 86.8±4.1   | 2-1028   | 190.6±26.2  |
| "                                | <i>Strelkoviaccus quadratus</i>     | 68 | 17 | 25.0±5.3   | 4-180    | 38.9±10.9   |
| "                                | <i>Pteronyssoides parinus</i>       | 68 | 23 | 33.8±5.8   | 2-52     | 16.6±2.9    |
| "                                | <i>Analges mucronatus</i>           | 68 | 16 | 23.5±5.2   | 20-90    | 176.6±59.9  |
| <i>Parus major</i>               | <i>Proctophyllodes stylifer</i>     | 92 | 45 | 48.9±5.2   | 2-426    | 68.4±15.1   |
| "                                | <i>Strelkoviaccus quadratus</i>     | 92 | 56 | 60.9±5.1   | 2-72     | 24.5±2.5    |
| "                                | <i>Analges mucronatus</i>           | 92 | 4  | 4.3±2.1    | 20-60    | 37.5±8.5    |
| REGULIDAE                        |                                     |    |    |            |          |             |
| <i>Regulus regulus</i>           | <i>Proctophyllodes regili</i>       | 3  | 2  | 66.7±33.3  | 4-8      | 6.0±2.0     |
| "                                | <i>Strelkoviaccus quadratus</i>     | 3  | 1  | 0,333±33.3 | 14       | —           |
| REMIZIDAE                        |                                     |    |    |            |          |             |
| <i>Pemiz pendulinus</i>          | <i>Proctophyllodes remizicola</i>   | 3  | 3  | 100        | 138-1476 | 995.3±429.7 |
| ALAUDIDAE                        |                                     |    |    |            |          |             |
| <i>Alauda arvensis</i>           | <i>Alaudicola bilobatus</i>         | 30 | 28 | 93.3±4.6   | 4-5036   | 987.6±235.0 |
| "                                | <i>Analges tridentulatus</i>        | 30 | 4  | 13.3±6.3   | 15-500   | 142.5±119.2 |
| <i>Alauda leucoptera</i>         | <i>Alaudicola bilobatus</i>         | 2  | 1  | 100        | 10       | 10          |
| <i>Calandrella brachydactyla</i> | <i>Corydolicus calandrellicolus</i> | 7  | 2  | 28.6±18.4  | 24-46    | 35.0±11.0   |
| <i>Eremophila alpestris</i>      | <i>Alaudicola eremophila</i>        | 29 | 27 | 93.1±4.8   | 14-1638  | 755.3±82.6  |
| "                                | <i>Proctophyllodes microcaulus</i>  | 29 | 5  | 17.2±7.1   | 40-97    | 60.0±10.4   |

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continuation

| Семейство и вид птицы            | Вид клеща                          | Число птиц  |          | ЭИ(%)±SE  | Число клещей |             |
|----------------------------------|------------------------------------|-------------|----------|-----------|--------------|-------------|
|                                  |                                    | Обследовано | Заражено |           | Min-Max      | ИИ±SE       |
| <i>Galerida cristata</i>         | <i>Alaudicola bilobatus</i>        | 34          | 22       | 64.7±8.3  | 2-822        | 175.4±54.9  |
| "                                | <i>Analges tridentulatus</i>       | 34          | 6        | 17.6±6.6  | 30-950       | 298.3±138.8 |
| <i>Lullula arborea</i>           | <i>Alaudicola bureschi</i>         | 6           | 5        | 83.3±16.7 | 18-1364      | 839.6±294.4 |
| <i>Melanocorypha calandra</i>    | <i>Proctophyllodes microcaulus</i> | 2           | 2        | 100       | 66-1362      | 714.0±648.0 |
| ACROCEPHALIDAE                   |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Acrocephalus agricola</i>     | <i>Proctophyllodes vassilevi</i>   | 3           | 1        | 66.7±33.3 | 2-116        | 59.0±57.0   |
| "                                | <i>Trouessartia bifurcata</i>      | 3           | 1        | 33.3±33.3 | 38           | —           |
| <i>Acrocephalus arundinaceus</i> | <i>Dolichodectes edwardsi</i>      | 7           | 4        | 71.4±18.4 | 4-314        | 182.0±71.2  |
| "                                | <i>Trouessartia trouessarti</i>    | 7           | 4        | 71.4±18.4 | 22-168       | 79.2 ±26.2  |
| "                                | <i>Analges berlesei</i>            | 7           | 1        | 14.3±14.3 | 15           | —           |
| <i>Acrocephalus dumetorum</i>    | <i>Proctophyllodes vassilevi</i>   | 2           | 1        | 50.0±50.0 | 168          | —           |
| "                                | <i>Dolichodectes edwardsi</i>      | 2           | 1        | 50.0±50.0 | 2000         | —           |
| <i>Acrocephalus palustris</i>    | <i>Proctophyllodes vassilevi</i>   | 19          | 13       | 63.2±11.4 | 2-566        | 118.3±46.8  |
| "                                | <i>Trouessartia bifurcata</i>      | 19          | 5        | 31.6±11.0 | 8-78         | 31.3±12.0   |
| "                                | <i>Analges opisthostriatus</i>     | 19          | 1        | 53.0±53.0 | 300          | —           |
| <i>Acrocephalus scirpaceus</i>   | <i>Proctophyllodes vassilevi</i>   | 16          | 13       | 81.3±10.1 | 2-190        | 54.2±18.2   |
| "                                | <i>Dolichodectes edwardsi</i>      | 16          | 1        | 6.3±6.3   | 50           | —           |
| "                                | <i>Trouessartia bifurcata</i>      | 16          | 4        | 25.0±11.2 | 2-10         | 8.0±2.0     |
| LOCUSTELLIDAE                    |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Locustella luscinioides</i>   | <i>Proctophyllodes locustellae</i> | 2           | 2        | 100       | 14-304       | 159.0±145.0 |
| "                                | <i>Trouessartia kratochvili</i>    | 2           | 2        | 100       | 12-82        | 47.0±35.0   |
| PHYLLOSCOPIDAE                   |                                    |             |          |           |              |             |
| <i>Phylloscopus collybita</i>    | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>  | 31          | 13       | 41.9±9.0  | 2-40         | 12.9±3.9    |

|                                  |                                     |    |    |           |         |             |
|----------------------------------|-------------------------------------|----|----|-----------|---------|-------------|
| “                                | <i>Strelkoviacus quadratus</i>      | 31 | 2  | 6.5±4.5   | 22–40   | 31.0±9.0    |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i>   | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>   | 8  | 5  | 62.5±18.3 | 2–20    | 5.6±3.6     |
| “                                | <i>Strelkoviacus quadratus</i>      | 8  | 1  | 12.5±12.5 | 2       | –           |
| <i>Phylloscopus trochiloides</i> | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>   | 4  | 2  | 50.0±28.9 | 18–100  | 59.0±41.0   |
| <i>Phylloscopus trochilus</i>    | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>   | 24 | 15 | 62.5±10.1 | 2–556   | 111.5±38.4  |
| “                                | <i>Strelkoviacus quadratus</i>      | 24 | 1  | 4.2±4.2   | 24      | 24          |
| CETTIDAE                         |                                     |    |    |           |         |             |
| <i>Cettia cetti</i>              | <i>Proctophyllodes cetti</i>        | 1  | 1  | 100       | 154     | –           |
| “                                | <i>Trouessartia</i> sp.             | 1  | 1  | 100       | 140     | –           |
| SYLVIIDAE                        |                                     |    |    |           |         |             |
| <i>Sylvia atricapilla</i>        | <i>Proctophyllodes sylviae</i>      | 3  | 3  | 100       | 12–224  | 120.0±61.2  |
| “                                | <i>Strelkoviacus quadratus</i>      | 3  | 1  | 33.3±33.3 | 30      | –           |
| <i>Sylvia borin</i>              | <i>Proctophyllodes clavatus</i>     | 35 | 31 | 88.6±5.5  | 4–578   | 145.2±28.2  |
| “                                | <i>Strelkoviacus quadratus</i>      | 35 | 6  | 17.1±6.5  | 2–28    | 7.0±4.2     |
| “                                | <i>Analges spiniger</i>             | 35 | 3  | 8.6±4.8   | 15–200  | 111.7±53.6  |
| <i>Sylvia communis</i>           | <i>Proctophyllodes clavatus</i>     | 43 | 5  | 11.6±4.9  | 4–122   | 40.4±23.4   |
| “                                | <i>Strelkoviacus quadratus</i>      | 43 | 1  | 2.3±2.3   | 1       | –           |
| “                                | <i>Analges spiniger</i>             | 43 | 3  | 7.0±2.9   | 5–30    | 15.0±7.6    |
| <i>Sylvia curruca</i>            | <i>Proctophyllodes clavatus</i>     | 18 | 6  | 33.3±11.4 | 2–216   | 63.7±31.4   |
| <i>Sylvia nisoria</i>            | <i>Proctophyllodes clavatus</i>     | 11 | 6  | 54.5±15.7 | 7–76    | 32.7±11.3   |
| TURDIDAE                         |                                     |    |    |           |         |             |
| <i>Turdus iliacus</i>            | <i>Proctophyllodes musicus</i>      | 8  | 1  | 12.5±12.5 | 68      | –           |
| <i>Turdus merula</i>             | <i>Proctophyllodes musicus</i>      | 27 | 8  | 29.6±9.0  | 2–224   | 70.5±26.9   |
| <i>Turdus philomelos</i>         | <i>Proctophyllodes musicus</i>      | 39 | 9  | 23.1±6.8  | 2–204   | 50.2±21.2   |
| <i>Turdus pilaris</i>            | <i>Proctophyllodes musicus</i>      | 59 | 58 | 98.3±1.7  | 10–2172 | 433.4±67.91 |
| “                                | <i>Analges turdinus</i>             | 59 | 1  | 1.7±1.7   | 50      | –           |
| <i>Turdus viscivorus</i>         | <i>Proctophyllodes tenericautus</i> | 26 | 25 | 96.2±3.8  | 16–2876 | 566.2±153.5 |

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continuation

| Семейство и вид птицы          | Вид клеща                            | Число птиц  |          | ЭИ(%) $\pm$ SE  | Число клещей |                   |
|--------------------------------|--------------------------------------|-------------|----------|-----------------|--------------|-------------------|
|                                |                                      | Обследовано | Заражено |                 | Min-Max      | ИИ $\pm$ SE       |
| MUSCICAPIDAE                   |                                      |             |          |                 |              |                   |
| <i>Erithacus rubecula</i>      | <i>Proctophyllodes rubeculinus</i>   | 25          | 18       | 72.0 $\pm$ 9.2  | 2–122        | 18.3 $\pm$ 6.8    |
| “                              | <i>Trouessartia rubecula</i>         | 25          | 1        | 4.0 $\pm$ 4.0   | 20           | –                 |
| “                              | <i>Analges sp.</i>                   | 25          | 3        | 12.0 $\pm$ 6.6  | 5–250        | 86.7 $\pm$ 81.7   |
| <i>Ficedula albicollis</i>     | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>    | 18          | 1        | 5.6 $\pm$ 5.6   | 4            | –                 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i>      | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>    | 11          | 4        | 36.4 $\pm$ 15.2 | 6–182        | 90.0 $\pm$ 48.1   |
| <i>Ficedula parva</i>          | <i>Proctophyllodes doleophyes</i>    | 28          | 20       | 71.4 $\pm$ 8.7  | 2–264        | 25.1 $\pm$ 12.8   |
| “                              | <i>Analges unidentatus</i>           | 28          | 2        | 7.1 $\pm$ 5.0   | 10–25        | 17.7 $\pm$ 7.5    |
| <i>Luscinia luscinia</i>       | <i>Proctophyllodes lusciniae</i>     | 19          | 17       | 94.7 $\pm$ 5.3  | 2–1558       | 223.1 $\pm$ 100.2 |
| “                              | <i>Trouessartia swidwensis</i>       | 19          | 2        | 21.1 $\pm$ 9.6  | 12–32        | 22.0 $\pm$ 10.0   |
| <i>Luscinia svecica</i>        | <i>Proctophyllodes caulifer</i>      | 4           | 3        | 75.0 $\pm$ 25.0 | 2–142        | 68.0 $\pm$ 40.6   |
| “                              | <i>Trouessartia swidwensis</i>       | 4           | 2        | 50.0 $\pm$ 28.9 | 22–34        | 28.0 $\pm$ 6.0    |
| <i>Muscicapa striata</i>       | <i>Proctophyllodes acanthicaulus</i> | 29          | 27       | 93.1 $\pm$ 4.8  | 10–942       | 114.2 $\pm$ 37.4  |
| <i>Oenanthe isabellina</i>     | –                                    | 11          | 0        | –               | –            | –                 |
| <i>Oenanthe oenanthe</i>       | <i>Proctophyllodes hipposideros</i>  | 52          | 4        | 7.7 $\pm$ 3.7   | 2–296        | 86.0 $\pm$ 70.5   |
| <i>Oenanthe pleschanka</i>     | <i>Proctophyllodes hipposideros</i>  | 28          | 8        | 28.6 $\pm$ 8.7  | 14–508       | 251 $\pm$ 96.3    |
| “                              | <i>Alaudicola rosickyi</i>           | 28          | 1        | 3.6 $\pm$ 3.6   | 150          | –                 |
| <i>Phoenicurus ochruros</i>    | <i>Proctophyllodes cotyledon</i>     | 29          | 13       | 44.8 $\pm$ 9.4  | 2–326        | 72.6 $\pm$ 24.7   |
| “                              | <i>Analges unidentatus</i>           | 29          | 2        | 6.9 $\pm$ 4.8   | 10–90        | 50.0 $\pm$ 40.0   |
| <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | <i>Proctophyllodes mesocaulus</i>    | 30          | 16       | 53.3 $\pm$ 9.3  | 2–670        | 128.8 $\pm$ 54.3  |
| <i>Saxicola rubetra</i>        | <i>Proctophyllodes hipposideros</i>  | 27          | 24       | 88.9 $\pm$ 6.2  | 2–414        | 70.3 $\pm$ 19.4   |
| <i>Saxicola torquatus</i>      | <i>Proctophyllodes hipposideros</i>  | 28          | 3        | 10.7 $\pm$ 6.0  | 4–24         | 11.3 $\pm$ 6.3    |
| STURNIDAE                      |                                      |             |          |                 |              |                   |
| <i>Sturnus vulgaris</i>        | <i>Sturnotrogus truncatus</i>        | 37          | 25       | 67.6 $\pm$ 7.8  | 4–330        | 55.7 $\pm$ 15.7   |



|                                 |                                    |    |    |           |         |              |
|---------------------------------|------------------------------------|----|----|-----------|---------|--------------|
| “                               | <i>Trouessartia rosterii</i>       | 37 | 8  | 21.6±6.9  | 8–370   | 87.8±47.7    |
| MOTACILLIDAE                    |                                    |    |    |           |         |              |
| <i>Anthus campestris</i>        | <i>Proctophyllodes anthi</i>       | 64 | 2  | 3.1±2.2   | 2–6     | 4.0±2.0      |
| <i>Anthus cervinus</i>          | <i>Proctophyllodes anthi</i>       | 28 | 3  | 89.3±6.0  | 10–464  | 242.0±28.3   |
| <i>Anthus pratensis</i>         | <i>Proctophyllodes anthi</i>       | 35 | 12 | 34.3±8.1  | 8–1150  | 410.7±108.5  |
| ”                               | <i>Proctophyllodes poublani</i>    | 35 | 2  | 5.7±4.0   | 12–394  | 203.0 +191.0 |
| <i>Anthus trivialis</i>         | <i>Proctophyllodes anthi</i>       | 42 | 27 | 64.3±7.5  | 2–1228  | 257.9±57.5   |
| ”                               | <i>Analges anthi</i>               | 42 | 1  | 2.4±2.4   | 500     | –            |
| <i>Motacilla alba</i>           | <i>Proctophyllodes motacillae</i>  | 21 | 14 | 66.7±10.5 | 2–668   | 137.9±55.2   |
| <i>Motacilla flava flava</i>    | <i>Proctophyllodes motacillae</i>  | 28 | 27 | 96.4±3.6  | 2–898   | 159.6±35.2   |
| ”                               | <i>Trouessartia jedliczkai</i>     | 28 | 2  | 7.1±5.0   | 18–23   | 20.5±2.5     |
| ”                               | <i>Analges oscinum</i>             | 28 | 2  | 7.1±5.0   | 20–100  | 60.0±40.0    |
| <i>Motacilla flava feldlegg</i> | <i>Proctophyllodes motacillae</i>  | 13 | 13 | 100       | 2–554   | 108.3±46.7   |
| ”                               | <i>Trouessartia jedliczkai</i>     | 13 | 1  | 7.7±7.7   | 32      | –            |
| ”                               | <i>Analges oscinum</i>             | 13 | 1  | 7.7±7.7   | 20      | –            |
| PRUNELLIDAE                     |                                    |    |    |           |         |              |
| <i>Prunella modularis</i>       | <i>Joubertophyllodes modularis</i> | 1  | 1  | 100       | 98      | –            |
| ”                               | <i>Analges bidentatus</i>          | 1  | 1  | 100       | 500     | –            |
| FRINGILLIDAE                    |                                    |    |    |           |         |              |
| <i>Fringilla coelbs</i>         | <i>Monojoubertia microphylla</i>   | 35 | 34 | 97.1±2.9  | 4–586   | 128.6±27.6   |
| ”                               | <i>Pteronyssoides striatus</i>     | 35 | 5  | 14.3±6.0  | 4–20    | 8.4±1.2      |
| ”                               | <i>Analges passerinus</i>          | 35 | 16 | 45.7±8.5  | 20–1000 | 299.4±73.8   |
| <i>Fringilla montifringilla</i> | <i>Monojoubertia hemiphylla</i>    | 36 | 33 | 91.7±4.7  | 12–880  | 256.4±38.6   |
| ”                               | <i>Analges passerinus</i>          | 36 | 6  | 16.7±6.3  | 3–300   | 76.3±28.6    |
| <i>Carduelis carduelis</i>      | <i>Proctophyllodes pinnatus</i>    | 63 | 57 | 90.5±3.7  | 2–476   | 58.0±12.3    |
| ”                               | <i>Analges passerinus</i>          | 63 | 1  | 1.6±1.6   | 70      | –            |
| <i>Chloris chloris</i>          | <i>Proctophyllodes pinnatus</i>    | 29 | 26 | 89.7±58.0 | 14–1278 | 304.6±59.7   |
| “                               | <i>Mesalgoides megnini</i>         | 29 | 2  | 6.9±4.8   | 2–10    | 6.0±4.0      |

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continuation

| Семейство и вид птицы                | Вид клеща                            | Число птиц  |          | ЭИ(%)±SE  | Число клещей |             |
|--------------------------------------|--------------------------------------|-------------|----------|-----------|--------------|-------------|
|                                      |                                      | Обследовано | Заражено |           | Min–Max      | ИИ±SE       |
| "                                    | <i>Analges passerinus</i>            | 29          | 1        | 3.4±3.4   | 10           | –           |
| <i>Coccothraustes coccothraustes</i> | <i>Proctophyllodes fuchsi</i>        | 20          | 15       | 75.0±9.9  | 2–2432       | 263.7±163.6 |
| "                                    | <i>Monojoubertia microphylla</i>     | 20          | 2        | 10.0±6.9  | 1–16         | 8.5±7.5     |
| <i>Carpodacus erythrinus</i>         | <i>Proctophyllodes carpodacinus</i>  | 1           | 1        | 100       | 54           | –           |
| <i>Linaria cannabina</i>             | <i>Proctophyllodes pinnatus</i>      | 36          | 34       | 94.4±3.9  | 64–904       | 333.8±48.6  |
| <i>Spinus spinus</i>                 | <i>Proctophyllodes spini</i>         | 22          | 22       | 100       | 6–1746       | 281.3±83.8  |
| "                                    | <i>Analges passerinus</i>            | 22          | 6        | 27.3±9.7  | 10–200       | 51.7±30.7   |
| PASSERIDAE                           |                                      |             |          |           |              |             |
| <i>Passer domesticus</i>             | <i>Proctophyllodes troncatus</i>     | 28          | 8        | 28.6±8.7  | 2–1262       | 237.3±161.6 |
| <i>Passer montanus</i>               | <i>Proctophyllodes troncatus</i>     | 125         | 106      | 84.8±3.2  | 2–1672       | 256.8 ±30.4 |
| EMBERIZIDAE                          |                                      |             |          |           |              |             |
| <i>Emberiza calandra</i>             | <i>Proctophyllodes miliariae</i>     | 27          | 26       | 96.3±3.7  | 2–318        | 84.8±18.5   |
| "                                    | <i>Analges nitzschi</i>              | 27          | 1        | 11.1±6.2  | 25–200       | 76.7±61.9   |
| <i>Emberiza citrinella</i>           | <i>Proctophyllodes ciae</i>          | 40          | 39       | 97.5±2.5  | 2–1576       | 257.5±51.3  |
| "                                    | <i>Analges nitzschi</i>              | 40          | 5        | 12.5±5.3  | 5–50         | 18.0±8.2    |
| <i>Emberiza hortulana</i>            | <i>Proctophyllodes emberizae</i>     | 26          | 17       | 65.4±9.5  | 2–1336       | 138.2±76.6  |
| "                                    | <i>Analges nitzschi</i>              | 26          | 1        | 3.8±3.8   | 150          | –           |
| <i>Emberiza melanocephala</i>        | <i>Proctophyllodes ciae</i>          | 8           | 7        | 87.5±12.5 | 28–248       | 93.1±27.6   |
| <i>Emberiza schoeniclus</i>          | <i>Proctophyllodes schoenicli</i>    | 21          | 16       | 76.2±9.5  | 10–1090      | 200.4±69.4  |
| "                                    | <i>Joubertophyllodes modularis</i>   | 21          | 1        | 4.8±4.8   | 270          | –           |
| CALCARIIDAE                          |                                      |             |          |           |              |             |
| <i>Calcarius lapponicus</i>          | <i>Proctophyllodes plectrophenax</i> | 1           | 1        | 100       | 18           | –           |
| <i>Plectrophenax nivalis</i>         | <i>Proctophyllodes plectrophenax</i> | 4           | 4        | 100       | 34–532       | 214.5±115.1 |
| "                                    | <i>Analges longispinusus</i>         | 4           | 1        | 25.0±25.0 | 200          | –           |

Примечания. ИИ–интенсивность инвазии, ИЭ–экстенсивность инвазии, SE–стандартная ошибка.  
ИИ–intensity, ИЭ–prevalence, SE–standard error.

У обследованных врановых (Corvidae) родов *Corvus* и *Coloeus* комплекс паразитофауны включает два вида перьевых клещей, обитающих на маховом оперении, – крупный вид *Gabucinia delibata* и мелкий вид из рода *Proctophyllodes*. Для *G. delibata* наблюдаются высокие показатели экстенсивности инвазии на всех видах хозяев, от 37.5 до 82.0%, и самые высокие величины интенсивности инвазии и максимального заражения этим видом. Так, интенсивность инвазии и максимальная зараженность клещей для серой вороны составили  $937.9 \pm 139.1$  и 3044 экз., для грача –  $688.1 \pm 85.0$  и 3854 экз., для галки –  $314.7 \pm 212.2$  и 3440 экз. В то же время *Analges tergisetis*, встречающийся у этих врановых родов *Corvus*, *Coloeus* и *Pica* в восточной Палеарктике и Неарктике, обнаружен был только у галки *Coloeus monedula* (ЭИ 2.9%). Учитывая большое число обследованных особей птиц, этот вид видимо действительно отсутствует или крайне редок у врановых в южной части европейской части России. Следует уточнить, что для вида *A. tergisetis* до недавнего времени в основном использовалось младшее синонимическое название *A. corvinus* Megnin, 1877, а старший синоним оказался почти забыт (Mironov, Hernandez, 2020).

У сойки *Garrulus glandarius* обнаружен только обитающий на маховом оперении специфичный ей вид *Proctophyllodes glandarinus*. Несмотря на значительное число обследованных экземпляров, специфичный сойке вид *Picalgoides glandarii* (Buchholz, 1869) (Psoroptoididae), обитающий в пуховом оперении, обнаружен не был.

Отсутствие перьевых клещей на иволге *Oriolus oriolus* (Oriolidae) в наших сборах является несколько необычным, поскольку для этого вида птицы известен *Proctophyllodes oriolus* Burdejnaja et Kivganov, 2010, который был отмечен на этом хозяине на территории Украины (Burdejnaja, Kivganov, 2010) и под названием *P. dasyxiphus* Atyeo et Braasch, 1966 – на Северо-Западе России (Миронов, 1996а).

У всех трех видов сорокопутовых (Laniidae) обнаружены специфичные виды рода *Proctophyllodes*. Наиболее высокая экстенсивность инвазии у серого сорокопута *Lanius excubitor* – 100%, у двух других видов значительно ниже (*L. collurio* – 16.2, *L. minor* – 33.3%).

Фаунистические комплексы перьевых клещей, характерные для того или иного вида хозяина из семейства ласточковых (Hirundinidae), могут включать до 6-7 видов, принадлежащих к пяти семействам (Миронов, 1983б), и нередко все виды клещей могут быть найдены на одной особи. Обычно такой комплекс эктопаразитов включает по два вида из родов *Scutulanysus* (Pteronyssidae) и *Trouessartia* (Trouessartiidae) и по одному виду родов *Anhemialges* (Analgidae) и *Xolalges* (Xolalagidae). Некоторые виды ласточек, например, деревенская ласточка *H. rustica*, в дополнение к перечисленным таксонам несут еще *Pterodectes rutilus* (Proctophyllodidae). Кроме это, в различных частях ареала одного хозяина клещи семейств Pteronyssidae и Trouessartiidae могут быть различными. Например, у *H. rustica* группа видов *minutipes* в западной и центральной частях Палеарктики представлена видом *Trouessartia microcaudata*, а в восточной части и в Неарктической области – видом *T. quarta* Gaud et Atyeo, 1987 (Mironov, Galloway, 2019).

У всех видов ласточек, обследованных в Ростовской области, фаунистические комплексы сильно обеднены по видовому составу по сравнению с таковыми в западной Европе и на Северо-Западе России (Миронов, 1996а), а обитающие в пуховом оперении клещи родов *Anhemialges* (Analgidae) и *Xolalges* (Xolalagidae) полностью отсутствуют. Среди обнаруженных видов только клещи рода *Scutulanysus* характеризуются высокой экстенсивностью инвазии, которая для вида *Scutulanysus obscurus*

на береговушке *Riparia riparia* достигает 100%. Только у воронка *D. urbicum* в составе комплекса найдена пара совместно обитающих видов одного рода *Trouessartia* – *T. gladifera* и *T. minutipes*. У остальных видов ласточек обнаружено только по одному виду рода *Trouessartia*. Как было отмечено в предыдущем разделе, у воронка в исследуемом регионе комплекс перьевых клещей включает два вида рода *Scutulanysus*, однако они не являются совместно обитающими, а характерны для разных частей ареала хозяина, *S. obscurus* характерен для европейской части ареала, а *S. ottuki* – для азиатской части (Dabert, Mironov, 1999). Поскольку все воронки были обследованы в конце лета (11 июля – 8 августа), возможно, в исследуемом регионе эти особи имеют происхождение из различных популяций.

На усатой синице *Panurus biarmicus* (Panuridae) обнаружены оба ранее известных на этом хозяине вида: *Proctophyllodes balati* на маховом оперении и *Analges dubinini* на пуховых перьях тела (Černý, 1978; Миронов, 1985). Несмотря на относительно мелкие размеры хозяина, *P. balati* демонстрирует высокую численность клещей на птицах, от 540 до 870 экз. на особь.

На обоих обследованных видах синицевых (Paridae) – лазоревке *Cyanistes caeruleus* и большой синице *Parus major* – обнаружены все виды клещей, специфичные для этих птиц. У обоих хозяев на маховом оперении обитает *Proctophyllodes stylifer*, а на перьях тела – *Analges mucronatus*. Кроме этого, на больших кроющих первостепенных маховых лазоревки обитает *Pteronyssoides parinus*. Следует также отметить, что оба вида синиц несут поликсенный вид *Strelkoviacarus quadratus*, факультативно использующий мух-кровососок (Hippoboscidae) для расселения. Почти все виды клещей демонстрируют довольно высокую экстенсивность инвазии, которая для *P. stylifer* на лазоревке достигает 86.8%.

На желтоголовом королюке *Regulus regulus* (Regulidae) обнаружен только один специфичный королюкам вид клеща – *Proctophyllodes reguli*. Другой вид – *Trouessartia reguli*, также широко распространённый на королюках (*Regulus*) (Миронов, 1983б, 1996а), – на обследованных особях не обнаружен.

Семейство жаворонковых (Alaudidae) в исследуемом регионе представлены семью видами. На пяти из них обитают специфичные виды рода *Alaudicola*, и именно эти виды клещей характеризуются наибольшей экстенсивностью инвазии, которая составляет у хохлатого жаворонка *Galerida cristata* 64.7%, у лесного *Lullula arborea* – 83.3%, у рогатого *Eremophila alpestris* – 93.1% и у полевого *Alauda arvensis* – 93.3%. Кроме этого, в маховом оперении у двух видов жаворонков – *E. alpestris* и *Melanocorypha calandra* – обнаружен *Proctophyllodes microcaulus*. Этот вид клеща распространён на жаворонковых родов *Alauda*, *Galerida*, *Lullula* и *Eremophila* (Atyeo, Braasch, 1966), однако у обоих обследованных в Ростовской области видов птиц он редкий и немногочисленный. *Analges tridentulatus* обнаружен на обоих характерных для него хозяевах, лесном и полевым жаворонках (Миронов, 1985, 1996а), однако по сравнению с видами семейства Proctophyllodidae этот вид здесь редкий и немногочисленный.

Малый жаворонка *Calandrella brachydactyla* принципиально отличается от остальных обследованных видов жаворонков наличием только одного вида перьевого клеща *Corydolichus calandrellicolus* (Ochrolichidae), принадлежащего к надсемейству Pterolichoidea, и полным отсутствием клещей из надсем. Analgoidea. Этот вид клеща ранее был известен только с ближайшего к нему вида жаворонка *Calandrella cinerea*. Как предполагается, жаворонки рода *Calandrella* утратили свою первичную фауну клещей из надсем. Analgoidea в связи с обитанием в аридных биотопах. В то же время они

получили предков рода *Corydolichus* от цистиколовых (Cisticolidae) или от каких-то неворобыиных (Mironov, Sayakova, 2001).

У камышевых (Acrocephalidae) рода *Acrocephalus* фаунистические комплексы могут включать до четырех видов клещей, два из которых представлены родами *Proctophyllodes* и *Dolichodectes* (Proctophyllodidae) и по одному из родов *Trouessartia* (Trouessartiidae) и *Analges* (Analgidae). У всех обследованных видов камышевых фаунистические комплексы неполные, включают 2-3 вида. Экстенсивность инвазии у большинства обнаруженных видов довольно высокая, более 50%; максимальная (81.3%) отмечена для *Proctophyllodes vassilevi* на тростниковой камышевке *Acrocephalus scirpaceus*. Однако интенсивность инвазии у большинства видов клещей не превышает 100 экз.

На соловьином сверчке *Locustella luscinioides* (Locustellidae), единственном виде семейства в обследованном в регионе, обнаружены только клещи *Proctophyllodes locustellae* и *Trouessartia ktatochvili*, локализующиеся на маховом оперении. Два других вида клещей, *Analges behbehani* Gaud et Al-Taqi, 1975 и *Anhemilages mironovi* Kolarova, 2010, обитающих в пуховом оперении и известных с этого хозяина, нами не обнаружены (Миронов, 1985; Kolarova, 2010; Mironov, 2019).

На всех четырех видах пеночковых (Phylloscopidae) рода *Phylloscopus* обнаружен только один специфичный им вид клеща *Proctophyllodes doleophyes*. Наиболее высокая интенсивность инвазии этого вида (62.5%) отмечена у пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* и пеночки-трещотки *Ph. sibilatrix*. Кроме этого, у трех видов, исключая зеленую пеночку *Ph. trochiloides*, был обнаружен поликсенный вид *Strelkoviacarus quadratus*. Экстенсивность инвазии этим видом на пеночках (4.2–12.5%) заметно ниже по значениям, чем на рассмотренных выше синицах (25.0–60.9%). Клещ *Anhemilages bakeri* Dabert, Nattress et Labrzycka, 2010, встречающийся на пеночках рода *Phylloscopus* и первоначально описанный с пеночки-теньковки *Ph. collybita* из западной Европы (Dabert et al., 2010), на обследованных пеночках не обнаружен.

На единственной обследованной особи соловьиной широкохвостки *Cettia cetti* (Cettiidae) обнаружен специфичный ей вид *Proctophyllodes cetti*, ранее известный с этого хозяина из Казахстана (Badek et al., 2008), а также впервые найден клещ рода *Trouessartia* sp., по предварительной оценке, близкий к *T. bifurcata* с камышевых (Acrocephalidae).

На всех обследованных славковых (Sylviidae) рода *Sylvia* обнаружены специфичные виды рода *Proctophyllodes*, экстенсивность инвазии которых на соответствующих хозяевах варьировала от 33.3 до 88.3%. Клещ *Analges spiniger*, характерный для этих же видов славков (Миронов, 1985, 1996а; Mironov, 1997), обнаружен только у серой *Sylvia communis* и садовой *S. borin* славков, и экстенсивность инвазии этим видом заметно ниже, чем видами рода *Proctophyllodes*. Кроме того, у этих двух видов славков, а также у славки-черноголовки *S. atricapilla*, обнаружен поликсенный вид *Strelkoviacarus quadratus*. Наиболее высокая экстенсивность инвазии этим видом отмечена у славки-черноголовки (33.3%), тогда как для серой и садовой славков этот показатель заметно ниже, 2.3 и 17.1%, соответственно.

У всех пяти обследованных видов дроздов рода *Turdus* (Turdidae) обнаружены специфичные им виды рода *Proctophyllodes*. На дерябе *Turdus viscivorus* этот род представлен видом *P. tenericaulus*, на всех остальных видах семейства Turdidae – *P. musicus*. Наибольшая экстенсивность инвазии этими видами отмечена у рябинника *T. pilaris* (98.3%) и дерябы (92.6%), у остальных видов не превышает 25%. Клещ

*Analges turdinus*, встречающийся на многих дроздах рода *Turdus* в Европе (Миронов, 1985), в исследуемом регионе обнаружен только у одной особи рябинника.

У мухоловковых (Muscicapidae), которые в Ростовской области представлены 14 видами семи родов, комплекс перьевых клещей для большинства видов включает обычно три вида, принадлежащих родам *Proctophyllodes*, *Trouessartia* и *Analges* (Миронов, 1996а; Mironov, 1997). У большинства видов мухоловковых исследуемого региона комплекс видов обеднен и включает только 1-2 вида. В тех случаях, когда комплекс обеднен, один из видов клещей всегда представлен родом *Proctophyllodes*, а второй – родами *Trouessartia* или *Analges*. Максимальный набор из трех видов клещей отмечен только у зарянки *Erithacus rubecula*, у которой *Proctophyllodes rubeculinus* занимает вентральную поверхность махового оперения крыла и хвоста, *Trouessartia rubecula* – дорсальную поверхность второстепенных маховых и хвоста и *Analges* sp. – пуховые перья тела. Еще одно исключение в составе таксонов клещей демонстрирует каменка-плешанка. У этого вида птицы в дополнение к виду *P. hipposideros*, который характерен и для других видов каменок (*Oenanthe*) и чеканов (*Saxicola*), имеется специфичный каменке-плешанке вид клеща *Alaudicola rosickyi*, также занимающий маховое оперение. Весьма вероятно, что этот вид клеща произошел от каких-то видов рода *Alaudicola*, обитающих на жаворонках. Экстенсивность инвазии клещей рода *Proctophyllodes* варьирует на различных видах мухоловковых в широких пределах, от 7.7% у *P. hipposideros* на обыкновенной каменке *O. oenanthe* до 94.7% у *P. lusciniae* на соловье *Luscinia luscinia*, однако интенсивность инвазии невелика и у большей части видов клещей не превышает 100 экз.

Из трех видов перьевых клещей, специфичных обыкновенному скворцу *Sturnus vulgaris* (Sturnidae) (Миронов, 1996а), в Ростовской области обнаружено два вида, *Sturnotrogus truncatus* и *Trouessartia rosterii*. Оба вида достаточно обычны на этом хозяине, но немногочисленны. Третий вид, *Analges sturninus*, специфичный скворцу (Gaud, 1974; Миронов, 1985), в исследуемом регионе не обнаружен.

У трясогузковых (Motacillidae) фаунистические комплексы коньков *Anthus* и трясогузок *Motacilla* существенно различаются по составу входящих в них таксонов клещей. На коньках встречаются только виды родов *Proctophyllodes* и *Analges*, у трясогузок помимо этих родов встречается также клещи родов *Trouessartia* и *Pteronyssoides* (Миронов, 1985, 1996а). В исследуемом регионе только у лесного конька *Anthus trivialis* обнаружены соответствующие виды указанных родов, *Proctophyllodes anthi* и *Analges anthi*, а на остальных коньках обнаружены только виды рода *Proctophyllodes*. Интересно отметить, что у лугового конька *Anthus campestris* встречаются два специфичных вида рода *Proctophyllodes*, принадлежащих к различным видовым группам (*anthi* и *pinnatus*), однако совместно эти виды – *P. anthi* и *P. poulani* – на одних и тех же особях конька не встречаются. На обоих подвидах желтой трясогузки *Motacilla flava* из четырех видов, характерных для трясогузок (*Motacilla*), обнаружены три вида клещей – *P. motacillae*, *T. jedliczkai* и *A. oscinum*. Представители рода *Pteronyssoides*, известные с трясогузок в Европе и Средней Азии (Миронов, 1985; Mironov, Wauthy, 2006), обнаружены не были. В отличие от желтой трясогузки, на белой трясогузке *M. alba* был обнаружен только клещ *P. motacillae*. Высокая экстенсивности инвазии на трясогузковых наблюдалась преимущественно у видов рода *Proctophyllodes*, достигавшая у *P. anthi* на краснозобом коньке *Anthus cervinus* 89.3% и у *P. motacillae* на желтой трясогузке *M. f. flava* 96.4%.



На единственной особи лесной завирушки *Prunella modularis* (Prunellidae) отмечены два из трех специфичных для этого хозяина видов клещей – *Joubertophyllodes modularis* и *Analges bidentatus* (Atyeo, Gaud, 1971; Atyeo, Braasch, 1966; Миронов, 1985). Интересно отметить, что *A. bidentatus* встречается по всему ареалу завирушки в Европе, тогда как *J. modularis* распространен на ней преимущественно в восточной части Европы (Миронов, 1996а). В западной и центральной частях Европы на маховом оперении этой птицы вместо *J. modularis* обитает *Proctophyllodes megaphyllus* Trouessart, 1885 (Černý, 1980; Mironov, 1997). Несомненно, что *J. modularis* имеет на завирушке вторичное происхождение, поскольку он также обитает на овсянках подрода *Schoeniclus*, а остальные виды рода *Joubertophyllodes* обитают только на овсянковых (Emberizidae) (Atyeo, Gaud, 1971).

У видов вьюрковых (Fringillidae) фаунистические комплексы перьевых клещей весьма разнородны по составу. У представителей подсем. Carduelinae комплекс обычно включает по одному виду из родов *Proctophyllodes* и *Analges* и иногда может содержать вид рода *Mesalgoides* (Psoroptoididae). У обследованных видов вьюрковых этого подсемейства только у зеленушки *Chloris chloris* отмечен такой набор из трех видов – *Analges passerines*, *Mesalgoides megnini* и *Proctophyllodes pinnatis*. У остальных вьюрковых подсем. Carduelinae в исследованном регионе обнаружен либо только один вид рода *Proctophyllodes*, либо также и вид рода *Analges*. На двух видах подсем. Fringillinae – зяблике *Fringilla coelebs* и юрке *F. montifringilla* – обитает *A. passerinus*, а вид рода *Proctophyllodes*, в отличие от Carduelinae, замещен моноксенными видами рода *Monojoubertia* (Atyeo, Gaud, 1970; Миронов, 1996а). Кроме этого, на больших кроющих первостепенных маховых перьев у зяблика обитает еще один моноксенный вид – *Pteronyssoides striatus* (Миронов, 1985, 1989; Mironov, Wauthy, 2005). У зяблика и вьюрка в исследуемом регионе обнаружены все специфичные для этих птиц виды. Находки клеща *M. microphylla*, специфичного зяблику, в незначительном количестве (до 16 экз.) на двух особях дубоноса *Coccothraustes coccothraustes* (Carduelinae), вероятно, являются результатом контаминации. Для всех видов сем. Proctophyllodidae, обнаруженных на вьюрковых, характерна высокая экстенсивность инвазии, от 75.0% у *P. fuchsi* на дубоносе до 97.1% у *M. microphylla* на зяблике, а интенсивность инвазии для большинства видов клещей этого семейства превышает 200 экз.

На обоих видах воробьиных (Passeridae) в исследованном регионе – домовом *Passer domesticus* и полевом *Pass. montanus* воробьях – обнаружен только один вид *Proctophyllodes truncatus*. Данный вид встречается на этих видах воробьев практически по всему ареалу, включая районы в обоих полушариях, куда они были интродуцированы (Gaud, Atyeo, 1976). Исключение составляют части ареала в Центральной и Восточной Азии, где *Pr. truncatus* замещен видами *Pr. orientalis* или *Pr. sisnensis*. Экстенсивность инвазии *Pr. truncatus* на полевом воробье (84.8%) существенно выше, чем на домовом (24.6%), хотя интенсивность инвазии этим видом на обоих видах воробьев достаточно сходна и превышает 200 экз. на особь.

На овсянковых (Emberizidae) и близких им подорожниковых (Calcaridae) фаунистические комплексы перьевых клещей обычно представлены двумя видами – одним видом из родов *Proctophyllodes* или *Joubertophyllodes* и одним видом из рода *Analges* (Миронов, 1985, 1996а). На трех обследованных видах овсянок, *Emberiza calandra*, *E. citrinella*, *E. hortulana*, и на пуночке *Plectrophenax nivalis* обнаружены специфичные виды родов *Proctophyllodes* и *Analges*. Экстенсивность инвазии видами рода *Procto-*

*phylloides* у этих хозяев очень высока, максимальная наблюдается у *P. ciae* на обыкновенной овсянке (97.5%), а для видов рода *Analges* – низкая и на том же хозяине для *A. nitzschi* составляет 12.5%. На черноголовой овсянке *E. melanocephala* и лапландском подорожнике *Calcarius lapponicus* найдены только виды рода *Proctophyllodes*, а на тростниковой овсянке *E. schoenichlus* обнаружены два вида семейства Proctophyllodidae, не встречающихся одновременно на одних и тех же особях *P. schoelnicli* (ЭИ 76.2%) и *J. modularis* (ЭИ 4.8%).

Завершая обзор состава паразитофауны перьевых клещей, можно утверждать, что для большинства видов воробьинообразных Нижнего Дона, исследованных в течение длительного периода и в существенном количестве (несколько десятков особей), фауна перьевых клещей выявлена в достаточно полной мере. Вместе с тем остается еще немало видов птиц, относительно редких или появляющихся в периоды миграций или зимовок, паразитофауна которых требует дальнейших исследований. Полученные данные по инвазии перьевыми клещами дают базовое представление об ее уровне у воробьинообразных изучаемого региона, поэтому дальнейшие исследования следует направить на изучение сезонной динамики инвазии в ходе размножения и миграций птиц.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Гостема № 1021051603202-7).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурдейная С.Я., Кивганов Д.А. 2009. Таксономическая характеристика клещей семейства Proctophyllodidae птиц, мигрирующих через о. Змеиный. Заповідна справа в Україні 15 (1): 71–75. [Burdejnaja S.J., Kivganov D.A. 2009. Zapovidna sprava v Ukraini 15 (1): 71–75. (In Russian)]
- Василев И.Д. 1959. Акари (Analgesoidea) по перата на гарвановите птици от семейство Corvidae в България. Известия на Зоологическия Институт Българската АН, София 8: 45–50. [Vassilev I.D. 1959. Analgesoidea im Gefieder von Rabenvogel der Familie Corvidae im Bulgarien. Izvestiya na Zoologicheskaya Institut, Bulgarskata AN, Sofiya 8: 45–51. [In Bulgarian with German summary]]
- Василев И.Д. 1960. Перови акари (Analgesoidea) по някои птици от България. Известия на Зоологическия Институт Българската АН, София 9: 431–437. [Vassilev I.D. 1960. Feather mites (Analgesoidea) on some birds in Bulgaria. Izvestiya na Zoologicheskaya Institut, Bulgarskata AN, Sofiya 9: 431–437. (In Bulgarian with English summary)]
- Василев И.Д. 1965. Перови акари на птици от Тракия. В кн.: Паспалев Г. (ред.). Фауна на Тракия. Т. 2. София, 121–155. [Vassilev I.D. 1965. Feather mites of birds in Trakia. In: Paspalev G. (ed.). Fauna na Trakia, Vol. 2. Sofia, 121–155. (In Bulgarian)]
- Догель В.А., Навцевич Н.Д. 1936. Паразитофауна городской ласточки. Ученые записки ЛГУ, серия биологических наук 3 (7): 80–113. [Dogel V.A., Navtsevich N. D. 1936. Parasite fauna of the house martin. Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta, seria biologicheskikh nauk 3 (7): 80–113. (In Russian)]
- Дубинин В.Б. 1951. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 1. Введение в их изучение. Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., Изд-во АН СССР, Т. 6, вып. 5, 363 с. [Dubinin V.B. 1951. Feather mites (Analgesoidea). Part I. Introduction to their study. Fauna SSSR. Paukoobraznye. Vol. 6, fasc. 5, 363 pp. (In Russian)]
- Дубинин В.Б. 1953. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 2. Семейства Epidermoptidae и Freyanidae. Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., Изд-во АН СССР, Т. 6, вып. 6., 412 с. [Dubinin V.B. 1953. Feather mites (Analgesoidea). Part II. Families Epidermoptidae and Freyanidae. Fauna SSSR. Paukoobraznye. Vol. 6, fasc. 6, 411 pp. (In Russian)]
- Дубинин В.Б. 1956. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 3. Семейство Pterolichidae. Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., Изд-во АН СССР, Т. 6, вып. 7, 812 с. [Dubinin V.B. 1956. Feather mites (Analgesoidea). Part III. Family Pterolichidae. Fauna SSSR, Paukoobraznye, Vol. 6, fasc. 7, 813 pp. (In Russian)]
- Ефремова Г.А. 1984. Перьевые клещи птущак семьи Hirundinidae у Беларуси. Вестн АН БССР, Серия биологических наук 2: 101–104. [Iafremova G.A. 1984. Feather mites of the family Hirundinidae of birds



- in Byelorussia. Vestsi Akademii navuk Belaruskai SSR, Seryia biialahichnykh navuk 2: 101–104. (In Belarussian)]
- Зехнов М.Н. 1946. Адаптивные явления у перьевых клещей галки. Доклады АН СССР 60 (7): 559–562. [Zekhnov M.N. 1946. Adaptation phenomena in feather mites of the jackdaw. Doklady Akademii nauk SSSR, n. s. 51: 559–562. (In Russian)]
- Зехнов М.Н. 1948. Динамика паразитофауны галки. Ученые записки Вологодского педагогического института, Серия биологическая 5: 29–116. [Zekhnov M.N. 1948. Dynamics of the parasite fauna of the jackdaw. Uchenye zapiski Vologodskogo pedagogicheskogo instituta, seria biologicheskaja, 5: 29–116. (In Russian)]
- Кивганов Д.А., Черничко Е.И. 2007. Перьевые клещи куликов Сиваша. Бранта: Сборник трудов Азово-Черноморской орнитологической станции, экология 10: 65–73. [Kivganov D.A., Chernichko E.I. 2007. The feather mites of waders of Sivash. Branta: Sbornik trudov Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi stantsii, Ecology 10: 65–73. (In Russian)]
- Кивганов Д.А., Черничко Е.И. 2009. Обзор перьевых клещей куликов юга Украины. Заповідна справа в Україні 15 (2): 87–92. [Kivganov D.A., Chernichko E.I. 2009. A review of feather mites from waders in the south of Ukraine. Zapovidna sprava v Ukraini 15 (2): 87–92. (In Russian)]
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: Списки видов. Зоологические исследования, Т. 14. М., Товарищество научных изданий КМК, 171 с. [Koblik E.A., Arkhipov V.Yu. 2014. Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR). Checklists. Zoologicheskie Issledovaniya, Vol. 14. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 171 pp. (In Russian)]
- Марков Г.С. 1939. Динамика паразитофауны скворца. Ученые записки ЛГУ, Серия биологических наук 43(11): 172–212. [Markov G.S. 1939. The dynamics of the parasite fauna of the starling. Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta, Seria biologicheskikh nauk 43: 172–212. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1983а. Перьевые клещи (Sarcoptiformes, Analgoidea) воробьиных Нижнесви́рского заповедника. В кн: Биби́кова Л.А. (ред.) Паразитологические исследования в заповедниках. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР, М., 82–94. [Mironov S.V. 1983a. Feather mites (Sarcoptiformes, Analgoidea) of Passeriformes of the Nizhnyesvirsk Preserve. In: Bibikova L.A. (ed.). Parazitologicheskie issledovaniia v zapovednikakh. Sbornik Nauchnykh Trudov TsNIL Glavokhoty RSFSR, Moscow, 82–94. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1983б. Перьевые клещи рода *Trouessartia* фауны СССР с описанием новых видов (Analgoidea). Паразитология 17 (5): 361–369. [Mironov S.V. 1983b. Feather mites of the genus *Trouessartia* of the USSR fauna and descriptions of new species (Analgoidea). Parazitologiya 17 (5): 361–369. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1985. Перьевые клещи родов *Analges* и *Pteronyssoides* Европейской части СССР (Sarcoptiformes, Analgoidea). Паразитологический сборник 33: 159–208. [Mironov S.V. 1985. Feather mites of the genera *Analges* and *Pteronyssoides* from the European part of the USSR (Sarcoptiformes, Analgoidea). Parazitologicheskii Sbornik 33: 159–208. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1987. Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожи птиц. Паразитологический сборник 34: 114–132. [Mironov S.V. 1987. Morphological adaptations of feather mites to different types of plumage and skin of birds. Parazitologicheskii Sbornik 34: 114–132. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1989. Обзор перьевых клещей подсемейства *Pteronyssinae* фауны СССР (Analgoidea, Avenzoariidae). Паразитологический сборник 35: 96–124. [Mironov S.V. 1989. A review of the feather mites of the subfamily *Pteronyssinae* from the USSR (Analgoidea, Avenzoariidae). Parazitologicheskii Sbornik 35: 96–124. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1996а. Перьевые клещи воробьиных Северо-Запада России. Паразитология 30 (6): 521–539. [Mironov S.V. 1996a. Feather mites of the passerines in the North-West of Russia. Parazitologiya 30 (6): 521–539. (In Russian)]
- Миронов С.В. 1996б. Новый род перьевых клещей семейства *Pterodectinae* (Analgoidea: Proctophyllodidae). Паразитология 30 (5): 398–403. [Mironov S.V. 1996b. A new genus of feather mites of the subfamily *Pterodectinae* (Analgoidea: Proctophyllodidae). Parazitologiya 30 (5): 398–403. (In Russian)]
- Миронов С.В. 2000. Сезонная динамика численности перьевого клеща *Monojoubertia microphylla* (Astigmata: Analgoidea: Proctophyllodidae) на зяблике *Fringilla coelebs*. Паразитология 34 (6): 457–469. [Mironov S.V. 2000. Seasonal dynamics of the feather mite *Monojoubertia microphylla* (Astigmata: Analgoidea: Proctophyllodidae) on the chaffinch *Fringilla coelebs*. Parazitologiya 34 (6): 457–469. (In Russian)]
- Миронов С.В. 2016. Глава V. Паразито-хозяйинные отношения клещей парвотряда Psoroptidia (Acariformes: Astigmata) с птицами. В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Козволюция паразитов и хозяев. Труды Зоологического института РАН, 320, Приложение 4, Санкт-Петербург, издательство ЗИН РАН, 264–348. [Mironov S.V. 2016. Chapter V. Host-parasite relations of mites of the parvorder Psoroptidia (Acariformes: Astigmata) with birds. In: Galaktionov K.V. (ed.). Coevolution of Parasites and Hosts. Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 320, Supplement 4, Saint Petersburg, publisher: Zoological Institute RAS, 264–348. (In Russian)]

- Садекова Л.Х., Ахметзянова Н.Ш. 1978. Динамика зараженности птиц Татарии эктопаразитами. В кн.: Этапы и темпы становления прибрежных биоценозов. М., Наука, 53–65. [Sadekova L.Kh., Akhmetzianova N.Sh. 1978. Dynamics of ectoparasite invasion of birds in Tataria. In: *Etapy i tempy stanovleniya pribrezhnykh biotsenozov*, Moscow, Nauka, 53–65. (In Russian)]
- Чернобай В.Ф. 1969. Паразиты врановых птиц Нижнего Поволжья. В кн.: Марков Г.С. (ред.). Паразитические животные Волгоградской области. Волгоград, Волгоградский педагогический институт, 166–197. [Chernobay V.F. 1969. Parasite fauna of corvine birds of the lower Volga. In: Markov G.S. (ed.). *Paraziticheskie zhivotnye Volgograskoy oblasti*. Volgograd, Volgogradskii pedagogicheskii institut, 166–197. (In Russian)]
- Шумило Р.П., Лоянич А.А. 1968. Клещи подотряда Sarcoptiformes от синиц Молдавии. В кн.: Ярошенко М.А. (ред.). Паразиты животных и растений, вып. 4. М.–Л., Наука, 199–209. [Shumilo R.P., Loyanich A.A. 1968. The mites of suborder Sarcoptiformes from tits in Moldavia. In: Yaroshenko M.A. (ed.). *Parazity zhivotnykh i rasteniy*, Vol. 4. Moscow–Leningrad, Nauka, 199–209. (In Russian)]
- Шумило Р.П., Миронов С.В. 1983. Перьевые клещи (Acariformes: Analgoidea) воробьиных птиц. Молдавии Известия АН МССР, Серия биологических и химических наук 2: 75–76. [Shumilo R.P., Mironov S.V. 1983. Feather mites (Acariformes: Analgoidea) of passerine birds of Moldavia. *Izvestiya Akademii nauk Moldavskoi SSR, Seria biologicheskikh i khimicheskikh nauk* 2: 75–76. (In Russian)]
- Шумило Р. П., Миронов С.В. 1987. Перьевые клещи воробьиных (Passeriformes) Юго-запада европейской части СССР. В кн.: Спасский А.А. (ред.). Паразиты и паразитоценозы животных и растений Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, Штиинца, 139–152. [Shumilo R.P., Mironov S.V. 1987. Feather mites of passeriform birds (Passeriformes) in the southwest European part of the USSR. In: Spassky A.A. (Ed.). *Parazity zhivotnykh i rasteniy Dnestrovsko-Prutskogo mezhdurechya*. Kishinev, Shitiintza, 139–152. (In Russian)]
- Шумило Р.П., Тихон Е.И. 1972. Клещи Proctophyllodidae (Acariformes, Analgoidea) жаворонков Молдавии. Известия АН МССР, Серия биологических и химических наук 4: 57–61. [Shumilo R.P., Tikhon E.I., 1972. Proctophyllodidae (Acariformes: Analgoidea) of larks of Moldavia. *Izvestiya Akademii nauk Moldavskoi SSR, Seria biologicheskikh i khimicheskikh nauk* 4: 57–61. (In Russian)]
- Atyeo W.T. 1967. Four new species of *Monojoubertia* from one species of bird (Analgoidea: Proctophyllodidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 40: 458–465.
- Atyeo W.T. 1971. Analgoid mites (Proctophyllodidae) from the Dicaeidae (Aves: Passeriformes). *Journal of the Australian Entomological Society* 10: 37–42.
- Atyeo W.T., Braasch N.L. 1966. The feather mite genus *Proctophyllodes* (Sarcoptiformes: Proctophyllodidae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 5: 1–354.
- Atyeo W.T., Gaud J. 1970. The feather mite genus *Monojoubertia* Radford, 1950 (Analgoidea: Proctophyllodidae). *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum, Hamburg* 4: 145–155.
- Atyeo W.T., Gaud J. 1971. A new genus of feather mites near *Proctophyllodes* Robin, 1877 (Analgoidea: Proctophyllodidae). *Journal of the Georgia Entomological Society* 6: 43–50.
- Badek A., Dabert M., Mironov S.V., Dabert J. 2008. New species of the genus *Proctophyllodes* (Analgoidea, Proctophyllodidae) from the Cetti's warbler *Cettia cetti* (Passeriformes; Sylviidae) with DNA barcode data. *Annales Zoologici* 58 (2): 397–402.
- Balat F., Breuer G. 1955. Beitrage zur Ektoparasitenfauna de Vogel in der Umbergung von Szentgal. *Academiae Scientiarum Hungaricae* 5 (1): 29–38.
- Behnke J.M., McGregor P. K., Shepherd M., Wiles R., Barnard C., Gilbert F.S., Hurst J. 1995. Identity, prevalence and intensity of infestation with wing feather mites on birds (Passeriformes) from the Setubal Peninsula of Portugal. *Experimental and Applied Acarology* 19: 443–458.
- Berlese A. 1882–1899. *Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia ruperta*. Padova, fasc. 1–101.
- Bochkov A.V., Mironov S.V. 2011. Phylogeny of mammal-associated psoroptidian mites (Acariformes: Astigmata: Psoroptidia): view of morphologists. *Invertebrate Systematics* 25: 22–59.
- Burdejnaja S.J., Kivganov D.A. 2010. A new species of the genus *Proctophyllodes* (Analgoidea: Proctophyllodidae) from golden oriole. *Vestnik zoologii* 45 (1): e-28–e-30. <https://doi.org/10.2478/v10058-011-0004-7>
- Canestrini G., Kramer P. 1899. *Demodicidae und Sarcoptidae*. Das Tierreich. Bd. 7. Berlin, Friedländer und Son, 193 pp.
- Černý V. 1964. Príspevek k poznani perovych roztocu (Analgesoidea) z uzemi CSSR. 2. *Ceskoslovenska Parazitologica* 11: 65–69.
- Černý V. 1965. Feather mites (Analgesoidea) from birds trapped at the Falsterbo bird station, Southern Sweden. *Acta Universitatis Lundensis, Sectio 2*, 8: 1–8.
- Černý V. 1971. Zur Kenntniss der Federmilben (Arach., Acar.) von schweizerischen Vogeln. *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft* 44 (3/4): 285–298.

- Černý V. 1977. The feather mite species new for Czechoslovakia (Acarina, Analgoidea). *Folia Parasitologica* 24: 62.
- Černý V. 1978. *Proctophyllodes balati* sp. n., a new species of feather mites (Analgoidea, Proctophyllodidae) from the bearded titmouse. *Folia Parasitologica* 25: 222.
- Černý V. 1979a. *Proctophyllodes remizicola* sp. n., a new species of feather mites (Analgoidea, Proctophyllodidae) from the penduline tit. *Folia Parasitologica* 26: 96.
- Černý V. 1979b. Feather mites (Sarcoptiformes, Analgoidea) of some warblers from Czechoslovakia. *Folia Parasitologica* 26: 81–84.
- Černý V. 1980. Über einige Vogelmilbenarten aus Serrahn. *Zoologische Rdb. Neubrandenburg* 1: 28–29.
- Černý V. 1990. Faunistic records from Czechoslovakia. Acari: Sarcoptiformes. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 87: 159–160.
- Černý V., Schumilo R.P. 1973. Two new species of feather mites (Analgoidea) from the USSR. *Folia Parasitologica* 20: 367–368.
- Constantinescu I. C., Chișamera G.B., Petrescu A., Costică A. 2018. Two new species of feather mites (Acarina: Psoroptidia) from the oriental magpie-robin, *Copsychus saularis* (Passeriformes: Muscipidae). *Acarologia* 58 (2): 313–331. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20184244>
- Dabert J. 1997. Psoroptides: Analgoidea, Freyanoidea, Pterolichoidea. In: Razowski, J. (ed.). Checklist of Animals of Poland. Vol. IV, Part I–XXXI, Porifera – Symphylla. Kraków, Wydawnictwo Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, 242–247.
- Dabert. 2000. Feather mites (Acari, Astigmata) of water birds of the Slonsk Nature Reserve with the description of a new species. *Biological Bulletin of Poznań* 37 (2): 303–316.
- Dabert J. 2005. Feather mites (Astigmata, Pterolichoidea, Analgoidea) and birds as models for cophylogenetic studies. *Phytophaga* 14: 409–424.
- Dabert J., Mironov S.V. 1999. Origin and evolution of feather mites (Astigmata). *Experimental and Applied Acarology* 23 (6): 437–454.
- Dabert J., Nattress B., Anna Labrzycka A. 2010. *Anhemialges bakeri* sp. nov. (Analgoidea, Analgidae) – a new species of feather mite from the Common Chiffchaff *Phylloscopus collybita* (Passeriformes, Sylviidae) from England. *Acta Parasitologica* 55 (4): 392–398. <https://doi.org/10.2478/s11686-010-0048-9>
- Dabert J., Mironov S.V., Dabert M. 2021. The explosive radiation, intense host-shifts, and long-term failure to diverge in the evolutionary history of the feather mite genus *Analges* (Acariformes: Analgidae) from the European passerines – a molecular approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, XX: zlab057 (1–22). <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab057>
- Díaz-Real J., Serrano D., Pérez-Tris J., Fernández-González S., Bermejo A., Calleja J. A., Jovani R. 2014. Repeatability of feather mite prevalence and intensity in passerine birds. *PLoS ONE* 9: e107341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107341>
- Faccini J., Atyeo W.T. 1981. Generic revision of the Pteronyssinae and Hyonyssinae (Analgoidea, Avenzoariidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 133: 20–72.
- Fain A. 1965. A review of the family Epidermoptidae Trouessart, parasitic on the skin of birds (Acarina, Sarcoptiformes). *Verhandelingen van de Koninklijke vlaamse Academie voor wetenschappen, letteren en schone Kunsten van België, Klasse de wetenschappen* 84: Pt. 1: 1–176 (text), Pt. 2: 1–144 (illustrations).
- Galloway T.D., Proctor H.C., Mironov S.V. 2014. Chapter 5. Chewing Lice (Insecta: Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) and Feather Mites (Acari: Astigmatina: Analgoidea, Pterolichoidea): Ectosymbionts of Grassland Birds in Canada. In: Cárcamo H.A., Giberson D.J. (eds). *Arthropods of Canadian Grasslands*, Vol. 3, Biodiversity and Systematics, Part 1. Biological Survey of Canada, 139–188.
- Gaud J. 1974. Quelques especes nouvelles de Sarcoptiformes plumicoles (Analgidae et Dermoglyphidae) parasites d'oiseaux d'Europe. *Acarologia* 15 (4): 724–758.
- Gaud J., Atyeo W.T., 1967. Genres nouveaux de la famille Analgidae, Trouessart & Mégnin. *Acarologia* 9 (4): 447–464.
- Gaud J., Atyeo W.T. 1975. Gabuciniidae, famille nouvelle de Sarcoptiformes plumicoles. *Acarologia* 16 (4): 522–561.
- Gaud J., Atyeo W.T. 1982. Specificité parasitaire chez les acariens sarcoptiformes plumicoles *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A* 123: 247–254.
- Gaud J., Atyeo W.T. 1985. Les acariens du genre *Pteronyssoides* (Analgoidea, Avenzoariidae) parasites des hirondelles euroafricaines. *Acarologia* 26 (3): 295–306.
- Gaud J., Atyeo W.T. 1986. Les *Trouessartia* (Analgoidea, Trouessartiidae) parasites des hirondelles de l'Ancien Monde. 1. Le groupe *appendiculata*. *Acarologia* 27 (3): 264–274.
- Gaud J., Atyeo W.T. 1987. Les *Trouessartia* (Analgoidea, Trouessartiidae) parasites des hirondelles de l'Ancien Monde. 1. Le groupe *minutipes*. *Acarologia* 28 (4): 367–379.

- Gaud, J., Atyeo W.T. 1996 Feather mites of the World (Acarina, Astigmata): the supraspecific taxa. Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques 277, Pt. 1: 1–193 (text), Pt. 2: 1–436 (illustrations).
- Gaud J., Till W.M. 1961. Suborder Sarcoptiformes. In: Zumpt F. (ed.). The Arthropod Parasites of Vertebrates in Africa South of the Sahara (Ethiopian Region). Vol. I. Chelicerata. Publications of the South African Institute of Medical Research № 1. Vol. IX. Johannesburg, South African Institute of Medical Research, 180–352.
- Hernandes F.A. 2020. A review of the feather mite family Gabuciniidae Gaud & Atyeo (Acariformes Astigmata: Pterolichoidea) of Brazil, with descriptions of eleven new species. Zootaxa 4747 (1): 1–53. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4747.1.1>
- Hernandes F.A., Valim M.P. 2014. On the identity of two species of Proctophyllodidae (Acari: Astigmata: Analgoidea) described by Herbert F. Berla in Brazil, with a description of *Lamelloedectes* gen. nov. and a new species. Zootaxa 3794 (1): 179–200. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3794.1.8>
- Hill D.S., Wilson N., Corbet G.B., 1967. Mites associated with British species of *Ornithomyia* (Diptera: Hippoboscidae). Journal of Medical Entomology 4 (2): 102–122.
- Jablonska J. 1965. Mites of the group Analgesoidea occurring on Paridae and Regulidae during the autumn migration over the coast of Polish Baltic. Acta Parasitologica Polonica 13 (32): 321–336.
- Jablonska J. 1970. The occurrence of Analgesoidea mites (Acarina) on turdid birds (Turdidae) during the spring and autumn migration on their hosts in Poland. Acta Parasitologica Polonica 18 (47): 521–550.
- Klimov P.B., Mironov S.V., OConnor B.M. 2017a. Convergent and unidirectional evolution of extremely long aedeagi in the largest feather mite genus, *Proctophyllodes* (Acari: Proctophyllodidae): evidence from comparative molecular and morphological phylogenetics. Molecular Phylogenetics and Evolution 114 (September): 212–224. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.06.008>
- Klimov P.B., Mironov S.V., OConnor B.M. 2017b. Detecting ancient co-dispersals and host shifts by double dating of host and parasite phylogenies: application in proctophyllodid feather mites associated with passerine birds. Evolution 71 (10): 2381–2397. <https://doi.org/10.1111/evo.13309>
- Kolarova N.T. 2010. A new feather mite species of the subfamily Analginae (Acari, Astigmata, Analgidae) from the Savi's warbler *Locustella luscinioides* (Aves, Passeriformes) in South Dobrudzha, Bulgaria. Acta Parasitologica 55 (4): 414–418. <https://doi.org/10.2478/s11686-010-0046-y>
- Kolarova N.T., Mitov P.G. 2008. Feather Mites of the Superfamily Analgoidea (Acari: Astigmata) from Passerines (Aves: Passeriformes) in South Dobrudzha, Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica, Supplement 2: 91–102.
- Krantz G.W., Walter D.E. (Eds). 2009. A Manual of Acarology. 3rd Edition. Lubbock, Texas Tech University Press, 807 pp.
- Lichard M. 1962. Perove roztoce (Analgesoidea) niekotorych vtakov prirodnei rezervacie Sur pri Bratislave. Časopis Slovenskej akadémie vied, Biologia 17 (7): 532–537.
- Mack-Fira V., Cristea M. 1962. Acarieni plumicoli (Analgesoidea) din R.P.R. Analele Universității București, Seria Stiintele Naturii 11 (33): 245–250. [In Romanian]
- Mack-Fira V., Cristea M. 1966a. Sur quelques especes d'Analgesides (Analgesoidea) en Roumanie. Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa", Bucarest 6: 71–82.
- Mack-Fira V., Cristea M. 1966b. Proctophyllodides du Roumanie et consideration systematiques sur deux especes du genre *Proctophyllodes* Robin, 1868. Acarologia 8 (4): 680–695.
- Mack-Fira V., Cristea M. 1967. Despre trei specii de Analgesidae (Analgesoidea) du Roumanie. Analele Universității București, Seria Stiintele Naturii 16: 27–29. [In Romanian]
- Mack-Fira V., Cristea M. 1968a. Analgesidae (Analgesoidea) parasite pe pasarile din Romania. Studii si Cercetari de Biologie, Série Zoologie 20 (4): 361–373. [In Romanian]
- Mack-Fira V., Cristea M. 1968b. Proctophyllodidae (Analgesoidea) from the Romanian fauna. Analele Universității București, Seria Stiintele Naturii 17: 35–43.
- Mehl R. 1979. Checklist of Norwegian ticks and mites (Acari). Fauna Norvegica, Norwegian Journal of Entomology, Serie B 26 (1): 31–45.
- Meléndez L., Laiolo P., Mironov S., García M., Magaña O., Jovani R. 2014. Climate-driven variation in the intensity of a host-symbiont animal interaction along a broad elevation gradient. PLoS ONE 9: e101942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101942>
- Matthews A.E., Larkin J.L., Raybuck D.W., Slevin M.C., Stoleson S.H., Boves T.J. 2018. Feather mite abundance varies but symbiotic nature of mite-host relationship does not differ between two ecologically dissimilar warblers. Ecology and Evolution 8 (2): 1227–1238. <https://doi.org/10.1002/eec3.3738>
- Mironov S.V. 1997. Contribution to the feather mites of Switzerland with descriptions of five new species (Acarina: Sarcoptiformes). Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft 70: 455–471.
- Mironov S.V. 1999. Feather mites: general morphological adaptations, phylogeny and coevolutionary relationships with birds. Ekologija (Vilnius, Lithuania) 2: 57–66.
- Mironov S.V. 2003. On some problems in the systematics of feather mites. Acarina 11 (1): 3–29.

- Mironov S.V. 2006. Feather mites of the genus *Montesauria* Oudemans (Astigmata: Proctophyllodidae) associated with starlings (Passeriformes: Sturnidae) in the Indo-Malayan region, with notes on the systematics of the genus. *Acarina* 14 (1): 21–41.
- Mironov S.V. 2009a. Phylogeny of feather mites of the subfamily Pterodectinae (Astigmata: Proctophyllodidae) and their host associations with passerines (Aves: Passeriformes). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 313 (2): 97–118.
- Mironov S.V. 2009b. On identity of the type species of the feather mite genus *Anhemialges* Gaud 1958 (Astigmata: Analgidae), with the description of a new genus of the analgid subfamily Megniniinae. *Acarina* 17 (1): 57–64.
- Mironov S.V. 2012. New species of the feather mite genus *Proctophyllodes* Robin, 1877 (Acari: Analgoidea: Proctophyllodidae) from European passerines (Aves: Passeriformes), with an updated checklist of the genus. *Acarina* 20 (2): 130–158.
- Mironov S.V. 2019. A new species of the feather mite genus *Analges* Nitzsch, 1818 (Acariformes: Analgidae) from the Streaked Spiderhunter *Arachnothera magna* (Passeriformes: Nectariniidae), with a renewed diagnosis and world checklist to the genus. *Acarina* 27 (1): 19–43. <https://doi.org/10.21684/0132-8077-2019-27-1-19-43>
- Mironov S.V., Chandler C.R. 2020. Feather mites of the genus *Trouessartia* (Acariformes: Trouessartiidae) from passerines (Aves: Passeriformes) in Georgia, USA. *Zootaxa* 4860 (1): 1–54. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4860.1.1>
- Mironov S.V., Doña J., Jovani R. 2015. A new feather mite of the genus *Dolichodectes* (Astigmata: Proctophyllodidae) from *Hippolais polyglotta* (Passeriformes: Acrocephalidae) in Spain. *Folia Parasitologica* 62: 32 (1–8).
- Mironov S.V., Galloway T.D. 2006. New and little-known species of the feather mites (Acari: Analgoidea: Pteronyssidae) from birds in North America. *The Canadian Entomologist* 138 (2): 165–188.
- Mironov S.V., Galloway T.D. 2019. Feather mites of the genus *Trouessartia* Canestrini (Acariformes: Trouessartiidae) from swallows (Passeriformes: Hirundinidae) in Canada. *Zootaxa* 4568 (1): 1–39. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4568.1.1>
- Mironov S.V., Galloway T.D. 2021. Feather mites of the subfamily Pterodectinae (Acariformes: Proctophyllodidae) from passerines and kingfishers in Canada. *Zootaxa* 5016 (1): 1–55. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5016.1.1>
- Mironov S.V., Hernandez F.A. 2020. Taxonomic notes on feather mite species (Acariformes: Analgoidea) described by Adolf Eduard Grube. *Acarina* 28 (2): 213–220. <https://doi.org/10.21684/0132-8077-2020-28-2-213-220>
- Mironov S.V., Literak I., Capek M., Koubek P. 2010. New species of the feather mite subfamily Pterodectinae (Astigmata: Proctophyllodidae) from passerines in Senegal. *Acta Parasitologica* 55 (4): 399–413.
- Mironov S.V., Literak I., Sychra O. 2018. Two new species of the feather mite genus *Mesalgoides* Gaud and Atyeo (Acariformes: Psoroptoididae) from European serins (Passeriformes: Fringillidae). *Acarina* 26 (1): 97–110. <https://doi.org/10.21684/0132-8077-2018-26-1-97-110>
- Mironov S.V., Proctor H.C. 2008. The probable association of feather mites of the genus *Ingrassia* Oudemans, 1905 (Analgidae: Xolalgidae) with the blue penguin *Eudyptula minor* (Aves: Sphenisciformes) in Australia. *Journal of Parasitology* 94: 1243–1248.
- Mironov S.V., Proctor H.C., Barreto M., Zimmerman J. 2007. New feather mites of the family Gabuciniidae (Astigmata: Pterolichoidea) from New World raptors (Aves: Falconiformes). *The Canadian Entomologist* 139 (6): 1–21.
- Mironov S.V., Sayakova Z.Z. 2001. A new feather mite of the genus *Corydolichus* Gaud, 1966 (Pterolichoidea: Ochrolichidae) from larks of the genus *Calandrella* (Passeriformes: Alaudidae). *Acarina* 9 (2): 241–246.
- Mironov S.V., Wauthy G. 2005. A review of the feather mite genus *Pteronyssoides* Hull, 1931 (Astigmata: Pteronyssidae) from African and European passerines (Aves: Passeriformes) with analysis of mite phylogeny and host associations. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie* 75: 155–214.
- Mironov S.V., Wauthy G. 2006. Systematic review of feather mites of the genus *Sturnotrogus* Mironov, 1989 (Astigmata: Pteronyssidae) from starlings (Passeriformes: Sturnidae) in Africa and Europe. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie* 76: 55–81.
- Mrciak M., Brander T. 1967. Milbenfunde an Vögeln in gebieten Finnlands. *Lounais-Hämeen Luonto, Helsinki* 25: 1–6.
- Negm M.W., Hassan M.H. 2019. Redescription of the feather mite *Gabucinia delibata* (Robin, 1877) (Astigmata: Gabuciniidae), newly recorded from the hooded crow, *Corvus cornix* (Linnaeus, 1758) (Passeriformes: Corvidae) in Egypt. *Journal of Basic and Applied Zoology* 80: 24. <https://doi.org/10.1186/s41936-019-0091-5>
- Norton R.A., Kethley J.B., Johnston D.E., O'Connor B.M. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Wrensch D., Ebbert M.A. (eds). *Evolution and diversity of sex ration in insects and mites*. New York, Chapman and Hall, 8–99.
- O'Connor B.M. 2009. Cohort Astigmatina. In: Krantz G.W., Walter D.E. (eds). *A Manual of Acarology*. 3rd Edition. Lubbock, Texas Tech University Press, 565–657.



- Orwig K.R. 1968. The genera and species of the feather mite subfamily Trouessartinae except *Trouessartia* (Acarina: Proctophyllodidae). Bulletin of the University of Nebraska State Museum 8: 1–187.
- Park C., Atyeo W.T. 1971. A generic revision of the Pterodectinae, a new subfamily of feather mites (Sarcoptiformes: Analgoidea) Bulletin of the University of Nebraska State Museum 9 (3): 39–88.
- Proctor H.C. 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): ecology, behavior and evolution. Annual Review of Entomology 48: 185–209.
- Proctor H.C., Jones D.N. 2004. Geographical structure of feather mite assemblage from the Australian brush-turkey (Aves: Megapodidae). Journal of Parasitology 90 (1): 60–66.
- Santana F. 1976. A review of the genus *Trouessartia* (Analgoidea, Allopidae). Journal of Medical Entomology. Supplement 1, 128 pp.
- Sayakova Z.Z., Doszhanov T.N., 2003. Feather mites of hirundinid birds from the south and south-east of Kazakhstan. Acarina 11 (1): 91–97.
- Siepel H., Cremers H., Vierbergen B. 2016. Provisional checklist of the astigmatic mites of the Netherlands (Acari: Oribatida: Astigmatina). Nederlandse Faunistische Mededelingen 47: 49–88.
- Valim M.P., Hernandez F.A. 2010. A systematic review of feather mites of the *Pterodectes* generic complex (Acari: Proctophyllodidae) with redescrptions of species described by Vladimír Černý. Acarina 18 (1): 3–35.
- Vassilev I. 1957. Acariens (Analgesoidea) sur les plumes des oiseaux en Bulgarie. Comptes rendus de l'Académie Bulgare des Sciences 10 (4): 337–339.
- Vassilev I. 1959. Fur die wissenschaft neue Analgesoidea aus Bulgarien. Comptes rendus de l'Académie Bulgare des Sciences 12 (3): 243–245.
- Villa S.M., Le Bohec C., Koop J.A.H., Proctor H.C., Clayton D.H. 2013. Diversity of feather mites (Acari: Astigmata) on Darwin's finches. The Journal of Parasitology 99 (5): 756–762. <https://doi.org/10.1645/12-112.1>
- Walter G., Massa R. 1987. Ein Beitrag zur Ektoparasitenfauna der Zurgvogel in Norditalien. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 103 (5): 523–527.
- Wang Zi-Ying, Li Xiao-Ling, Mu Ning, Chang Huiqun, Liu Huai. 2020. Four new feather mites of the genus *Mesalgoides* Gaud & Atyeo (Acariiformes: Psoroptoididae) from passerines (Aves: Passeriformes) of China. Systematic and Applied Acarology 25 (2): 236–254. <https://doi.org/10.11158/saa.25.2.6>
- Zamec R., Fend'a P. 2012. New records of feather mites (Acari, Astigmata) from Slovakia. Folia Faunistica Slovaca 17 (3): 257–259.

## BIODIVERSITY OF FEATHER MITES PARASITIZING PASSERINES OF THE LOWER DON AND QUANTITATIVE INDICES OF INVASION

S. V. Mironov, A. V. Zabashta, L. L. Malyshev

**Keywords:** Astigmata, Analgoidea, Passeriformes, host-parasite associations, invasion

### SUMMARY

The study presents results of long term investigation of biodiversity and quantitative invasion indices of feather mites parasitizing passerines in the Lower Don area. In the period from 2001 to 2019, we examined 2246 bird individuals belonging to 85 species, 47 genera and 23 families, that comprise the majority of passerine species occurring in this area. On 83 passerine species were recovered 86 feather mite species belonging to 15 genera, 7 families and 2 superfamilies (Analgoidea and Pterolichoidea). A detailed taxonomic analysis of parasite fauna has been carried out. Among found feather mite species, four species have been recorded for the first time in Russia: *Proctophyllodes balati* Černý, 1978, *P. remizicola* Černý, 1979, *P. cetti* Badek, Mironov et Dabert, 2008 (Proctophyllodidae) and *Corydolichus calandrellicolus* Mironov et Sayakova, 2001 (Ochrolichidae). Faunal complexes of feather mites of all examined passerine families and their peculiarities in the examined region have been analyzed. Based on the data on feather mite numbers accumulated during our long term study, quantitative indices of feather mite invasion (intensity and prevalence) have been inferred for each mite species from each examined avian host.

УДК 595.77

## ПЛОТНОСТЬ ОКРЫЛЕННЫХ ФОРМ ОЛЕНЬЕЙ КРОВСОСКИ *LIPORTENA CERVI* (LINNAEUS, 1758) В РАЗЛИЧНЫХ БИОТОПАХ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ЗАРАЖЕНИЯ ОСНОВНОГО ХОЗЯИНА НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Н. В. Седихин<sup>a,b,\*</sup>, А. В. Дмитриюков<sup>c</sup>

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

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

<sup>b</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,

Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

<sup>c</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,

Университетская наб., д. 7–9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: sedoi1995@mail.ru; Nickolai.Sedikhin@zin.ru

Поступила в редакцию 29.11.2021 г.

После доработки 12.01.2022 г.

Принята к публикации 13.01.2022 г.

Приведены результаты исследований по определению плотности и распространению окрыленных форм оленьей кровососки *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758) в различных биотопических условиях на территории Ленинградской области, а также информация о зараженности основных прокормителей – европейских лосей *Alces alces* (Linnaeus, 1758). Определение численности окрыленных форм было проведено методом маршрутного учета с привязкой к биотопам. Продолжительность периода лёта составляет более 91 дня (с 18 июля по 17 октября). Массовый лёт начинается с 8–10 августа и продолжается до 18–20 сентября. Плотность кровососок > 50 экз./10 мин регистрировалась в период с 31 августа по 16 сентября. Основными биотопами, в которых наблюдалось значительное число окрыленных форм, являлись: смешанные ельники черничники с наличием сфагнума в ЖНП (max = 35 экз./10 мин); зарастающие молодняками естественные поляны, перелески (max = 81.4 экз./10 мин) и линейные объекты (ЛЭП, Газо/Нефтепроводы) (max = 31.1 экз./10 мин); сфагновые и увлажненные разнотравные сосняки (max = 83.3 экз./10 мин); окраины верховых и переходных болот (max = 120.9 экз./10 мин); богатые разнотравные и увлажненные березняки (max = 155 экз./10 мин); молодняки, возобновляемые после сплошных и постепенных рубок (max = 213.3 экз./10 мин); осинники кисличники с высоким естественным отпадом осины (max = 264.2 экз./10 мин). Впервые получены количественные данные о численности паразитирующих особей оленьей кровососки на лосях в осенне-зимний период для Ленинградской области, которые свидетельствуют об интенсивном заражении различных половозрастных групп: минимальное значение 17 экз./дм<sup>2</sup> (взрослая самка, 26.12), максимальное значение 455 экз./дм<sup>2</sup> (полуторагодовалый самец, 21.11).

**Ключевые слова:** оленья кровососка, *Lipoptena cervi*, плотность, зараженность, европейский лось, *Alces alces*

DOI: 10.31857/S0031184722010021



Оленья кровососка *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758) является кровососущим облигатным моноксенным паразитом оленевых (Cervidae). Как представитель семейства Hippoboscidae оленья кровососка характеризуется живорождением – и яйцо, и личинка до последней стадии перед превращением в куколку развиваются в теле имаго. После отрождения в шерсти хозяина предкуколка опадает на землю, а ее покровы затвердевают (Балашов, 1996, 2009). Куколка, находящаяся внутри пупария, полностью неподвижна, приспособлена к перенесению неблагоприятных климатических условий зимы (Kaunisto et al., 2015; Бахтушкина, 2018). В условиях Северо-Запада России окрыленные формы имаго активно нападают на людей и основных прокормителей – европейского лося *Alces alces* (Linnaeus, 1758) и европейскую косулю *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). По литературным данным массовое появление и, соответственно, нападение мух начинаются со второй половины августа и продолжаются до середины октября (Попов, 1965). Насекомое подстерегает потенциальную жертву в месте своего вылупления, однако может почувствовать движущийся объект на расстоянии и подлететь к нему. В зависимости от условий окружающей среды мухи могут подлетать к потенциальной жертве с расстояния до 50 м. При низкой температуре данное расстояние уменьшается до 15 м (Иванов, 1974, 1975; Буракова, 2002). Попав на тело прокормителя, представители обоих полов сбрасывают крылья и начинают питаться. В течение первых трех недель, согласно данным Бураковой (2002), происходит «созревание» мух – «темнеет окраска покровов, голова втягивается в плечевые выросты груди, атрофируются крыловые мышцы, увеличивается размер брюшка, проявляется половой диморфизм и наблюдается половая активность». Самка воспроизводит предкуколок на протяжении всего периода паразитирования. Жизнь паразитов на хозяине продолжается, по разным оценкам, до марта следующего года (Попов, 1965).

Паразитируя, кровососки ежедневно потребляют до 0.006 г крови, доставляют беспокойство, дискомфорт, а при большой зараженности и наносят весомый ущерб организму хозяина (Иванов, 1974; Madslien et al., 2011). В течение последних десятилетий в Финляндии и Норвегии наблюдается увеличение численности популяции оленьей кровососки (Kaunisto et al., 2011; Meier et al., 2014), связанное, по всей вероятности, с высокой численностью прокормителей. Поэтому возникла опасность широкого распространения и массового «освоения» кровосоской более северных регионов и других хозяев, в частности *Rangifer tarandus* (Paakkonen, 2012).

Исследования численности окрыленных форм оленьей кровососки на Северо-Западе России ранее практически не проводились. Чаще всего в публикациях указывались лишь усредненные или единичные значения количественных параметров лётной активности. Из отечественных материалов по *L. cervi* наиболее известны работы Попова (1965) и Балашова (1996) в Ленинградской области, Иванова (1974, 1975) в Республике Беларусь и Варнакова (1977) в Вологодской области. Объективных сведений о зараженности основных хозяев в отечественной литературе для данного региона авторами выявлено не было.

В цели настоящего исследования входило: установление сроков, динамики и количественных характеристик лётной активности *L. cervi*; выявление максимальных и минимальных значений плотности для распространенных лесорастительных формаций южной и средней тайги; выявление основных биотопов Ленинградской области, в которых наблюдается высокая плотность окрыленных форм паразита; определение

количественных параметров зараженности лесей оленьей кровосоской на территории исследуемого региона. Для достижения целей были поставлены следующие задачи: получение количественных данных о лётной активности и плотности оленьей кровососки методом маршрутного учета с привязкой к различным биотопам; получение образцов шкур основного прокормителя – европейского лося – и последующая их обработка; сравнение полученных расчетных результатов с предыдущими изысканиями по данной тематике.

Актуальность данных исследований обусловлена малочисленностью информации о распространении и состоянии популяции оленьей кровососки в исследуемом регионе. Эта муха часто нападает на человека (Иванов, 1975; Kaunisto et al., 2011) и, как переносчик возбудителей болезни Лайма и различных дерматитов (Буракова, 2002), может быть опасна для людей, отдыхающих и работающих в лесу. Изучение ее биотопического распределения и динамики лётной активности способствует получению информации для разработки рекомендаций по предупреждению взаимодействия с ней и по защите популяций ценных охотхозяйственных видов копытных, поскольку сильная зараженность, вероятно, может сказываться на физиологическом состоянии единичных особей, а в совокупности – на продуктивности и распространении популяции.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Пешие маршруты

Ориентируясь на схожие проведенные Балашовым (1996) исследования, авторами были намечены и пройдены пешие маршруты в различных районах Ленинградской области с целью сбора всех нападающих на человека лётных форм *L. cervi* и в дальнейшем определения численности и плотности оленьей кровососки в пересеченных учетчиками биотопах. Под «биотопом» в данной работе подразумевается участок геопространства, однородный по условиям обитания для зооценоза и занятый однородной растительностью (фитоценозом). Для закладки трансект осуществлялся обзор спутниковых карт в программах SASPlanet и Google Earth Pro. Главный принцип рекогносцировки территории, пригодной для организации и закладки маршрута, – при наименьшей протяженности маршрута обеспечить прохождение максимального количества биотопов. Сохранённый вычерченный маршрут в расширении kmz экспортировался в навигатор Garmin через приложение BaseCamp. Задача учётника состояла в прохождении маршрута вдоль трансекты, при этом необходимо было дать характеристики всем выявленным биотопам, собирая активно нападающих на человека кровососок в отдельную для каждого биотопа пробирку с 75% спиртовым фиксирующим раствором. Маршруты были заложены в местах потенциального присутствия прокормителей.

Выделялись следующие категории биотопов: поля, с уточнением их текущего состояния (сенокос, пашня, луг, пастбище); нелесохозяйственные молодняки (зарастающие поля с/х назначения, естественные поляны); вырубки (лесохозяйственные молодняки), с уточнением возраста (свежая (текущего года), менее 5 лет, 5–10 лет, 10–20 лет); погибшие насаждения (бурелом, ветровал, гарь, затопление, очаг вредителей); болота (верховые, переходные, низинные); линии электропередач, газо/нефтепроводы и лесные территории (лес) – участки, занятые средневозрастными, спелыми и перестойными древостоями.

По преобладающей породе (порода, составляющая наибольшую часть верхнего яруса древостоя по запасу) визуально выделялись следующие типы лесов: сосняки, ельники, березняки,

осинники, черноольшаники, сероольшаники, ивняки. Древостой каждого типа леса по преобладающей породе описывался согласно следующей последовательности:

1. Смешанный (в верхнем ярусе разные породы деревьев) или чистый (в верхнем ярусе все деревья одной породы);

2. Сложный (многоярусный – кроме первого яруса, есть второй (нижний) ярус, который по высоте на 20% ниже первого) или простой (одноярусный);

3. Разновозрастный (двухъярусный – в каждом ярусе присутствует преобладающая порода верхнего яруса или одноярусный с множеством разных по диаметру ствола на высоте груди деревьев преобладающей породы) или разновозрастный (одноярусный с множеством одинаковых по диаметру на высоте груди деревьев преобладающей породы или двухъярусный, – только в верхнем ярусе присутствовали деревья преобладающей породы, которые визуально имели схожие диаметры ствола на высоте груди);

4. Тип леса по живому напочвенному покрову (ЖНП): кисличник, брусничник, черничник, беломошник, сфагновый, травяно-сфагновый, сфагново-кустарничковый, приручейный и разнотравный. Типы леса по видам-индикаторам травянистой растительности в значительной степени варьируют, поэтому тип леса «разнотравный» обозначает любой тип леса, где в ЖНП преобладают различные виды травянистой растительности;

5. Дополнительные породы по ярусам для смешанных древостоев.

Таким образом для каждого биотопа категории «лес» название выглядело по примеру: «смешанный сложный разновозрастный ельник-кисличник с примесью осины и березы» или «чистый простой разновозрастный сосняк-беломошник».

Каждому биотопу были даны дополнительные характеристики: описание подроста/подлеска (визуальная оценка проективного покрытия в % (группы по 25 %) с указанием породного состава), тип увлажнения (недостаточное увлажнение – беломошники, брусничники, вырубки исходных типов, сухие луга, поля со злаковой растительностью; умеренное увлажнение – кисличники, черничники, богатые типы леса с дубравной и разнотравной растительностью; избыточное увлажнение – болота, сфагновые типы леса, заболоченные долины ручьев/рек; фрагментированное увлажнение – при наличии в биотопе различных типов увлажнения, чаще всего на вырубках), уровень захламленности (отсутствует – не отмечена; низкая – единично зафиксированный естественный древесный отпад в виде упавших деревьев и их частей; умеренная – присутствие естественного древесного отпада, не затрудняющего передвижение по биотопу; высокая – при наличии значительного количества естественного древесного отпада и поврежденных деревьев, которое затрудняет передвижение по биотопу; критическая – почти «непроходимые» ветровалы и буреломы); проводимые в биотопах лесохозяйственные, гидро-мелиоративные и биотехнические мероприятия.

Во время прохождения маршрута учетчик фиксировал на GPS-навигаторе точки смен биотопов. Во избежание массового переноса кровососок с предыдущего биотопа и минимизации ошибочного расчета плотности в последующих биотопах, было принято решение пересекать видимые границы, предварительно сняв всех напавших кровососок, достаточно быстро (бегом), фиксируя последнюю остановку в предыдущем биотопе и новую остановку в новом биотопе не менее чем в 50 м от визуально выявленных границ. Также отмечались следы жизнедеятельности видов прокормителей.

После прохождения маршрута подсчитывалось число собранных с учетчика кровососок для каждого биотопа. Видовая принадлежность кровососок была подтверждена на основании фундаментальной коллекции Зоологического института Российской ака-

демии наук. В программе BaseCamp для каждого биотопа рассчитывались пройденное расстояние и время, затраченное на его прохождение. Данные с описаниями биотопов и характеристиками пройденных маршрутов вносились в таблицы Microsoft Excel. В дальнейшем для каждого биотопа рассчитывалась плотность кровососок на 100 м, на 10 мин, а также на 1 га (по формуле  $A/(B*30/10000)$  (где  $A$  – количество собранных экземпляров в биотопе;  $B$  – расстояние (м), пройденное сквозь биотоп; 30 (15 м + 15 м) – ширина (м) трансекты, в зоне которой, по данным Иванова (1974), кровососки потенциально могут обнаружить учетчика даже в условиях низких температур. Для всех обобщенных биотопов были рассчитаны максимальные и минимальные значения плотности кровососок. На основании опытных данных определяли период потенциального лёта кровососок – период времени, в течение которого возможно встретить окрылившихся особей, и период массового лёта – период, в течение которого плотность окрыленных форм, напавших на человека, может достигать более 10 экз./10 мин.

### Оценка зараженности основных прокормителей

Основным прокормителем *L. cervi* в Ленинградской области является лось. Так как это единственный многочисленный вид-хозяин оленьей кровососки, не запрещенный к охоте, основной анализ зараженности проводился на образцах шкур особей, законно добытых в разрешенные сроки.

Результаты различных схожих исследований в Фенноскандии свидетельствуют о том, что зараженность лосей по «анатомическим областям» шкуры различна. При исследовании разных участков шкуры одного лоса (голова, передняя часть спины, задняя часть спины, передние конечности, задние конечности и живот) отмечается, что на передней части спины обнаруживается более половины всех кровососок (Raakkonen, 2012). Хранение и обработка всей шкуры добытого лоса – трудоёмкий и длительный процесс. Такой подход не представлялся авторами настоящей статьи возможным и целесообразным. За основу методики была взята методика из другой норвежской публикации, согласно которой авторы оценивали зараженность на одном анатомическом участке шкуры (на шее) с определенными параметрами хранения и обработки (Samuel et al., 2012).

Основными задачами данного этапа исследования являлись обработка участков шкур лосей, механический подсчет количества кровососок на образцах и расчет плотности имаго и пупариев на 1 дм<sup>2</sup>. Для оценки зараженности основных хозяев-лосей оленьей кровосоской использовали участки шкур с шеи, площадью каждого не менее 2 дм<sup>2</sup>. Предоставленные охотниками фрагменты шкур законно добытых животных помещали в зип-пакет 30×40 и сопровождали данными о месте сбора и половозрастными характеристиками добытого животного. Пакеты с образцами хранились в морозильной камере при температуре – 18–22°C до окончательной обработки. Возраст добытых лосей определяли по общепринятой методике по степени стертости коренных зубов нижней челюсти (Кнорре, Шубин, 1959), у самцов с еще не сброшенными рогами для определения возраста использовали дополнительную характеристику – окружность ствола рога (Колесников, Макарова, 2014).

При обработке фрагмент размораживали в течение нескольких часов, далее измеряли его площадь (дм<sup>2</sup>) с помощью измерительной ленты. Шерсть не полностью выстригали ножницами, оставляя расстояние около 1 см от эпидермиса, оставшийся слой проверяли на наличие кровососок. Подстриженный и измеренный кусок прочёсывали гребнем до полного освобождения от

кровососок. Количество кровососок подсчитывали для каждого образца. В случае разрезания насекомого на 2 части учитывалась только передняя часть (голова). Кроме имаго, отмечали количество отрожденных пупариев. Данные по зараженности были соотнесены с датами и половозрастной характеристикой хозяев. Была измерена плотность заражения кровососками для каждой особи.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### **Биотопическое распределение окрыленных форм кровососок, динамика лёта**

Работа была выполнена в течение двух сезонов – 2020 и 2021. С 3 по 30 августа 2020 г. было пройдено 100 км. С 18 июля по 30 сентября 2021 г. было пройдено 92.1 км. Всего учетами (79 маршрутов в 623 различных биотопах) были охвачены следующие районы Ленинградской области: Выборгский, Всеволожский, Волосовский, Гатчинский, Кингисеппский, Ломоносовский, Лужский, Приозерский. Всего было собрано 3 902 крылатые особи. За 2 полевых сезона отмечено, что первые крылатые особи появляются еще в июле. Независимо от проведенных исследований, авторами при посещении лесов отмечены единичные нападения кровососок на человека в октябре. Продолжительность периода лёта составляет более 91 дня (с 18.07 по 16.10 – даты первой и последней регистрации нападения кровососки на человека). Период массового лёта по мнению авторов начинается в первой половине августа (первая регистрация плотности  $>10$  экз./10 мин 8 августа) и продолжается до второй половины сентября (последняя регистрация плотности  $>10$  экз./10 мин – 18 сентября). Наибольшие показатели плотности  $>50$  экз./10 мин фиксировались в период с 31 августа по 16 сентября. В табл. 1 приведены основные характеристики плотности по выявленным биотопам.

Высокие показатели плотности напавших на человека кровососок фиксировались в смешанных ельниках черничниках с наличием сфагнома в ЖНП (max = 35 экз./10 мин); на зарастающих молодняках естественных полянах, перелесках (max = 81.4 экз./10 мин) и линейных объектах (ЛЭП, Газо/Нефтепроводы) (max = 31.1 экз./10 мин); в сфагновых и увлажненных разнотравных сосняках (max = 83.3 экз./10 мин); по окраинам верховых и переходных болот (max = 120.9 экз./10 мин); в богатых разнотравных и увлажненных березняках (max = 155 экз./10 мин); в молодняках, возобновляемых после сплошных и постепенных рубок (max = 213.3 экз./10 мин); в осинниках-кисличниках с высоким естественным отпадом осины (max = 264.2 экз./10 мин). Наиболее высокие значения плотности чаще всего фиксировались в биотопах с избыточным увлажнением. При этом в сухих биотопах показатели максимальной плотности в 4–5 раз ниже, чем в биотопах с избыточным увлажнением. Разница между максимальными показателями плотности в биотопах с умеренным увлажнением и в биотопах с избыточным тоже достаточно велика – 30–50%. Высокая плотность  $>50$  экз./10 мин наблюдалась в биотопах с критической захламленностью и в биотопах с проективным покрытием подроста и подлеска 50–75%. Наблюдалось также, что плотность в схожих биотопах может быть разной в пределах одного маршрута.

**Таблица 1.** Плотность оленьей кровососки в исследованных категориях биотопов и основные количественные показатели измерений

**Table 1.** Density of deer ked in the studied biotope categories and the main quantitative indicators of measurements

| Биотоп                                           |                                 |                         | Число пройденных биотопов, шт. | Общая длина маршрутов, м | Плотность кровососки (min–max) |            |             |
|--------------------------------------------------|---------------------------------|-------------------------|--------------------------------|--------------------------|--------------------------------|------------|-------------|
| Тип леса по преобладающей породе (биотопы «Лес») | Тип леса по ЖНП (биотопы «Лес») |                         |                                |                          | экз./100 м                     | экз./га    | экз./10 мин |
| Лес                                              | сосняк                          | беломошник              | 1                              | 598                      | 0.5                            | 1.7        | 1.5         |
|                                                  |                                 | брусничник              | 12                             | 4032                     | 0.1–1.3                        | 0.4–4.5    | 0.5–5.7     |
|                                                  |                                 | кисличник               | 11                             | 2263                     | 0.4–1.3                        | 1.5–4.4    | 0.2–3.8     |
|                                                  |                                 | черничник               | 41                             | 11097                    | 0.4–13.7                       | 1.3–45.7   | 0.6–36.7    |
|                                                  |                                 | разнотравный            | 3                              | 436                      | 0–22.1                         | 0–73.5     | 0–21.4      |
|                                                  |                                 | сфагново-кустарничковый | 30                             | 7657                     | 0.1–20.9                       | 0.5–69.5   | 0.6–37.5    |
|                                                  |                                 | сфагново-травяной       | 13                             | 3449                     | 3.9–33.3                       | 12.9–111.1 | 9.0–83.3    |
|                                                  |                                 | сфагновый               | 18                             | 4297                     | 0.7–38.0                       | 2.4–126.6  | 2.5–49.0    |
| Лес                                              | березняк                        | кисличник               | 31                             | 8170                     | 0.3–38.0                       | 0.9–126.8  | 1.1–155.0   |
|                                                  |                                 | приручейный             | 3                              | 887                      | 0.3–1.8                        | 0.9–6.0    | 0.9–6.3     |
|                                                  |                                 | черничник               | 14                             | 2610                     | 1.9–5.0                        | 6.5–16.8   | 2.0–13.3    |
|                                                  |                                 | разнотравный            | 44                             | 9796                     | 0.1–33.3                       | 0.3–111.1  | 0.2–54.4    |
|                                                  |                                 | сфагново-травяной       | 18                             | 3935                     | 0.6–26.2                       | 1.9–87.2   | 1.3–85.0    |
|                                                  |                                 | сфагновый               | 9                              | 2116                     | 0.6–12.4                       | 2.1–41.4   | 1.2–23.3    |
| Лес                                              | ельник                          | кисличник               | 55                             | 19506                    | 0.2–9.3                        | 0.7–30.9   | 0.2–29.3    |
|                                                  |                                 | черничник               | 43                             | 15095                    | 0.3–12.7                       | 1.1–42.2   | 0.8–35.0    |
|                                                  |                                 | разнотравный            | 5                              | 2090                     | 0–8.0                          | 0–26.6     | 0–13.8      |
|                                                  |                                 | сфагново-кустарничковый | 9                              | 2995                     | 0                              | 0          | 0           |
|                                                  |                                 | сфагново-травяной       | 4                              | 899                      | 0–0.6                          | 0–1.9      | 0–1.5       |
| Лес                                              | осинник                         | кисличник               | 30                             | 7990                     | 0.6–77.7                       | 2.0–259.1  | 0.8–264.3   |
|                                                  |                                 | черничник               | 7                              | 2572                     | 0.3–9.3                        | 1.0–31.0   | 0.3–9.5     |
|                                                  |                                 | разнотравный            | 6                              | 1188                     | 0.4–40.3                       | 1.2–134.2  | 1.3–75.0    |
|                                                  |                                 | сфагновый               | 1                              | 60                       | 23.3                           | 77.8       | 28.0        |
| Лес                                              | сероольшанник                   | кисличник               | 4                              | 762                      | 0–0.3                          | 0–1.2      | 0–0.5       |
|                                                  |                                 | разнотравный            | 13                             | 2689                     | 0.9–4.3                        | 2.8–14.5   | 2.5–13.3    |
| Лес                                              | черноольшанник                  | разнотравный            | 4                              | 803                      | 1.3–9.9                        | 4.4–32.9   | 2.5–23.3    |
| Лес                                              | ивняк                           | разнотравный            | 1                              | 131                      | 0                              | 0          | 0           |

Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continuation

| Биотоп                        | Число пройденных биотопов, шт. | Общая длина маршрутов, м | Плотность кровососки (min-max) |           |             |
|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------|--------------------------------|-----------|-------------|
|                               |                                |                          | экз./100 м                     | экз./га   | экз./10 мин |
| Болото верховое               | 15                             | 5197                     | 0.5–53.0                       | 1.7–176.6 | 0.3–120.9   |
| переходное                    | 10                             | 1690                     | 0.7–11.8                       | 2.3–39.5  | 0.9–10.7    |
| Вырубка <1 года (свежая)      | 3                              | 1053                     | 0                              | 0         | 0           |
| <5 лет                        | 21                             | 7542                     | 0.1–9.0                        | 0.4–29.9  | 0.8–27.0    |
| 5–10 лет                      | 25                             | 7639                     | 0.1–5.9                        | 0.5–19.6  | 0.3–21.4    |
| 10–20 лет                     | 28                             | 11430                    | 0.2–59.8                       | 0.8–199.4 | 0.6–213.3   |
| Погибшие насаждения           | 4                              | 545                      | 0–2.6                          | 0–8.8     | 0–6.0       |
| Гарь                          | 1                              | 289                      | 1.7                            | 5.8       | 5.6         |
| ЛЭП/Газопровод                | 21                             | 7778                     | 0.1–7.2                        | 0.4–23.9  | 0.5–31.1    |
| Поля                          | 18                             | 10939                    | 0.1–0.4                        | 0.4–1.2   | 0.6–1.4     |
| Пойменные луга                | 1                              | 121                      | 0                              | 0         | 0           |
| Пойменный лес                 | 6                              | 3659                     | 0.2–1.5                        | 0.6–4.9   | 0.5–4.3     |
| Нелесохозяйственные молодняки | 40                             | 16160                    | 0.2–35.0                       | 0.6–116.6 | 0.7–81.4    |
| Общий итог                    | 623                            | 192165                   | 0.1–77.7                       | 0.3–259.1 | 0.2–264.3   |

Пр и м е ч а н и я. Плотность кровососок рассчитана в разных единицах для возможного корректного сравнения результатов с результатами других аналогичных исследований.

**Зараженность добытых животных**

Всего за охотничий сезон 2020 г. было получено 8 образцов шкур животных, законно добытых разными охотничьими коллективами, из Всеволожского (4 шт.), Лужского (3 шт.) и Тосненского (1 шт.) районов Ленинградской области. Животные были добыты в период с 17 октября по 26 декабря (табл. 2).

Таблица 2. Сведения о зараженности лосей, добытых в 2020  
Table 2. Data on infestation of moose harvested in 2020

| Район        | Месяц | Пол   | Возраст | Площадь образца, дм <sup>2</sup> | Общее число мух, экз. | Число пупариев, экз. | Плотность мух экз./ дм <sup>2</sup> | Плотность пупариев, экз./дм <sup>2</sup> |
|--------------|-------|-------|---------|----------------------------------|-----------------------|----------------------|-------------------------------------|------------------------------------------|
| Всеволожский | X     | Самец | 3.5     | 5.10                             | 1362                  | 10                   | 267.1                               | 1.96                                     |
| Лужский      | X     | Самец | 6.5-7.5 | 5.58                             | 555                   | 3                    | 99.4                                | 0.54                                     |
| Всеволожский | XI    | Самец | 1.5     | 4.22                             | 1937                  | 25                   | 459.0                               | 5.92                                     |
| Всеволожский | XI    | Самка | 3.5     | 3.72                             | 231                   | 1                    | 62.1                                | 0.27                                     |
| Лужский      | XII   | Самец | 2.5     | 2.98                             | 466                   | 7                    | 156.4                               | 2.35                                     |
| Всеволожский | XII   | Самец | 4.5-5.5 | 2.54                             | 272                   | 1                    | 107.2                               | 0.39                                     |
| Лужский      | XII   | Самка | 3.5     | 8.72                             | 156                   | 0                    | 17.9                                | 0.00                                     |



После обработки и расчета были получены следующие данные: плотность кровососок варьировала по образцам от 6 до 480 шт./дм<sup>2</sup>. Наиболее зараженный образец шкуры принадлежал полугодовалому самцу, добытому во Всеволожском районе 21 ноября, наименее зараженный – самке в возрасте 3.5 года, добытой в Лужском районе 26 декабря. Кроме представителей рода *Lipoptena*, других эктопаразитов обнаружено не было.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Свободноживущие *L. cervi* массово приурочены к местообитаниям, связанным с жизнедеятельностью прокормителей, поскольку, из-за особенностей анатомического строения, держатся близко к местам своего появления. Численность лётных форм *L. cervi* напрямую зависит от плотности хозяев и интенсивности использования ими тех или иных стаций, о чем свидетельствуют и литературные источники (Балашов, 1996; Meier et al., 2014; Samuel et al., 2012). Пространственный аспект их распределения связан, в частности, с местами осенне-зимней концентрации прокормителей. Численность остальных хозяев (*Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758); *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758; *Cervus nippon* Temminck, 1838) на территории Северо-Запада, в сравнении с численностью основного прокормителя – европейского лося – крайне мала, чтобы значительно влиять на биотопическое распределение кровососок. Обнаруженные места концентрации крылатых форм могут служить индикатором зимних местообитаний лосей (зимние кормовые угодья, богатые лиственной и сосновой порослью, места стойбищ, жировок и лёжек), а также количественным индексом использования разных участков геопространства лосями. При этом пространственное распределение зимних кучек экскрементов, которое в свою очередь служит достоверным индикатором использования территории крупными растительноядными (Månsson et al., 2011), по неопубликованным данным одного из авторов данной статьи, в максимальных значениях представлено в биотопах, аналогичных тем, в которых зафиксированы максимальные показатели лёта *L. cervi*. Однако между показателями встречаемости следов жизнедеятельности лосей (экскрементов) осенне-зимнего периода и плотностью летных форм *L. cervi* в аналогичных биотопах существуют некоторые различия, исходя из следующих особенностей жизненного цикла паразита и хозяина. Во-первых, множество кровососок в среднем погибают раньше того периода, когда лоси перестают потреблять в пищу древесно-веточный корм. Такое заключение сделано на основании литературных данных и подтверждено тенденцией к уменьшению интенсивности заражения по исследованным образцам шкур, и на примере опытного иммобилизованного лося (самец, 3.5–4.5 лет), у которого в начале апреля в шкуре не обнаружилось ни одной кровососки. В то же время использование стаций лосями во второй половине зимы и в весенний период может сильно отличаться от осеннего и раннезимнего (Юргенсон и др., 1935; Тимофеева, 1974; Верещагин, Русаков, 1979), а распределение экскрементов будет, в свою очередь, характерно для всего периода, в который лоси употребляют древесно-веточный корм. Во-вторых, пупарии больше всего выпадают из шкуры хозяев при активном движении и отряхивании, поэтому наибольшая плотность может быть отмечена в местах жировок, лёжек и на основных переходах между этими стациями, в то время как наибольшее количество экскрементов можно будет обнаружить в кормовых угодьях. В-третьих, выживаемость пупариев

в условиях естественной среды, гипотетически, зависит от многих факторов, которые в настоящее время досконально не изучены. По мнению авторов, два данных метода оценки плотностей «следов жизнедеятельности», при использовании их для изучения пространственно-временного использования территории представителями Cervidae, могут значительно дополнять друг друга.

Неоднородность встречаемости кровососок в одинаковых биотопических условиях может быть объяснена разницей в численности основных прокормителей и различной интенсивностью использования ими стадий. Помимо этого приуроченность окрыленных форм к местам с избыточным увлажнением свидетельствует не только о том, что данные биотопы используют лоси, но и о том, что выживаемость пупариев выше на увлажненных участках геопространства. Кроме этого, по данным Бахтушкиной (2018), влажность воздуха 60–80% положительно влияет на продолжительность жизни имаго, тем самым в более увлажненных биотопах в единицу времени может накапливаться больше имагинальных форм, нежели в сухих биотопах. Существует также предположение, что в сформированных биоценозах с высоким биоразнообразием множество пупариев могут быть съедены консументами высоких порядков.

Также стоит отметить, что актуальные данные плотности летных форм превышают некоторые ранее отмеченные в литературе. Так, по данным Балашова Ю.С., плотность кровососок в 90-е годы в Ленинградской области на постоянных маршрутах не превышала 33.5 экз./км. В Новгородской области максимальная плотность достигала 44.6 экз./км маршрута. При пересчете отловленных особей *L. cervi* на 1 км маршрута на некоторых участках плотность достигает 181 экз./км маршрута. Актуальные значения более чем в 4 раза превышают литературные. Однако другие данные с Северо-Запада, а именно из Вологодской области, свидетельствуют о плотности в 75–120 экз./мин (Варнаков, 1977), что, наоборот, значительно превышает данные настоящего исследования. Вероятно, такая большая разница объясняется различиями методики сбора и учета окрыленных форм. По представлениям авторов, если плотность достигает 120 экз./мин, то у учетчика физически нет возможности подсчитать всех кровососок в такое короткое время, тем более, что в таких биотопах при наличии на учетнике множества кровососок возникает непреодолимое желание покинуть эти места как можно быстрее. Для таких данных требуется проверка, однако авторы не отрицают, что плотность кровососок в угодьях с высокой численностью лося может превышать рассчитанные показатели.

Наши данные о зараженности основных прокормителей оленьей кровосоской (количество на 1 дм<sup>2</sup>) можно корректно сравнить с опубликованными данными отечественных, финских и норвежских исследователей. В настоящий момент данные, представленные в настоящей статье, – единственные сведения о зараженности лосей оленьей кровосоской на Северо-Западе РФ, полученные по апробированной методике. Данных выборки для представления достоверных средних значений по половозрастным группам хозяев недостаточно, однако, возможно, средние значения не покажут реальной картины, так как зараженность, по мнению авторов, может быть разной на разных обособленных участках.

В исследовании финского коллеги Пакконена (Paakkonen, 2012) плотность оленьей кровососки была максимальной на передней части спины и шее – здесь находилась половина всех особей, зарегистрированных на теле хозяина. Вероятным объяснением

их скопления в этой части является максимальная длина шерсти, которая используется кровососками в качестве наилучшего убежища. Еще одним предположением, возможно объясняющим такую высокую плотность, является положительный фототаксис. Последнее в свою очередь требует проверки образцами с остальной части спины. Возможно, также кровососок привлекает большое количество капилляров и кровеносных сосудов в шейном отделе, хотя на холке зарегистрирована максимальная толщина кожи (Sokolov, Chernova, 1987).

По данным того же автора, плотность заражения на шее варьировала в диапазоне 26.0–97.6 экз./дм<sup>2</sup>. Полученные данные настоящего исследования имеют больший диапазон – 17.9–459.0 экз./дм<sup>2</sup>. При этом единичные особи лосей могут иметь зараженность кровососками, в несколько раз превышающую зараженность в Финляндии (по данным Пакконена (2012), средняя зараженность  $10616 \pm 1375$  экз./особь, максимальная 17490 экз./особь; по предположению авторов данной статьи, максимальная зараженность лосей кровососками в Ленинградской области может достигать 30 000 экз./особь). Согласно данным советских авторов, средняя численность кровососок, паразитирующих на лосе, составляла 200–300 экз./особь, максимальная – порядка 1 000 экз./особь. Полуторагодовалый самец мог иметь максимальную плотность кровососок (459 экз./дм<sup>2</sup>) в связи с высокой активностью перемещений в период массового лёта, который совпадает с периодом гона. Молодые лоси, которые не участвуют в полной мере в процессе спаривания, но подвергаются иерархической конкуренции, и которые не имеют устоявшегося участка обитания, могут совершать хаотичные перемещения, тем самым увеличивая интенсивность заражения. Частично эти данные подтверждаются данными из Фенноскандии (Madslien et al., 2012), но эта гипотеза требует более серьезного подтверждения.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное авторами исследование позволило получить новые данные о динамике лётной активности, о биотопическом распределении крылатых форм *L. cervi* и новейшие сведения о зараженности хозяев на территории Ленинградской области. По мнению авторов данной статьи, эти сведения могут быть полезны для предупреждения нежелательных встреч людей, работающих и отдыхающих в лесу, с активно нападающими паразитами, а также для формирования представления об инвазии на самых крупных представителях Cervidae – лосях. Наряду с этим данные о плотности не стоит считать точными «до экземпляра» и абсолютно информативными, а стоит рассматривать только как относительные показатели обилия исследуемого объекта в различных лесорастительных условиях. Используемая методика маршрутных учетов позволяет охватить максимальное число биотопов и выявить места концентрации крылатых форм, что совместно с другими методиками может довольно точно свидетельствовать об активном использовании этих стадий прокормителями.

Новые данные о зараженности свидетельствуют о высокой инвазии лосей оленьей кровосоской. Авторы рекомендуют проводить постоянные наблюдения за численностью и распространением этих и других эктопаразитов копытных в Ленинградской области для сохранения продуктивности популяций диких оленей. Появившиеся при обсуждении полученных результатов вопросы являются предметом дальнейших исследований по данному направлению.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 1996. Изменения численности оленьей кровососки *Lipoptena cervi* (Hippoboscidae) в лесах Северо-Запада России. Паразитология 30 (2): 182–184. [Balashov Yu.S. 1996. The fluctuations of abundance of the deer louse-fly *Lipoptena cervi* (Hippoboscidae) in forests of the North-West Russia. Parazitologiya 30 (2): 182–184. (in Russian)]. [https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1996/prz\\_1996\\_2\\_12\\_Balashov.pdf](https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1996/prz_1996_2_12_Balashov.pdf)
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Санкт-Петербург, Наука, 357 с. [Balashov Yu.S. 2009. Parasitism of ticks and insects on terrestrial vertebrates. Saint Petersburg, Nauka, 357 pp. (in Russian)].
- Бахтушкина А.И. 2018. Выживаемость имагинальных форм оленьих кровососок (Diptera, Hippoboscidae). Российский паразитологический журнал 12 (3): 23–26. [Bakhtushkina A.I. 2018. Survivability of imaginal forms of deer louse flies (Diptera, Hippoboscidae). Russian Journal of Parasitology 12 (3): 23–26. (in Russian)].
- Буракова О.В. 2002. Стоит ли опасаться оленьей кровососки *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae). РЭТ–Инфо 2 (42): 16–19. [Burakova O.V. 2002. Should we be afraid of the deer ked *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae)? RAT–Info 2 (42): 16–19. (in Russian)].
- Варнаков А.П. 1977. Оленья кровососка в европейской тайге. Труды Всесоюзного сельскохозяйственного института заочного образования 138: 78–81. [Varnakov A.P. 1977. Deer louse-fly in the European taiga. Trudy Vsesoyuznogo sel'skhozaystvennogo instituta zaochnogo obrazovaniya 138: 78–81. (in Russian)].
- Верещагин Н.К., Русаков О.С. 1979. Копытные Северо-Запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное использование). Ленинград, Наука, 309 с. [Vereshchagin N.K., Rusakov O.S. 1979. Ungulates of the North-West of the USSR (history, lifestyle and economic use). Leningrad, Nauka, 309 pp. (in Russian)].
- Иванов В.И. 1974. О вредоносности оленьей кровососки *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) в Белоруссии. Паразитология 8 (3): 252–253. [Ivanov V. I. 1974. On the damage done by *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) in Byelorussia. Parazitologiya 8 (3): 252–253. (in Russian)]. [https://www.zin.ru/journals/parazitologiya/content/1974/prz\\_1974\\_3\\_14\\_Ivanov.pdf](https://www.zin.ru/journals/parazitologiya/content/1974/prz_1974_3_14_Ivanov.pdf)
- Иванов В.И. 1975. К антропофилии оленьей кровососки *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae). Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 491–495. [Ivanov V.I. 1975. On the attacks on humans by *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae). Medical parasitology and parasitic diseases 4: 491–495. (in Russian)].
- Колесников В.В., Макарова Д.С. 2014. Определение возраста самцов европейского лося (*Alces alces alces* L.) по рогам. Вестник охотоведения 11 (2): 317–322. [Kolesnikov V.V., Makarova D.S. 2014. Age determination of males of the European moose (*Alces alces alces* L.) by their horns. Vestnik okhotovedeniya 11 (2): 317–322. (in Russian)].
- Кнорре Е.П., Шубин Г.Г. 1959. Определение возраста лося. Труды Печоро-Илычского заповедника 7: 123–132. [Knorre E.P., Shubin G.G. 1959. Determining the age of the elk. Trudy Pechoro-Ilychskogo gosudarstvennogo zapovednika 7: 123–133. (in Russian)].
- Попов А.В. 1965. Жизненный цикл мух-кровососок *Lipoptena cervi* L. и *Stenepteryx hirundinis* L. (Diptera, Hippoboscidae). Энтомологическое обозрение 44 (3): 573–583. [Popov A.V. 1965. The life cycle of louse-flies *Lipoptena cervi* L. and *Stenepteryx hirundinis* L. (Diptera, Hippoboscidae). Entomological Review 44 (3): 573–583. (in Russian)].
- Тимофеева Е.К. 1974. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Ленинград: издательство Ленинградского университета, 167 с. [Timofeeva E.K. 1974. Elk (ecology, distribution, economic value). Leningrad, Publisher: Leningrad State University, 167 pp. (In Russian)].
- Юргенсон П.Б., Капланов Л.Г., Книзе А.А. 1935. Лось и его промысел (распространение, экология и промысел лосей). Москва, Типография «Гудок», 155 с. [Jurgenson P.B., Kaplanov L.G., Knise A.A. 1935. Elk and its hunting (ecology, distribution and elk hunting). Moscow, Typography «Gudok», 155 pp. (In Russian)].
- Kaunisto S., Niemela P., Harkonen L., Roininen H., Ylonen H. 2011. Northward invasion of the parasitic deer ked (*Lipoptena cervi*), is there geographical variation in pupal size and development duration. Parasitology 138 (3): 354–363. <https://doi.org/10.1017/S0031182010001332>
- Kaunisto S., Ylönen H., Kortet R. 2015. Passive sinking into the snow as possible survival strategy during the off-host stage in an insect ectoparasite. Folia Parasitologica 62: 038. <https://doi.org/10.14411/fp.2015.038>
- Madslén K., Ytrehus B., Vikoren T., Malmsten J., Isaksen K., Olav Hygen H., J. Solberg E. 2011. Hair-loss epizootic in moose (*Alces alces*) associated with massive deer ked (*Lipoptena cervi*) infestation. Journal of Wildlife Diseases 47 (4): 893–906. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-47.4.893>

- Madslie K., Ytreshus B., Viljugrein H., Solberg E.J., Bråten K.R., Mysterud A. 2012. Factors affecting deer ked (*Lipoptena cervi*) prevalence and infestation intensity in moose (*Alces alces*) in Norway. *Parasites and Vectors* 5: 251. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-251>
- Månsson J., Andrén H., Sand H. 2011. Can pellet counts be used to accurately describe habitat selection by moose *Alces alces*? *European Journal of Wildlife Research* 57: 1017–1023. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0512-3>
- Meier C.M., Bonte D., Kaitala A., Ovaskainen O. 2014. Invasion rate of deer ked depends on spatiotemporal variation in host density. *Bulletin of Entomological Research* 104: 314–322. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000042>
- Paakkonen T. 2012. Ecophysiology of the deer ked (*Lipoptena cervi*) and its hosts. In: Pasanen P., Vornanen M., Peiponen K. (eds). *Dissertations in Forestry and Natural Sciences* № 66. Joensuu, Publications of the University of Eastern Finland, 83 pp.
- Samuel B., Madslie K., Gonnor-McGuire J. 2012. Review of deer ked (*Lipoptena cervi*) on moose in Scandinavia with implications for North America. *Alces* 48: 27–33. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/91>
- Sokolov V.E., Chernova O.F. 1987. Morphology of the skin of moose (*Alces alces* L.). *Swedish Wildlife Research. Supplement. Vol. 1*, 367–375.

# DENSITY OF WINGED FORMS OF THE DEER KED *LIPOPTENA CERVI* (LINNAEUS, 1758) IN DIFFERENT BIOTOPES AND INTENSITY OF INFESTATION OF THE MAIN HOST IN THE TERRITORY OF LENINGRAD PROVINCE

N. V. Sedikhin, A. V. Dmitryukov

**Key words:** deer ked, *Lipoptena cervi*, density, invasion, European moose, *Alces alces*

## SUMMARY

The article presents the results of actual research to determine the population density and distribution of the deer ked *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758) flight forms in various biotopes of Leningrad Province, and also contains information on the infestation of its main host, the European moose *Alces alces* (Linnaeus, 1758). At the current stage of research, the density determination of winged forms was carried out by a method of route registration with reference to biotopes. Mass flight starts in August 8–10 and lasts until September 18–20. The flight period lasts over 91 days (from July 18 to October 17). The density of bloodsuckers >50 pcs/10 min was recorded from August 31 till September 16. The main biotopes in which a significant number of flight forms were observed included mixed blueberry spruce forests with sphagnum in the ground cover (max = 35 pcs/10 min); natural glades (max = 81.4 pcs/10 min) and linear objects (Power lines, Gas/Oil pipelines) (max = 31.1 pcs/10 min) overgrown with young stands; sphagnum and moistened forb pine forests (max = 83.3 pcs/10 min); the outskirts of bogs and fens (max = 120.9 pcs/10 min); rich herb and moistened birch forests (max = 155 pcs/10 min); young stands renewable after clear and gradual cuts (max = 213.3 pcs/10 min); aspen sorrel forests with a high natural mortality of aspen as a result of a windblow (max = 264.2 pcs/10 min). Even taking into account rather small size of sample of examined animals, quantitative data on the number of deer keds parasitizing moose in autumn – winter, obtained for the first time for Leningrad Province, indicates an intense infection of various sex and age groups (min – 17 psc/dm<sup>2</sup> for adult female, 26.12; max – 455 psc/dm<sup>2</sup> for yearling male, 21.11).

УДК 595.772

**К МОРФОЛОГИИ ЛИЧИНОК СЛЕПНЕЙ  
(DIPTERA, TABANIDAE) ГРУППЫ *HYBOMITRA* (S. STR.)  
*BIMACULATA* МАСҚУАРТ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ**

**© 2022 г. В. В. Агасой<sup>а,\*</sup>, В. В. Прокофьев<sup>а</sup>**

<sup>а</sup>Псковский государственный университет,  
пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия  
<sup>\*</sup>e-mail: agasoi\_87@mail.ru

Поступила в редакцию 12.12.2021 г.

После доработки 03.01.2022 г.

Принята к публикации 05.01.2022 г.

Приведены описания строения личинок семи видов слепней (Diptera, Tabanidae) группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macquart: *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959), *H. lurida* (Fallén, 1817), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880) и *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971). Во внешней морфологии, в строении головной капсулы и ротового аппарата исследованных личинок отмечены (по сравнению с литературными данными) как черты сходства, так и отличия. Так, для вида *H. lurida* отмечено наличие хетоидного поля на преанальном и анальном сегментах. У личинки *H. nitidifrons confiformis* отсутствуют латеральные и слабо выражены дорсовентральные борозды. Особенности строения ротового аппарата полностью совпадают с литературными данными лишь для *H. muehlfeldi*, для остальных шести видов отмечены отличия. Детальное изучение субментума показало, что у разных видов личинок он имеет разное строение, что может быть использовано в качестве одного из дополнительных диагностических признаков. Все исследованные личинки семи видов чётко различаются по отношению длины выемки субментума к его длине. Субментум личинок *H. muehlfeldi* чётко отличается от аналогичной структуры у остальных видов степенью хитинизации на переднем конце вокруг выемки.

**Ключевые слова:** Diptera, Tabanidae, личинки, хетоидное поле, лабрум, мандибула, лация, латеральный склерит, субментум, группа *Hybomitra bimaculata*

**DOI:** 10.31857/S0031184722010033

Представители группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macquart – одни из наиболее многочисленных и распространённых слепней Северо-Запада России. Морфология имаго этой группы изучена достаточно полно (Лутта, 1970; Олсуфьев, 1977; Merz, Naenni, 2000). Вместе с тем особенности строения их личинок изучены не столь подробно и могут быть дополнены и уточнены. Основные морфологические особенности личинок сем. Tabanidae приводятся во многих работах (Teskey, 1969; Chvála, Ježek, 1969; Иванищук, 1970; Скуфьин, 1973; Олсуфьев, 1977; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990; Courtney et al., 2000). Среди личинок, принадлежащих к группе



*H. bimaculata*, достаточно подробное описание внешней морфологии, рисунки элементов головной капсулы и ротового аппарата имеется для пяти видов: *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959) и *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880) (Teskey, 1969; Chvála, Ježek, 1969; Ježek, 1977a; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990; Павлова, Атнагулова, 2012). При этом для этих личинок отсутствует описание субментума, который может выступать в качестве одного из дополнительных диагностических признаков.

Кроме того, для личинок *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817) и *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971) в литературе приводятся лишь единичные описания. В частности, внешняя морфология личинки *H. lurida* (Fallén, 1817) первоначально была описана в Северной Америке (Teskey, 1969). Позднее детали строения этой личинки, а также рисунки элементов её головной капсулы и ротового аппарата были приведены в статье Быковой (1992). Морфология личинки *H. n. confiformis* (Chvála et Moucha, 1971), а также особенности строения элементов головной капсулы и ротового аппарата описаны только в работе Йежека (Ježek, 1977a).

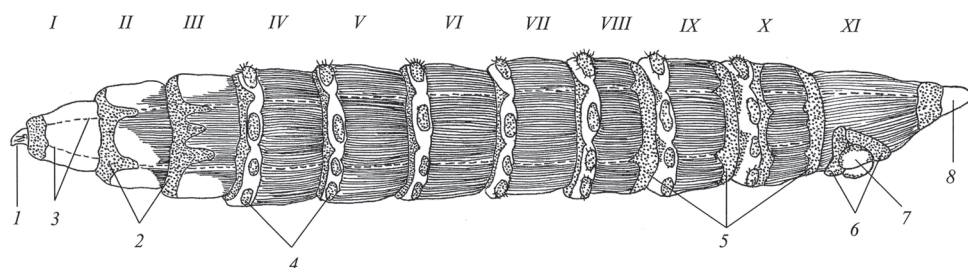
Определительные таблицы по личинкам составлены для всех указанных выше видов, за исключением *H. lurida*. При этом они включают, в основном, признаки внешней морфологии (форма и ширина хетоидных полей, сегментные борозды, дыхательный сифон и др.) (Ježek, 1977a; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990; Цалолихин, 2000), и лишь в некоторых работах дополнительно используются особенности строения головной капсулы и ротового аппарата (Ježek, 1977b; Лутта, Быкова, 1982).

Поэтому целью настоящей работы стало изучение всех имеющих диагностическое значение морфологических особенностей личинок группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata*, входящих в состав фауны слепней Северо-Запада России. Подробное описание этих особенностей сопровождается фотографиями, иллюстрирующими основные диагностические признаки внешнего строения, элементов головной капсулы и ротового аппарата.

Все личинки сем. Tabanidae характеризуются единым планом строения. Личинки имеют узкое веретеновидное тело, с заострёнными концами. Тело включает голову и 11 сегментов – 3 грудных и 8 брюшных. Кутикула, покрывающая тело, разделяется на участки, имеющие гофрированную или гладкую поверхность, и на концентрические хетоидные поля. Хетоидные поля или пятна лишены гофрировки и плотно усеяны мелкими щетинками. Концентрические поля опоясывают сегмент со всех сторон и в зависимости от расположения называются вершинными или базальными. По бокам тела проходят латеральные борозды (рис. 1).

Грудные сегменты личинок лишены придатков. По переднему краю брюшных сегментов расположена опоясывающая их полоска из валикообразных утолщений и двигательных бугорков (псевдоподий), обеспечивающих передвижение личинок. Псевдоподии на каждом сегменте расположены дорсально, латерально, вентрально, а при наличии четвертой пары – вентролатерально. На анальном сегменте, с вентральной стороны, лежит продольная анальная щель, окружённая по бокам двумя анальными буграми, которые окружены преанальными складками (или валиками). На конце последнего сегмента располагается узкая дыхательная трубка (сифон), на конце которой находится пара стигм. Дыхательная трубка может быть конической или чашевидной формы.



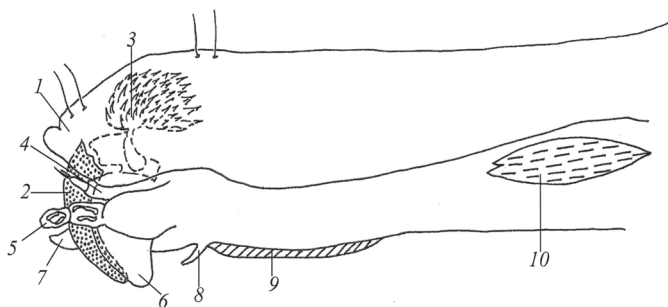


**Рисунок 1.** Схема строения личинки слепней: I-III – грудные сегменты, IV-XI – брюшные сегменты; 1 – голова, 2 – вершинное хетоидное поле, 3 – латеральные борозды, 4 – двигательные бугорки (псевдоподии), 5 – базальное хетоидное поле, 6 – преанальные складки (валики), 7 – анальные бугры, 8 – дыхательный сифон.

**Figure 1.** Scheme of the structure of horsefly larva: I-III – thoracic segments, IV-XI – abdominal segments; 1 – head, 2 – apical chaetoid field, 3 – lateral grooves, 4 – motor tubercles (pseudopodia), 5 – basal chaetoid field, 6 – preanal folds (ridges), 7 – anal tubercles, 8 – respiratory siphon.

Наиболее подробно строение головной капсулы и ротового аппарата личинок двукрылых, в том числе и представителей сем. Tabanidae, описано в работе Кортни и др. (Courtney et al., 2000). Голова личинки втянута в грудные сегменты, сильно хитинизирована и очень подвижна. Головная капсула включает в себя тенториальные тяжи (стержни) и ротовые части. По бокам заднего конца головной капсулы, в 1/3 части тенториальных тяжей, расположены небольшие пластинки – латеральные склериты головы. Снизу к передней части капсулы прилегает удлинённо-сердцевидный склерит – субментум.

К ротовым элементам головы относятся лабрум (верхняя губа), мандибулы (верхние челюсти), верхнечелюстная щётка, антенны, максиллярные (нижнечелюстные) щупики, лацинии (максиллы) и лабиум (нижняя губа) (рис. 2). От верхнего свода передней части головной капсулы опускается наличник, несущий лабрум. По обеим сторонам лабрума расположены парные серповидные мандибулы, несущие зубчики на нижней стороне. Количество зубчиков у различных видов варьирует от 4 до 22.



**Рисунок 2.** Схема головы личинки слепней (основные элементы): 1 – лабрум, 2 – мандибула, 3 – верхнечелюстная щётка, 4 – антенна, 5 – максиллярный щупик, 6 – лациния, 7 – лабиум, 8 – нижнегубной щупик, 9 – латеральный склерит, 10 – субментум.

**Figure 2.** Scheme of the head of horsefly larva (main elements): 1 – labrum, 2 – mandible, 3 – maxillary brush, 4 – antenna, 5 – maxillary palp, 6 – lacinia, 7 – labium, 8 – labial palp, 9 – lateral scleritis, 10 – submentum.

У заднего края мандибул располагается щётка, под которой находится основание трёхчлениковой антенны. Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. Перед субментумом, выступая вперёд, располагается лабиум.

Родовую и видовую принадлежность личинок в основном устанавливают по таким признакам, как длина и форма тела взрослых личинок, окраска тела, количество и форма двигательных бугров и преанальной складки, расположение и форма хетоидных полей, наличие и плотность гофрировки, форма и размеры (отношение длины к ширине) переднего дыхальца, форма анального сегмента и дыхательного сифона, наличие или отсутствие на сифоне стигмального шипа. В некоторых случаях этих признаков недостаточно и дополнительно могут быть использованы особенности строения их головной капсулы и ротового аппарата, для чего устанавливают форму латерального склерита и мандибул, соотношение длины второго и третьего члеников антенн и т. д.

В настоящей работе при описании элементов головной капсулы и ротового аппарата исследованных личинок слепней нами принята терминология, используемая в работе Кортни и др. (Courtney et al., 2000).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом настоящего исследования послужили личинки и их шкурки, элементы головной капсулы и ротового аппарата следующих видов: *Hybomitra bimaculata* (35 экз. личинок и 6 шкур), *H. ciureai* (20 экз. личинок и 3 шкур), *H. d. distinguenda* (20 экз. личинок и 1 шкур), *H. l. lundbecki* (20 экз. личинок и 4 шкур), *H. lurida* (3 экз. личинки и 1 шкур), *H. tuehlfeldi* (27 экз. личинок и 8 шкур), *H. nitidifrons confiformis* (2 экз. личинок и 2 шкур), которые были собраны на берегах стоячего эвтрофного водоёма в окрестностях д. Молоди (58.022777–28.705967) Струго-Красненского р-на Псковской области.

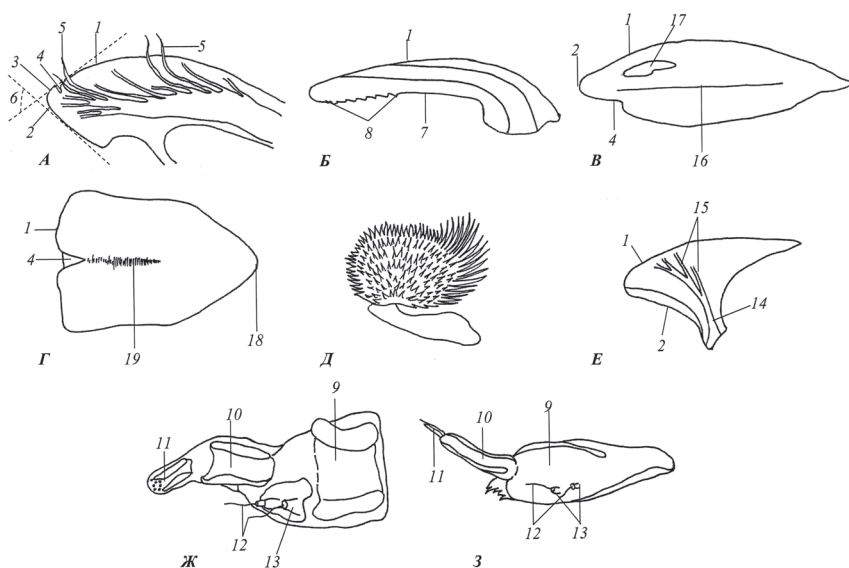
Личинок или их шкурки, предварительно зафиксированные в 70%-м спирте, рассматривали в стереомикроскопе “MicMed-04” (“Tr-R4”), сопряжённом с цифровой фотокамерой. При этом определяли их видовую принадлежность и затем фотографировали грудные и 2 последних брюшных сегмента с дорсальной, латеральной и вентральной сторон. Перед фотографированием личинки или шкурки расправляли в спиртовом растворе и прижимали сверху покровным или предметным стеклом.

Изучение особенностей строения головной капсулы и ротового аппарата личинок слепней проводили с использованием тотальных препаратов. Эти препараты готовили по методике, предложенной нами ранее (Agasoi, 2021). Предварительно отпрепарированные части головной капсулы и ротового аппарата (рис. 3) аккуратно раскладывали на предметном стекле и заключали в монтирующую среду Cytoseal™ 60. Затем препараты рассматривали в стереомикроскопе “MicMed-04” (“Tr-R4”) или микроскопе “MicMed-06” (“Tr-R6”), сопряжённых с цифровой камерой TouPCam E3ISPM20000KPA, и производили фотосъёмку.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

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

Окраска личинки варьирует от коричневой до красновато-коричневой или зелёной. Личиночная шкурка длиной 26–32 мм. На дорсальной стороне личинки со второго грудного сегмента и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные чёрные пятна. Вершинное концентрическое поле переднегруди с тремя удлинёнными выступами, из которых один вентральный и два вентролатеральных (рис. 4А–4В). На дорсальной стороне среднегруди вершинное хетоидное поле имеет дуговидную выемку. Концентрическое поле заднегруди дуговидное и занимает 1/10 от длины сегмента (рис. 4А). Отношение расстояния между дорсолатеральными и средними

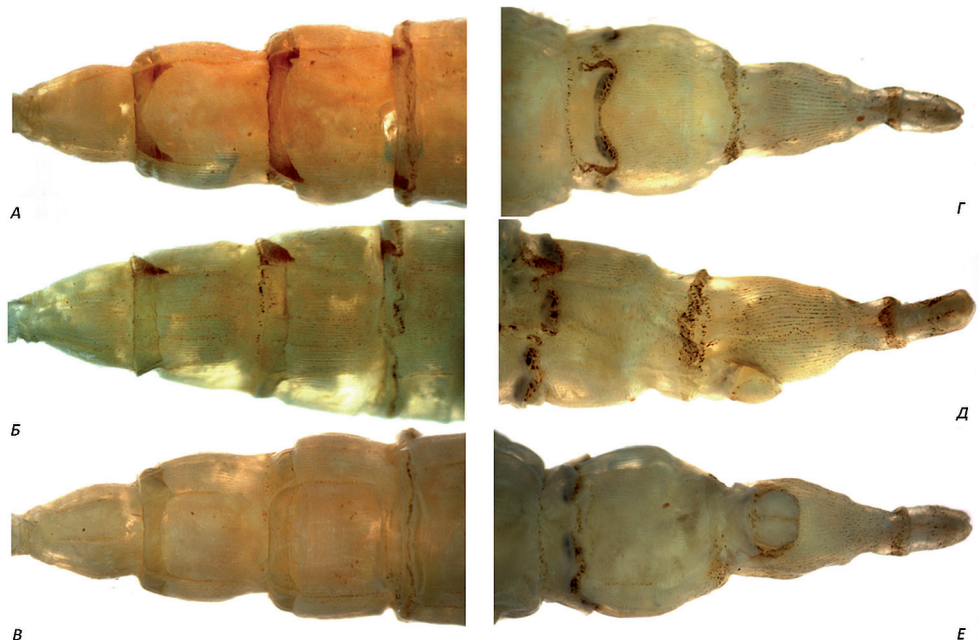


**Рисунок 3.** Части головной капсулы и ротового аппарата личинки слепней: А – лабрум (верхняя губа), Б – мандибула (верхняя челюсть), В – латеральный склерит, Г – субментум, Д – щётка, Е – лациния (максилла), Ж – максиллярный шупик, З – антенна; 1 – верхний край, 2 – передний край, 3 – апикальный зубец, 4 – выемка, 5 – волосок, 6 – угол между передним и дорсальным краями, 7 – нижняя сторона, 8 – зубчики, 9 – первый членик, 10 – второй членик, 11 – третий членик, 12 – волосок, 13 – основание волоска, 14 – канал, 15 – разветвления канала (ветви, отходящие от канала), 16 – медиальная линия, 17 – светлое пятно, 18 – задний край, 19 – борозда.

**Figure 3.** Parts of the head capsule and mouth apparatus of horsefly larva: А – labrum (upper lip), В – mandible (upper jaw), С – lateral scleritis, D – submentum, E – brush, F – lacinia (maxilla), G – maxillary palp, H – antenna; 1 – upper edge, 2 – anterior edge, 3 – apical tooth, 4 – notch, 5 – hair, 6 – angle between the anterior and dorsal edges, 7 – lower side, 8 – denticles, 9 – first segment, 10 – second segment, 11 – third segment, 12 – hair, 13 – base of a hair, 14 – canal, 15 – branching of the canal (branches extending from the canal), 16 – medial line, 17 – light spot, 18 – posterior edge, 19 – groove.

латеральными бороздками к расстоянию между средними латеральными бороздками равно 2 : 1 (рис. 4Б). Гофрировка с чётко выраженной ребристостью по бокам тела, но отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон. На первых двух брюшных сегментах вершинное concentрическое поле непрерывно, на остальных оно разрывается по бокам и превращается в отдельные пятна. Базальное хетоидное поле появляется начиная с шестого брюшного сегмента. Дыхательный сифон в 1.5 раза длиннее ширины своего основания (рис. 4Г–4Е). Гофрировка покрывает все стороны брюшных сегментов.

Лабрум светло-коричневого цвета с более интенсивной окраской первой трети верхнего края и вершины переднего края за счёт более сильной хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума, в его передней и центральной частях, а также и чуть позади от центра губы имеется по одной паре волосков. Апикальный зубец с округлой вершиной, отделён от дорсального края выемкой. Дорсальный и передний края образуют угол  $90^\circ$  (рис. 5А).



**Рисунок 4.** Личинка *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

**Figure 4.** Larva of *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826). Thoracic segments: А – in dorsal view, В – in lateral view, В – in ventral view. Abdominal segments: Д – in dorsal view, Е – in lateral view, F – in ventral view.

Мандибула на нижней стороне несёт 8–11 зубчиков, из которых первые 6–8 хорошо развиты, последние 1–3 редуцированы и слабо выражены. Зубчики занимают половину длины челюсти. Мандибула к вершине сужается (рис. 5Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (рис. 5В), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 5Г). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2–2.5 раза короче длины второго членика. На нижней стороне в верхней части первого членика антенны имеются два волоска.

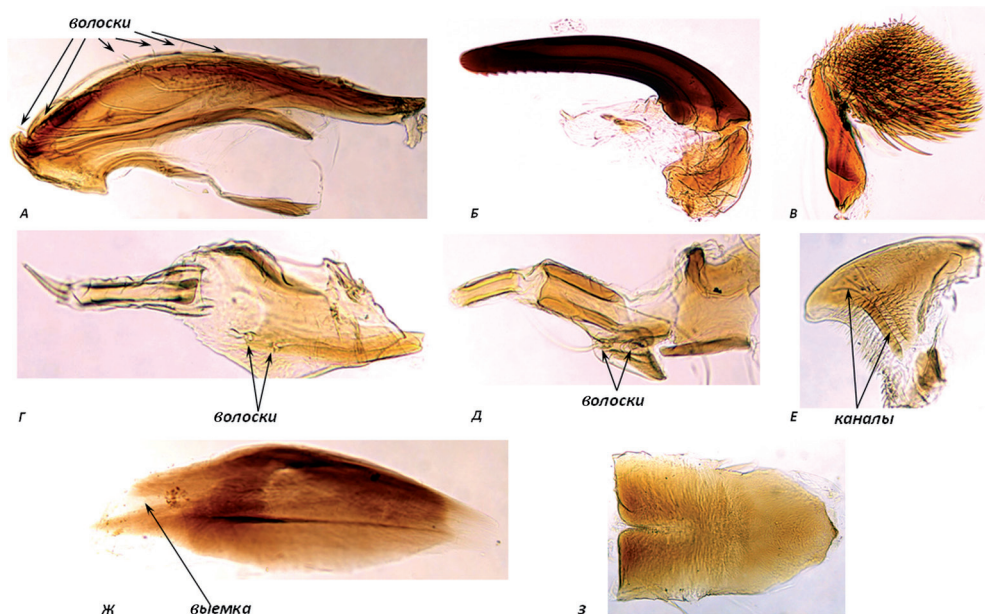
Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части его первого членика, вблизи основания второго, имеется три волоска. Два волоска примыкают друг к другу, а третий находится от них на расстоянии, в 1.5 раза превышающем его диаметр у основания (рис. 5Д).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светло-коричневого цвета. От их основания отходит канал, который в верхней трети разветвляется на три части (рис. 5Е).

Передний край латерального склерита в нижней части заострённый, в верхней имеет выемку. Окраска склерита изменяется от светло-коричневой до тёмно-коричневой. В центральной части верхнего края и по медиальной линии склерит более сильно хитинизирован и имеет чёрный цвет. В верхней части пластинки

склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, ближе к верхнему краю располагается небольшое светлое овальное пятно (рис. 5Ж).

Субментум в задней части заострён. Ширина субментума равна  $2/3$  его длины. Выемка в передней части субментума занимает  $1/9$  его длины (рис. 5З).



**Рисунок 5.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826): А – лабрум, Б – мандибула, В – щётка, Г – антенна, Д – максиллярный шупик, Е – лациния, Ж – латеральный склерит, З – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на photographs обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

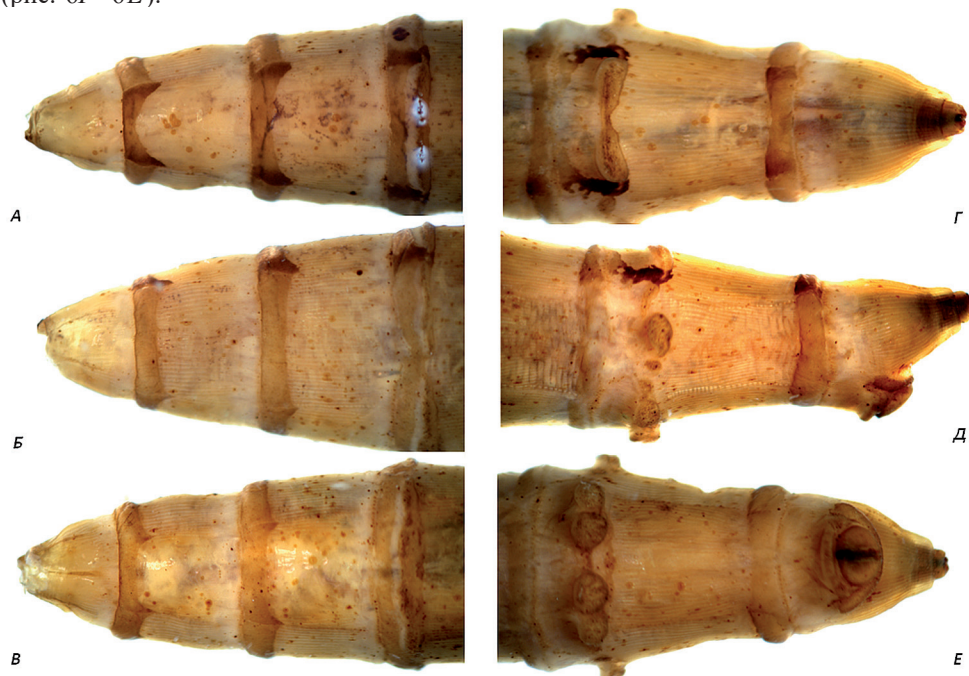
**Figure 5.** Elements of the head capsule and mouthparts of *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826) larva: А – labrum, В – mandible, С – brush, Д – antenna, Е – maxillary palp, F – lacinia, G – lateral scleritis, H – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

### *Hybomitra ciureai* (Séguy, 1937)

Окраска личинки может изменяться от светло-коричневой до красновато-коричневой. Длина личиночной шкурки 28–30 мм. На дорсальной стороне личинки, начиная со второго грудного и по седьмой брюшной сегмент, располагаются дорсолатеральные чёрные пятна. На вентральной стороне переднегрудного сегмента вершинное хетоидное поле с тремя удлинёнными выступами (рис. 6А–6В). Вершинное концентрическое поле среднегрудного сегмента одинаковой ширины со всех сторон, занимает  $1/6$  часть сегмента, ровное и со слабыми треугольными дорсолатеральными и вентролатеральными выступами. На дорсальной стороне заднегрудного сегмента вершинное хетоидное поле ровное и занимает  $1/5$  часть сегмента (рис. 6А). Гофрировка с чётко выраженной ребристостью по бокам тела, но отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон. Вершинное концентрическое поле имеется на всех брюшных сегментах, кроме анального. На первых



трех сегментах хетоидное поле непрерывное, начиная с 4–5-го сегментов – в виде дорсолатеральных и вентральных пятен. Базальное концентрическое поле имеется только на преанальном и анальном сегментах (рис. 6Г, 6Е). Гофрировка покрывает все стороны брюшных сегментов. Длина анального сегмента вдвое превышает ширину его основания. Дыхательный сифон в 1.5 раза длиннее ширины своего основания (рис. 6Г–6Е).



**Рисунок 6.** Личинка *Hybomitra ciureai* (Séguy, 1937). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

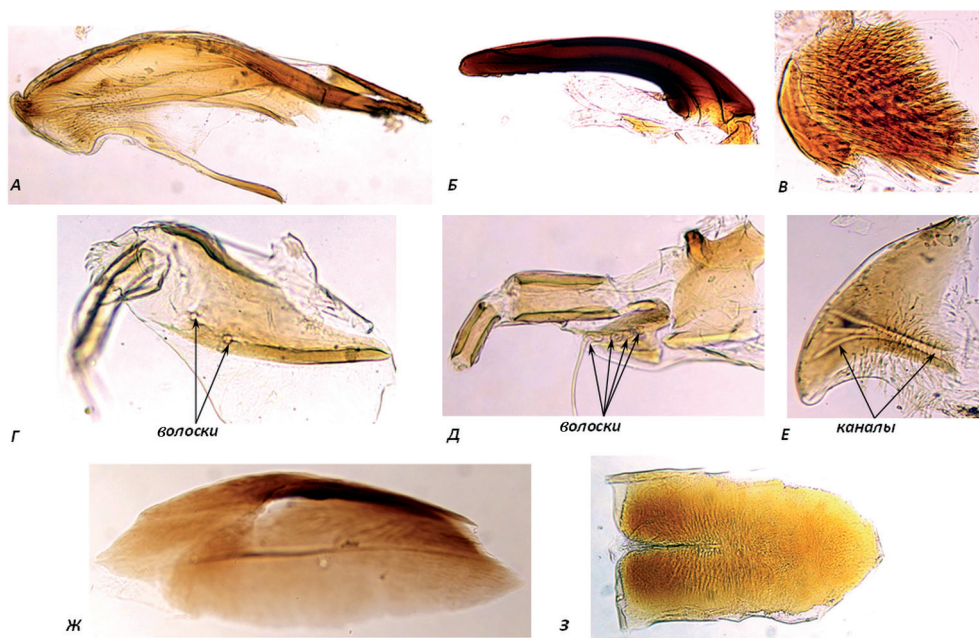
**Figure 6.** Larva of *Hybomitra ciureai* (Séguy, 1937). Thoracic segments: А – in dorsal view, В – in lateral view, С – in ventral view. Abdominal segments: Д – in dorsal view, Е – in lateral view, F – in ventral view.

Лабрум с более хитинизированным верхним краем в его центральной части. На выпуклой поверхности лабрума волоски отсутствуют. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол  $80^\circ$  (рис. 7А).

Мандибулы на нижней стороне с семью–девятью зубчиками, при этом первые 6–7 чётко выражены, а последние 1–2 редуцированы. Зубчики занимают почти половину длины верхней челюсти (рис. 7Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (рис. 7В), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 7Г). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. В верхней части первого членика имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части его первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три



**Рисунок 7.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra ciureai* (Séguy, 1937): *A* – лабрум, *B* – мандибула, *C* – щётка, *Г* – антенна, *Д* – максиллярный щупик, *Е* – лациния, *Ж* – латеральный склерит, *З* – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на фотографиях обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

**Figure 7.** Elements of the head capsule and mouthparts of *Hybomitra ciureai* (Séguy, 1937) larva: *A* – labrum, *B* – mandible, *C* – brush, *Д* – antenna, *E* – maxillary palp, *F* – lacinia, *G* – lateral scleritis, *H* – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

волоска располагаются в ряд и соприкасаются друг с другом, а четвёртый находится от них на расстоянии, равном его диаметру у основания (рис. 7Д).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светлого-коричневого цвета. От основания лацинии отходит канал, который на середине своей длины разветвляется на три части (рис. 7Е).

Латеральный склерит светло-коричневого цвета, овальный, с заострёнными передним и задним концами. Верхний край в своей задней половине сильно хитинизирован и имеет почти чёрную окраску. В верхней части пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, располагается светлое пятно в виде изогнутой линии (рис. 7Ж).

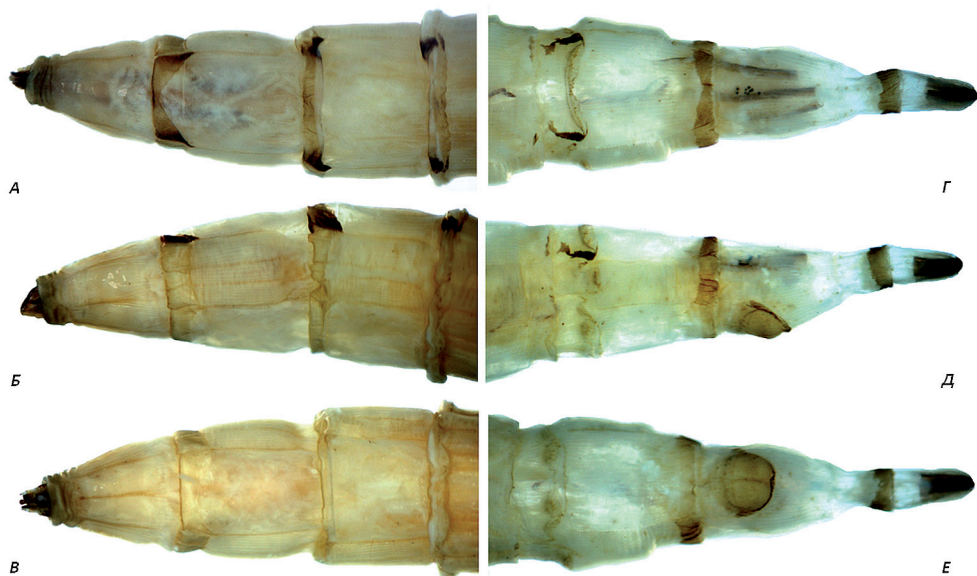
Субментум в задней части закруглён. Ширина субментума равна половине его длины. Выемка в передней части субментума занимает 1/3 его длины (рис. 7З).

### *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909)

Окраска тела личинки тёмно-коричневая или красновато-коричневая. Личиночная шкурка длиной 26–29 мм. На дорсальной стороне личинки со второго грудного сегмента и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные чёрные



пятна. Вершинное концентрическое поле переднегруды с пятью тонкими удлинёнными выступами, из которых два дорсолатеральных, два латеральных и один вентральный (рис. 8А–8В). На дорсальной стороне вершинного хетоидного поля среднегрудного сегмента располагается угловидная выемка. Концентрическое поле заднегруды ровное и по ширине занимает 1/8 часть длины сегмента (рис. 8А). Отношение расстояния между дорсолатеральными и средними латеральными бороздками к расстоянию между двумя средними латеральными бороздками как 1.5 : 1 (рис. 8Б). Гофрировка с чётко выраженной ребристостью по бокам тела, но отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон (рис. 8А–8В). Вершинное хетоидное поле имеется на всех брюшных сегментах, кроме анального. Начиная с 4–5-го брюшного сегмента по 7-й брюшной сегмент, хетоидная полоса в виде отдельных дорсолатеральных и вентральных пятен. Базальное концентрическое поле в виде узкой полоски расположено на преанальном и анальном сегментах. Гофрировка покрывает все стороны брюшных сегментов. Дыхательный сифон в 2 раза длиннее ширины своего основания (рис. 8Г–8Е).



**Рисунок 8.** Личинка *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

**Figure 8.** Larva *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909). Thoracic segments: А – in dorsal view, Б – in lateral view, В – in ventral view. Abdominal segments: Д – in dorsal view, Е – in lateral view, F – in ventral view.

Лабрум с более хитинизированным верхним краем в передней части и на вершине переднего края. На выпуклой поверхности лабрума в его передней и задней частях имеется по одной паре волосков, в центральной части – один короткий волосок. Апикальный зубец округлый и отделён от дорсального края небольшой выемкой (не чётко выраженной). Передний край лабрума образует с дорсальным краем прямой угол (рис. 9А).

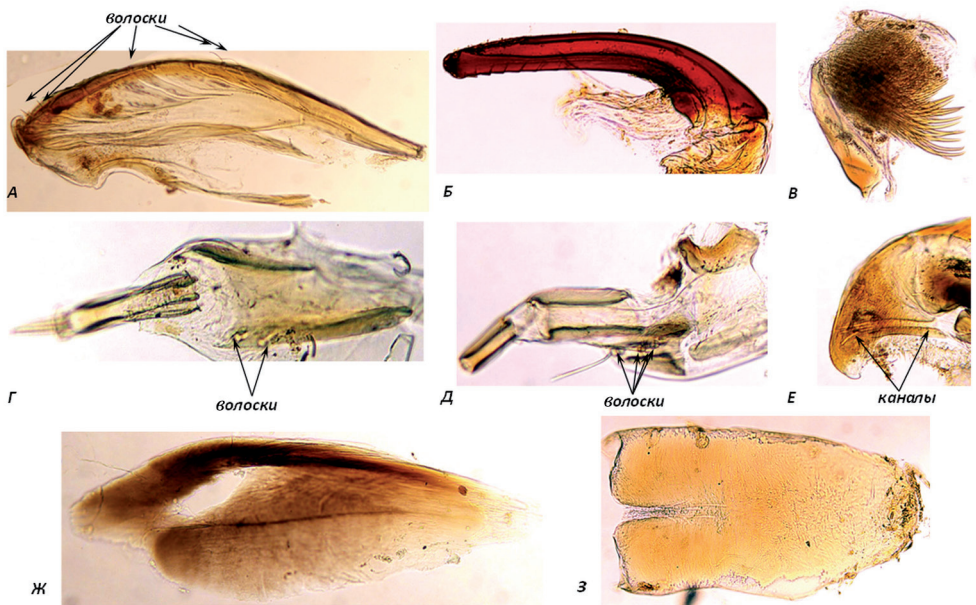
Мандибула на нижней стороне имеет семь зубчиков, из которых первый и последний слабозаметны, остальные пять чётко выражены. Зубчики занимают первую треть длины челюсти (рис. 9Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (рис. 9В), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 9Г). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.5 раза короче длины второго членика. На нижней стороне в верхней части первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части его первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска примыкают друг к другу, а четвёртый находится от них на расстоянии, в 2.5–3.0 раза превышающем диаметр его основания (рис. 9Д).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светло-коричневого цвета. От основания лацинии отходит канал, который в своей средней части начинает разветвляться на три канала (рис. 9Е).

Латеральный склерит тёмно-коричневого цвета с закруглённым передним концом. Его верхняя часть и медиальная линия имеют окраску, близкую к чёрной за счёт более сильной хитинизации. В верхней трети пластинки склерита располагается светлое овальное пятно (рис. 9Ж).



**Рисунок 9.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909): А – лабрум, Б – мандибула, В – щётка, Г – антенна, Д – максиллярный щупик, Е – лациния, Ж – латеральный склерит, З – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на фотографиях обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

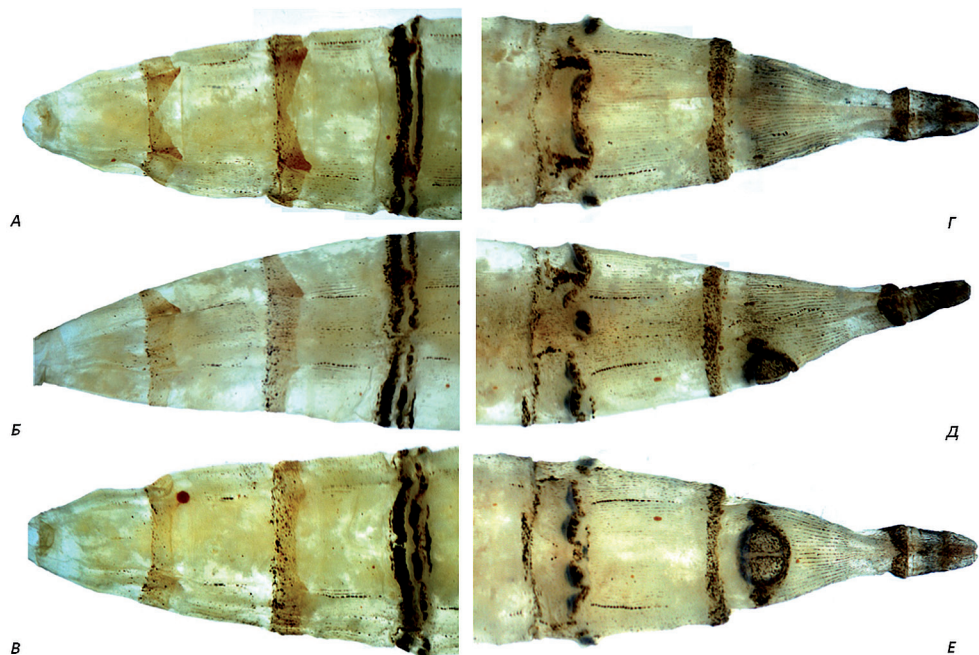
**Figure 9.** Elements of the head capsule and mouthparts of *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909) larva: А – labrum, В – mandible, С – brush, D – antenna, Е – maxillary palp, F – lacinia, G – lateral scleritis, H – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

Субментум в задней части закруглѐн. Ширина субментума равна половине его длины. Выемка в передней части субментума занимает 1/5 его длины (рис. 93).

***Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959)**

Цвет личинки от светло-коричневого до тѐмно-коричневого или зелѐный. Длина личиночной шкурки 24–27 мм. На дорсальной стороне личинки со второго грудного и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные чѐрные пятна. Вершинное хетоидное поле переднегруды занимает 1/6 часть длины сегмента (рис. 10А–14В).

Концентрическое поле на дорсальной стороне средне- и заднегруды имеет угловидную выемку, которая посредине поля занимает 1/12 часть длины сегмента (рис. 10А). Латеральные точечные борозды слабозаметные (рис. 10Б). Гофрировка с чѐтко выраженной ребристостью по бокам тела, но отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон. Вершинное хетоидное поле имеется на всех брюшных сегментах, кроме анального (рис. 10Г, 10Е). На первых трех брюшных сегментах поле в виде полосы, начиная с 4–5-го сегментов по 7-й сегмент – в виде отдельных дорсолатеральных и вентральных пятен. Базальное концентрическое поле в виде узкой полоски расположено на преанальном и анальном сегментах. Гофрировка покрывает все стороны брюшных сегментов. Дыхательный сифон в 1.2 раза длиннее ширины своего основания (рис. 10Г–10Е).



**Рисунок 10.** Личинка *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

**Figure 10.** Larva *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960). Thoracic segments: А – in dorsal view, В – in lateral view, С – in ventral view. Abdominal segments: D – in dorsal view, E – in lateral view, F – in ventral view.

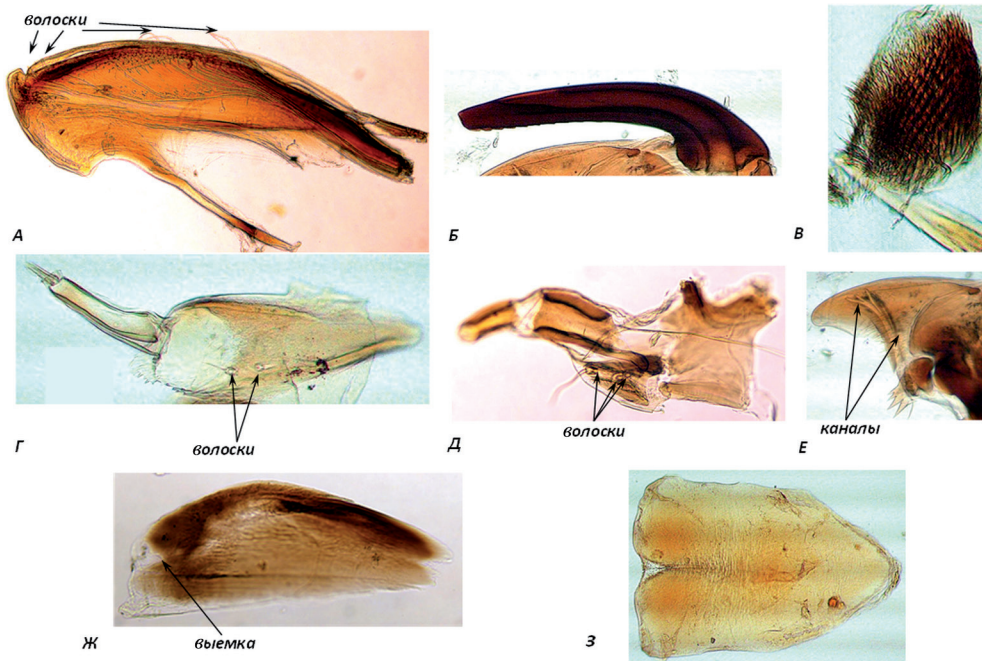


Лабрум светло-коричневого цвета с более интенсивной окраской верхнего края и верхней трети переднего края за счёт сильной хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума имеется 3 пары волосков. Апикальный зубец ширококонический и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край лабрума образует с дорсальным краем угол  $90^\circ$  (рис. 11А).

Мандибула на нижней стороне с 8–10 зубчиками, из которых первые 6–8 чётко выраженные и последние 2 слабозаметные. Зубчики занимают половину длины верхней челюсти (рис. 11Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (рис. 11В), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 11Г). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 3–3.5 раза короче длины второго членика. На нижней стороне в верхней части первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется три волоска. Два волоска примыкают друг к другу, а третий находится от них на расстоянии, в 3 раза превышающем его диаметр у основания (рис. 11Д).



**Рисунок 11.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960): А – лабрум, Б – мандибула, В – щётка, Г – антенна, Д – максиллярный щупик, Е – лациния, Ж – латеральный склерит, З – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на фотографиях обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

**Figure 11.** Elements of the head capsule and mouthparts *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960) larva: А – labrum, В – mandible, С – brush, D – antenna, E – maxillary palp, F – lacinia, G – lateral scleritis, H – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

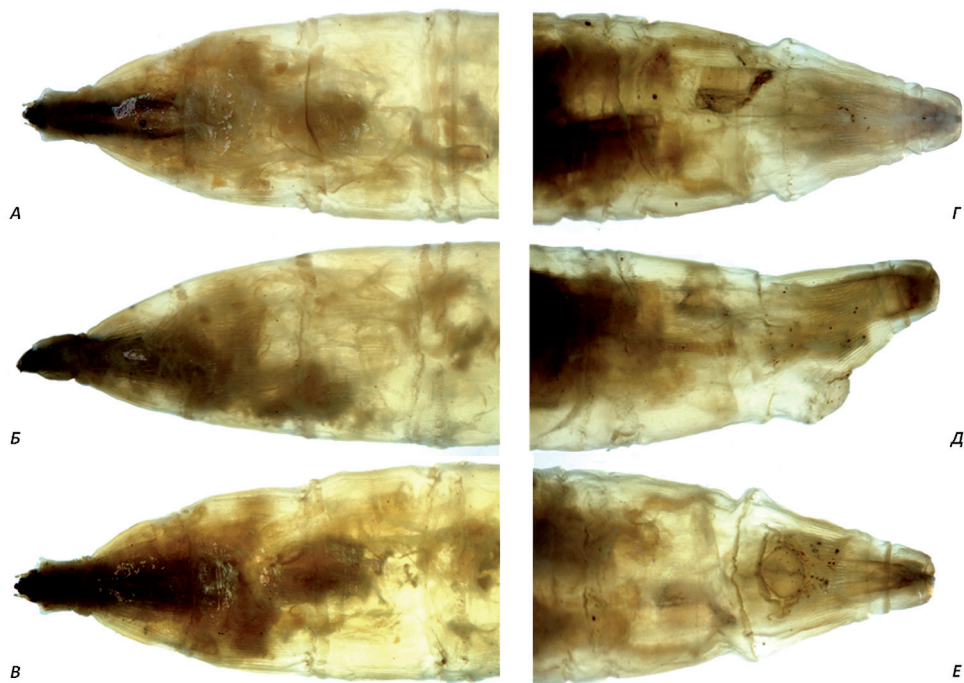
С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светло-коричневого цвета. От основания лацинии отходит канал, который в середине и верхней трети имеет по одному ответвлению, на самой вершине ещё разветвляется на два канала. Три ветви канала почти достигают верхнего края нижней челюсти (рис. 11Е).

Латеральный склерит в передней части с тремя зубцами, из которых чётко выражены боковые и слабо выражен средний. Склерит светло-коричневого цвета с более сильной хитинизацией в его передней трети и вдоль верхнего края. В верхней части пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, располагается слабовыраженное светлое пятно (рис. 11Ж).

Субментум к задней части сужается и закругляется на вершине. Ширина субментума равна  $\frac{2}{3}$  его длины. Выемка в передней части субментума треугольной формы и занимает  $\frac{1}{7}$  его длины (рис. 11З).

### *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817)

Личинка светло-коричневого цвета. Личиночная шкурка длиной 23–25 мм. На дорсальной стороне личинки со второго грудного сегмента и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные слабовыраженные коричневые пятна. На переднегрудии имеется вершинное концентрическое поле без выступов (рис. 12А–12В). На дорсальной и вентральной сторонах передне- и заднегрудии хетоидное поле дуговидное (рис. 12А). На брюшных сегментах вершинное концентрическое поле неярковыраженное и в виде дорсолатеральных треугольных



**Рисунок 12.** Личинка *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

**Figure 12.** Larva *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817). Thoracic segments: А – in dorsal view, В – in lateral view, С – in ventral view. Abdominal segments: Д – in dorsal view, Е – in lateral view, F – in ventral view.

пятен. Латеральные борозды слабо заметные (рис. 12Б). Гофрировка с чётко выраженной ребристостью по бокам тела, но отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон. Базальное хетоидное поле слабо заметное, в виде очень узкой полоски расположено на преанальном и анальном сегментах (рис. 12Г, 12Е). Гофрировка покрывает все стороны брюшных сегментов. Длина дыхательного сифона равна его ширине у основания (рис. 12Г–12Е).

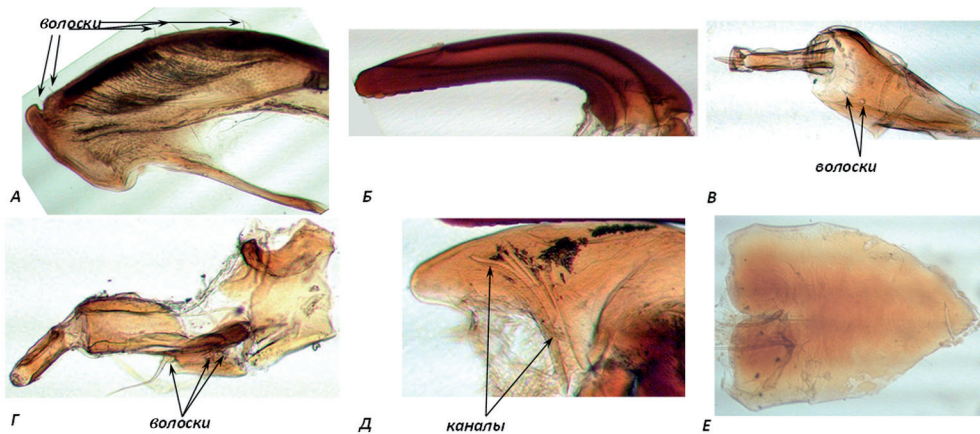
Лабрум светло-коричневого цвета с более хитинизированным верхним краем и верхней третью переднего края. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары волосков. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол  $80^\circ$  (рис. 13А).

Мандибула слабо изогнутая с 11 зубчиками на нижней стороне, из которых 8 чётко и 3 нечётко выражены. Зубчики занимают половину длины челюсти (рис. 13Б).

У заднего края мандибул располагается щётка, под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 13В). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.5 раза короче длины второго членика. На нижней стороне в верхней части первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска располагаются в ряд и соприкасаются друг с другом, а четвёртый находится от них на расстоянии, в 3.5–4.0 раза превышающем его диаметр у основания (рис. 13Г).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светло-коричневого цвета. От основания лацинии отходит канал, который в своей середине даёт одно ответвление и в верхней трети разветвляется ещё на два канала. Три ветви почти достигают верхнего края нижней челюсти (рис. 13Д).



**Рисунок 13.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817): А – лабрум, Б – мандибула, В – антенна, Г – максиллярный щупик, Д – лациния, Е – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на фотографиях обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

**Figure 13.** Elements of the head capsule and oral apparatus of the larva of *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817): А – labrum, Б – mandible, В – antenna, Г – maxillary palp, Д – lacinia, Е – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

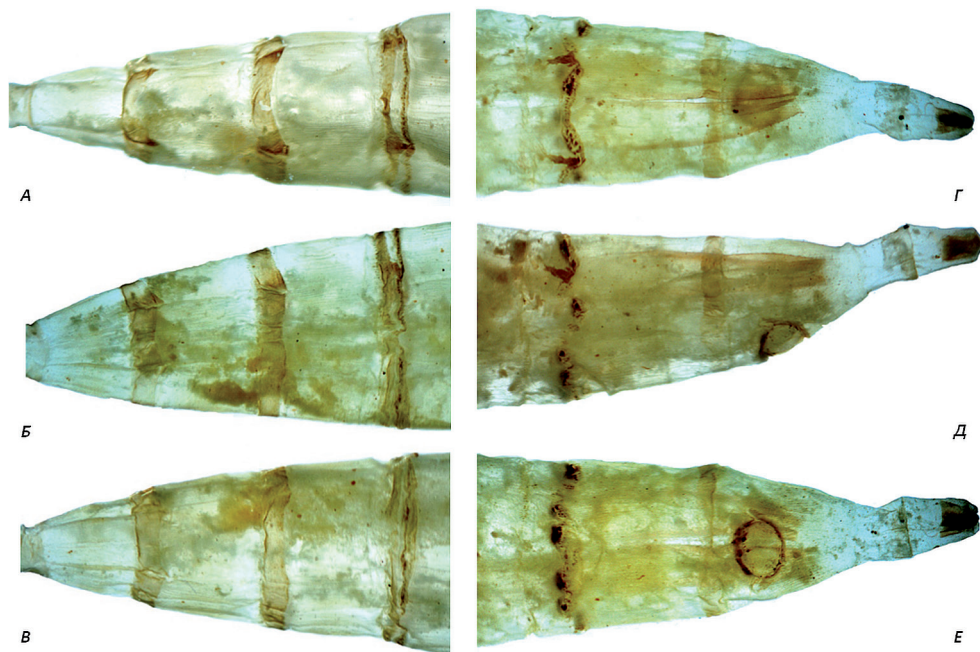


Латеральный склерит и щётку сохранить не удалось.

Субментум светло-коричневого цвета с сильно заострённым копьевидным задним концом. Ширина субментума равна  $2/3$  его длины. Выемка в передней части субментума занимает  $1/10$  его длины (рис. 13Е).

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

Окраска личинки красновато-коричневая или бурая. Длина личиночной шкурки 28–32 мм. На дорсальной стороне личинки со второго грудного сегмента и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные чёрные пятна. На переднегрудки концентрическое поле с пятью выступами, из которых один вентральный, два дорсолатеральных и два вентролатеральных (рис. 14А–14В). Вершинное хетиодное поле на дорсальной стороне средне- и заднегрудки дуговидное и занимает  $1/6$  часть длины сегмента (рис. 14А). Гофрировка с чётко выраженной ребристостью по бокам тела, но отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон (рис. 14А, 14В). Вершинное хетиодное поле имеется на всех брюшных сегментах, кроме анального. Начиная с четвертого брюшного сегмента, оно в виде отдельных дорсолатеральных и вентральных пятен. Базальное концентрическое поле в виде узкой полоски располагается на шестом брюшном, преанальном и анальном сегментах (рис. 14Г, 14Е). Гофрировка покрывает все стороны брюшных сегментов. Дыхательный сифон в 1.2 раза длиннее ширины своего основания (рис. 14Г–14Е).



**Рисунок 14.** Личинка *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

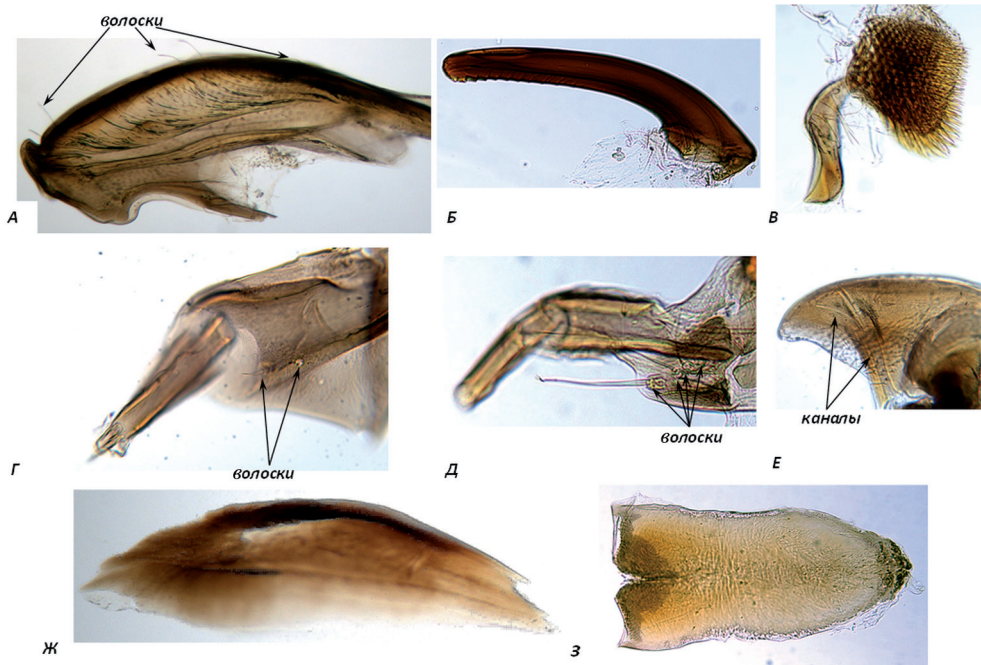
**Figure 14.** Larva *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880). Thoracic segments: А – in dorsal view, В – in lateral view, С – in ventral view. Abdominal segments: Д – in dorsal view, Е – in lateral view, F – in ventral view.

Лабрум светло-коричневого цвета, при этом его верхний край и верхняя треть переднего края окрашены более интенсивно за счёт большей хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары волосков. Апикальный зубец ширококонический и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край лабрума образует с дорсальным краем угол  $80^\circ$  (рис. 15А).

Мандибула на нижней стороне несёт 9–10 зубчиков, из которых 7 чётко выраженные и 2–3 редуцированные. Зубчики занимают половину длины верхней челюсти (рис. 15Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (рис. 15В), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 15Г). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 3.0 раза короче длины второго членика. На нижней стороне в верхней части первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска примыкают друг к другу, а четвёртый находится от них на расстоянии равном его диаметру у основания (рис. 15Д).



**Рисунок 15.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880): А – лабрум, Б – мандибула, В – щётка, Г – антенна, Д – максиллярный щупик, Е – лациния, Ж – латеральный склерит, З – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на фотографиях обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

**Figure 15.** Elements of the head capsule and oral apparatus of the larva of *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880): А – labrum, В – mandible, С – brush, D – antenna, Е – maxillary palp, F – lacinia, G – lateral scleritis, H – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светло-коричневого цвета. От основания лацинии отходит канал, который в своей середине разветвляется на четыре части. Первая ветвь изгибается вдоль переднего края нижней челюсти, вторая и третья ветви достигают её верхнего края, а четвёртая ветвь сильно укороченная (рис. 15Е).

Латеральный склерит на переднем конце с тройным зубцом, в котором боковые выступы короткие, а средний длинный заострённый. Склерит тёмно-коричневого цвета с сильной хитинизацией по верхнему краю и в его передней трети. В верхней части пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, вдоль верхнего края располагается светлое пятно в виде полосы (рис. 15Ж).

Субментум удлинённый, с овальным задним концом. Ширина субментума в области выемки равна половине его длины. Субментум светло-коричневого цвета и на переднем конце вокруг выемки более сильно хитинизирован. Выемка в передней части субментума треугольная и занимает 1/8 его длины (рис. 15З).

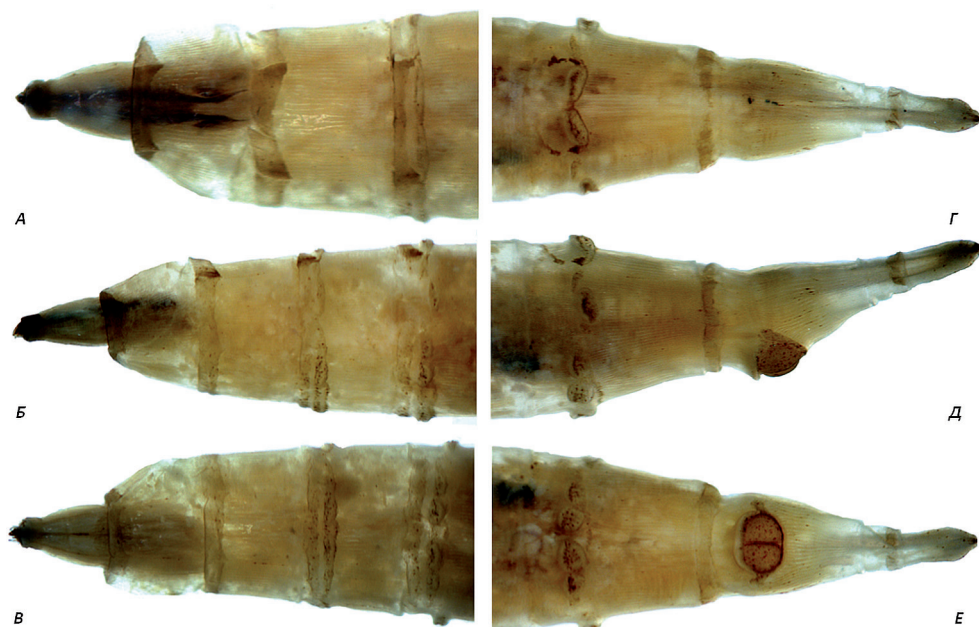
### *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971)

Личинки красновато-коричневого цвета. Личиночная шкурка длиной 26–28 мм. На дорсальной стороне личинки со второго грудного сегмента и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные чёрные пятна. На переднегруди имеется концентрическое поле с пятью выступами, из которых один вентральный, два дорсолатеральных и два вентролатеральных (рис. 16А–16В). Вершинное хетоидное поле переднегруди занимает 1/6 часть длины сегмента. На дорсальной стороне средне- и заднегруди вершинное концентрическое поле имеет форму дуги и занимает 1/7 и 1/5 часть от длины сегмента соответственно (рис. 16А). Латеральные точечные борозды отсутствуют, бороздки на вентральной стороне слабозаметны (рис. 16Б). Вершинное хетоидное поле имеется на всех брюшных сегментах, кроме анального. Начиная с четвертого сегмента, это поле в виде дорсолатеральных и вентральных пятен. Базальное концентрическое поле в виде узкой полосы расположено на шестом брюшном, преанальном и анальном сегментах (рис. 16Г, 16Е). Гофрировка с чётко выраженной ребристостью на всех сегментах. Дыхательный сифон вдвое длиннее ширины своего основания (рис. 16Г–16Е).

Верхняя губа с более хитинизированным верхним краем и верхней третью переднего края. На выпуклой поверхности лабрума в передней и центральной частях имеется две пары волосков. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 80° (рис. 17А).

Мандибулы несут по 9–11 зубчиков, из которых первый недоразвитый, далее следуют 7–8 чётко выраженных и последний также редуцированный. Зубчики занимают половину длины верхней челюсти (рис. 17Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (рис. 17В), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (рис. 17Г). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2,5 раза короче длины второго членика. На нижней стороне в верхней части первого членика антенны имеются два волоска.



**Рисунок 16.** Личинка *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971). Грудные сегменты: А – с дорсальной стороны, Б – с латеральной стороны, В – с вентральной стороны. Брюшные сегменты: Г – с дорсальной стороны, Д – с латеральной стороны, Е – с вентральной стороны.

**Figure 16.** Larva *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971). Thoracic segments: А – in dorsal view, Б – in lateral view, В – in ventral view. Abdominal segments: Д – in dorsal view, Е – in lateral view, F – in ventral view.

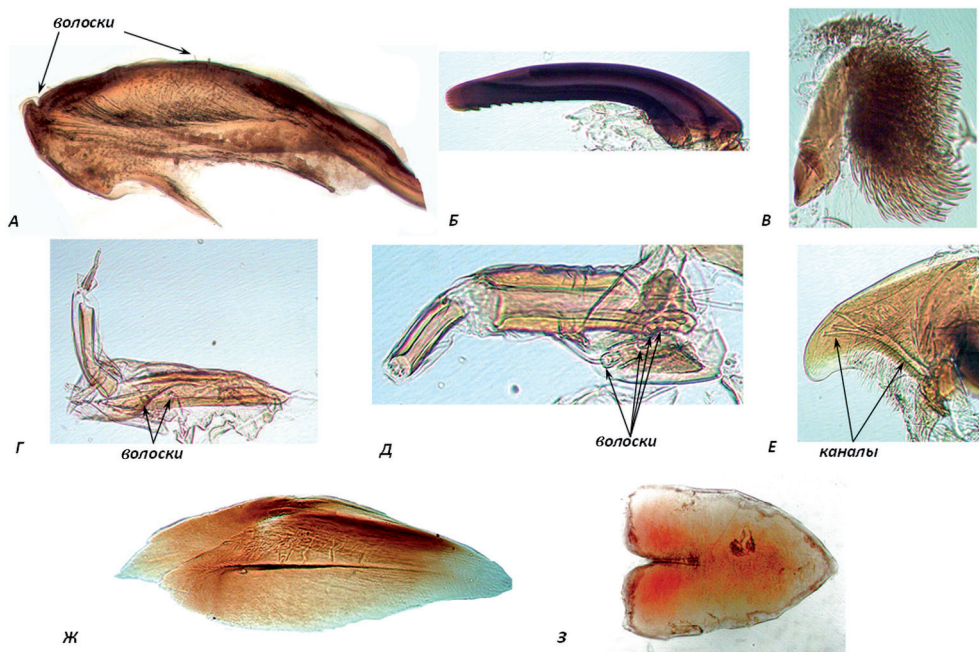
Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска примыкают друг к другу, а четвёртый находится от них на расстоянии, в 1.5–2 раза превышающем его диаметр у основания (рис. 17Д).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают лацинии светло-коричневого цвета. От основания лацинии отходит канал, который в своей середине разветвляется на одну ветвь и в верхней трети – ещё на три. Три ветви достигают верхнего края нижней челюсти и одна ветвь укороченная (рис. 17Е).

Латеральный склерит на переднем конце с заострённым выступом. Склерит светло-коричневого цвета с более сильной хитинизацией по верхнему краю в его задней части. В центральной части склерита по медиальной линии располагается тёмно-коричневая линия. В верхней части пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, вдоль верхнего края располагается слабовыраженное светлое пятно (рис. 17Ж).

Субментум светло-коричневого цвета, к задней части сужается и заостряется на вершине. Ширина субментума равна  $\frac{3}{5}$  его длины. Выемка в передней части субментума занимает  $\frac{1}{6}$  его длины (рис. 17З).





**Рисунок 17.** Элементы головной капсулы и ротового аппарата личинки *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971): *A* – лабрум, *B* – мандибула, *В* – щётка, *Г* – антенна, *Д* – максиллярный щупик, *Е* – лациния, *Ж* – латеральный склерит, *З* – субментум. Часть волосков в процессе приготовления препарата утрачена, поэтому на photographs обозначены либо волоски, либо места выхода волосков из их основания.

**Figure 17.** Elements of the head capsule and oral apparatus of the larva of *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971): *A* – labrum, *B* – mandible, *C* – brush, *D* – antenna, *E* – maxillary palp, *F* – lacinia, *G* – lateral scleritis, *H* – submentum. Some hairs were lost during preparation of the sample; therefore, photographs show either hairs or the places where hairs erect from their bases.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно результатам проведённых исследований, лишь для пяти исследованных нами видов (*Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*) особенности внешней морфологии (гофрировка, концентрические хетоидные поля, латеральные бороздки, дыхательный сифон) практически полностью совпадают с особенностями аналогичных структур, приведенными в литературе (Chvála, Ježek, 1969; Иванищук, 1970; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990). Особенности строения личинок *H. lurida*, изученных нами, в целом совпадают с таковыми для личинок этого вида, описанных для Северной Америки (Teskey, 1969) и Карелии (Быкова, 1992). Однако, по данным Быковой (1992), хетоидная полоса у *H. lurida* отмечена лишь на преанальном сегменте, в то время как у личинок, изученных нами, она отмечена и на анальном сегменте (рис. 12Г–12Д). В работе Тески (Teskey, 1969) отсутствуют указания как на преанальную, так и на анальную хетоидные полосы.

У личинок *H. nitidifrons confiformis*, изученных нами, гофрировка полностью покрывает грудные сегменты (рис. 16А, 16В), в отличие от гофрировки личинок,

описанных Йежеком (Ježek, 1977a), у которых гофрировка с чётко выраженной ребристостью присутствует только по бокам тела и отсутствует на дорсальной и вентральной сторонах. Помимо этого, у личинок *H. n. confiformis*, исследованных нами, отсутствуют латеральные борозды и слабо выражены дорсовентральные борозды (рис. 16Б), в то время как у этих же личинок, описанных Йежеком (Ježek, 1977a), латеральные борозды присутствуют, а дорсовентральные хорошо выражены.

Сравнение строения головной капсулы и ротового аппарата исследованных нами личинок с литературными данными позволило выявить как сходство, так и различия. В частности, особенности строения головной капсулы и ротового аппарата личинок *H. muehlfeldi* (Chvála, Ježek, 1969; Лутта, Быкова, 1982) полностью совпадают с особенностями строения аналогичных структур, отмеченных нами.

Сравнение особенностей строения головной капсулы и ротового аппарата личинок *H. bimaculata*, исследованных нами, с литературными данными показало, что мандибула на нижней стороне несёт не 7–9, а 8–11 зубчиков (рис. 5Б), латеральный склерит имеет выемку (рис. 5Ж), отсутствующую на рисунках, приведённых другими авторами (Лутта, Быкова, 1982).

У исследованных нами личинок *H. ciureai* передний конец лацинии заострён и значительно более изогнут (рис. 7Е), чем это приводится на рисунках других авторов (Лутта, Быкова, 1982). Волоски максиллярного щупика располагаются по дуге, изогнутой вниз (рис. 7Д), в то время как на рисунках у Лутты и Быковой (1982) – по дуге, изогнутой вверх.

У личинок *H. d. distinguenda*, исследованных нами, передний конец лацинии заострён и значительно более изогнут (рис. 9Е) по сравнению с этой структурой на рисунках, приведённых другими авторами (Лутта, Быкова, 1982; Ježek, 1977a), канал лацинии расходится на три компактные ветви в верхней трети, в то время как у Йежеком (Ježek, 1977a) ветви расходятся шире в форме метёлки, а на рисунках Лутты и Быковой (1982) от середины общего канала отходит одна короткая ветвь, а продолжающаяся часть канала расходится на две мелкие ветви у самого верхнего края лацинии. Количество зубчиков на нижней стороне мандибулы *H. d. distinguenda*, по нашим данным, равно семи (рис. 9Б), по данным Лутты и Быковой (1982) – 10, по данным Йежек (Ježek, 1977a) – 12.

У исследованных нами личинок *H. l. lundbecki* латеральный склерит на переднем крае несёт одну выемку, антенна несёт два волоска (рис. 11Ж), а судя по рисункам, представленным Луттой и Быковой (1982), выемки две и антенна лишена волосков.

У *H. lurida*, исследованных нами, мандибулы у основания имеют форму усечённого треугольника и 11 зубчиков, антенна несёт два волоска (рис. 13Б), а по данным Быковой (1992), форма основания мандибулы округлая, зубчиков лишь семь, волоски отсутствуют.

Строение головной капсулы и ротового аппарата личинок *H. n. confiformis*, изученных нами, в целом, совпадают с данными, приведёнными в литературе. Отличие отмечено лишь в форме латерального склерита, который по рисункам, представленным Ježek (1977a), имеет вытянутый закруглённый передний край, в то время как по нашим данным он укорочен и заострён (рис. 17Ж).

Как было отмечено выше, при описании головных капсул личинок *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. n. confiformis* и *H. muehlfeldi* в литературе приводятся особенности строения всех элементов за исключением суб-



ментума (Лутта, Быкова, 1982; Ježek, 1977a). Однако, по нашим наблюдениям, субментум может использоваться в качестве дополнительного диагностического признака, т. к. особенности его строения у разных личинок отчётливо различаются. Так, например, у личинок *H. ciureai* и *H. d. distinguenda* субментумы в задней части закруглены, их ширина равна длине, но по глубине выемки эти виды отчётливо различаются (рис. 73, 93). У личинок *H. ciureai* выемка в передней части занимает 1/3 его длины, у *H. d. distinguenda* – 1/5 его длины. У личинок *H. bimaculata* и *H. nitidifrons confiformis* субментумы в задней части заострены, но ширина составляет 2/3 и 3/5 от длины, соответственно (рис. 53, 173).

Личинки *H. l. lundbecki*, *H. lurida* и *H. muehlfeldi* отчётливо различаются формой заднего конца субментума. У *H. l. lundbecki* субментум к задней части сужается и закругляется на вершине, у *H. lurida* он сильно заострён и имеет форму копья, у *H. muehlfeldi* задний конец овальный (рис. 113, 13E, 153).

Указанные выше различия в строении личинок, выявленные при сравнении наших данных с данными других авторов, могут быть связаны с тем, что в литературе, как правило, приводятся лишь рисунки и схемы, без детального описания. Использование фотографий при описании морфологических и анатомических особенностей строения личинок, на наш взгляд, позволяет выявить больше деталей и точнее оценить форму и соотношение различных частей изучаемых элементов. Кроме того, по нашему мнению, фотографии являются более объективным документом при описании формы, цвета, количества и расположения мелких деталей и др., по сравнению со схемами и рисунками. Неслучайно последнее время в зарубежных работах при описании особенностей строения личинок слепней, как правило, приводятся именно фотографии. Не исключено, что часть некоторых из описанных нами различий между нашими данными и литературными могут быть связаны с внутривидовыми вариациями.

Настоящая работа служит началом подробного изучения особенностей морфологии личинок слепней Северо-Запада России с целью составления определительной таблицы, облегчающей видовую диагностику личинок.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Р.В. 1990. Определитель личинок слепней. Киев, Наукова Думка, 172 с. [Andreeva R.V. 1990. Key to horsefly larvae. Kiev, Naukova Dumka, 172 pp. (in Russian)].
- Быкова Х.И. 1992. Морфология личинки и куколки *Hybomitra kaurii* и *Hybomitra lurida*. Паразитология 8 (4): 329–333. [Bykova Kh.I. 1992. Morphology of the larva and pupa of *Hybomitra kaurii* and *Hybomitra lurida*. Parazitologiya 8 (4): 329–333. (in Russian)].
- Иванищук П.П. 1970. К морфологии и классификации личинок слепней (Diptera, Tabanidae) Ивановской области. Труды Ивановского медицинского института 46: 137–158. [Ivanishchuk P.P. 1970. On the morphology and classification of horsefly larvae (Diptera, Tabanidae), Ivanovo region. Proceedings of Ivanovsky medical institute 46: 137–158. (in Russian)].
- Лутта А.С. 1970. Слепни Карелии. Л., Наука, 304 с. [Lutta A.S. 1970. Horseflies of Karelia. Leningrad, Nauka, 304 pp. (in Russian)].
- Лутта А.С., Быкова Х.И. 1982. Слепни (сем. Tabanidae) Европейского Севера. Л., Наука, 184 с. [Lutta A.S., Bykova Kh.I. 1982. Horseflies (Tabanidae) of the European North. Leningrad, Nauka, 184 pp. (in Russian)].
- Олсуфьев Н.Г. 1977. Слепни (семейство Tabanidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 7. Вып. 2, Л.: Наука, 436 с. [Olsufiev N.G. 1977. Horseflies (family Tabanidae). Fauna of the USSR. Diptera insects. Vol. 7. Issue 2, L.: Nauka, 436 pp. (in Russian)].
- Павлова Р.П., Атнагулова Л.З. 2012. Морфологическая характеристика восьми видов личинок слепней. Вестник ТГСПА, Выпуск 4: 137–148. [Pavlova R.P., Atnagulova L.Z. 2012. Morphological characteristics of eight species of horsefly larvae. Vestnik TGSPA, Issue 4: 137–148. (in Russian)].

- Скуф'ин К.В. 1973. Методы сбора и изучения слепней. Л., Наука, 104 с. [Skuf'in K.V. 1973. Methods for collecting and studying horseflies. Leningrad, Nauka, 104 pp. (in Russian)].
- Цалолихин С.Я. (Ред.). 2000. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 4. Двукрылые насекомые. Санкт-Петербург, Наука, 997 с. [Tsalolikhin S.Ya. (Ed). 2000. Keys to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4. Diptera insects. St. Petersburg, Nauka, 997 pp. (in Russian)]
- Agasoi V.V. 2021. A Modified Technique to Study the Genital Apparatus Structure of Horseflies (Diptera, Tabanidae). *Entomological Review* 101: 303–307. <https://doi.org/10.1134/S0013873821030039>
- Chvála M., Ježek J. 1969. Immature stages of five European *Hybomitra* species of the bimaculata and montana-groups (Diptera, Tabanidae). *Folia Parasitologica* 16: 329–347.
- Courtney G.W., Sinclair B.J., Meier R. 2000. Morphology and terminology of Diptera larvae. In: Papp L., Darvas B. (eds). *Manual of Palaearctic Diptera*, Vol. 1. Budapest, Science Herald, 85–162.
- Ježek J. 1977a. Larvae and pupae of three European *Hybomitra* species (Diptera, Tabanidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 39: 191–207.
- Ježek J. 1977b. Key to the instar larvae and pupae of some European Tabanidae (Diptera). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 74: 339–344.
- Merz B., Haenni J.-P. 2000. Morphology and terminology of adult Diptera (other than terminalia). In: Papp L., Darvas B. (eds). *Manual of Palaearctic Diptera*, Vol. 1. Budapest, Science Herald, 21–52.
- Teskey H.J. 1969. Larvae and pupae of some eastern North American Tabanidae (Diptera). *The Memoirs of the Entomological Society of Canada* 63: 1–147.

## CONTRIBUTION TO LARVAL MORHOLOGY OF HORSEFLIES (DIPTERA, TABANIDAE) OF THE GROUP *HYBOMITRA* (S. STR.) *BIMACULATA* MACQ. FROM NOTHWESTERN RUSSIA

V. V. Agasoi, V. V. Prokofiev

**Key words:** Diptera, Tabanidae, larvae, chaetoid field, labrum, mandible, lacinia, lateral sclerite, submentum, *Hybomitra bimaculata* group

### SUMMARY

The structure of seven species of horsefly larvae (Diptera, Tabanidae) of the group *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq., including *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1959), *H. lurida* (Fallén, 1817), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880), *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971) is described. Similar and differing characters in the external structure, structure of the head capsule and mouthparts in the examined species in comparison with literary data were revealed. For example, the presence of a chaetoid field on preanal and anal segments in *H. lurida* was noted. In *Hybomitra n. confiformis* larvae, lateral grooves are absent and dorsoventral grooves are poorly developed. Peculiarities of mouthpart structure completely coincide with those described in literature only in *H. muehlfeldi*; other six species possess some differences. A detailed study of the submentum showed that it differs in different species of larvae, making it possible to use this character as an additional diagnostic feature. Ratio between length of the submentum notch and length of the submentum itself differs in all larvae examined. In *H. muehlfeldi* larvae, the submentum clearly differs in the degree of chitinization of the anterior end around the notch.

УДК 597-169:597.553

**НЕСПЕЦИФИЧНАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ  
НЕМАТОД *CYSTIDICOLA FARIONIS* FISCHER, 1798  
У ЩУК В РЕКЕ ХАТАНГЕ (МОРЕ ЛАПТЕВЫХ)**

© 2022 г. Ю. К. Чугунова\*

Красноярский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения  
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»,  
ул. Парижской Коммуны, 33, Красноярск, 660097 Россия

\*e-mail: jhermann@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2021 г.

После доработки 23.12.2021 г.

Принята к публикации 25.12.2021 г.

Даны морфологическое описание, а также размерная и половая структура инфрапопуляции нематоды *Cystidicola farionis* Fischer, 1798, обнаруженной в плавательном пузыре неспецифичного хозяина – щуки *Esox lucius* Linnaeus – в условиях заполярной реки Хатанги (бассейн моря Лаптевых).

**Ключевые слова:** щука, *Esox lucius*, *Cystidicola farionis*, р. Хатанга

**DOI:** 10.31857/S0031184722010045

Щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 – одна из наиболее широко распространенных хищных рыб Голарктики. В системе р. Хатанги щука занимает обширный ареал, от верхних участков р. Хеты до Хатангской губы, причем в нижней части губы (в 20 км от Хатангского залива) уже не встречается (Лукьянчиков, 1967). В р. Хатанге щука довольно малочисленна, специализированный промысел не ведется, единично отмечается в уловах при добыче сиговых рыб.

Паразитофауна щуки хорошо изучена на большей части ее ареала (Определитель паразитов пресноводных рыб ..., 1984; Митенев, 1997; Румянцев, 2007; Однокурцев, 2010; Доровских, Голикова, 2011). Сведения о паразитах щуки в заполярных водоемах Сибири единичны (Чугунова, 2014). В р. Хатанге нематода *Cystidicola farionis* Fischer, 1798 впервые обнаружена у щуки Лукьянчиковым и Черепановым (1962): в плавательном пузыре у одной щуки из двух обследованных было найдено 6 экз. нематод.

В настоящей работе даны морфологическое описание, размерная и половая структура нематод *C. farionis*, обнаруженных в плавательном пузыре щуки из р. Хатанги в 2014 г.

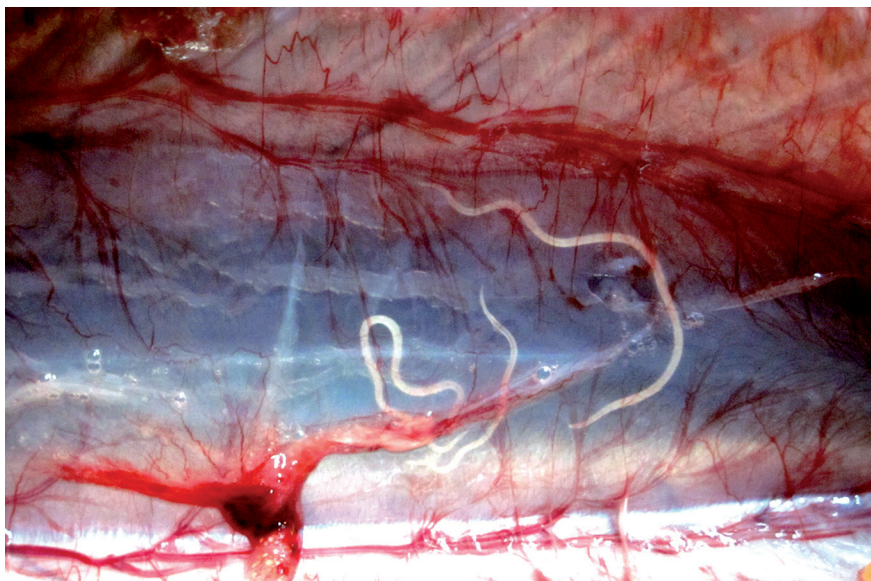
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Хатанга длиной 227 км образована слиянием рек Хета и Котуй, протекает в зоне вечной мерзлоты и впадает в Хатангский залив моря Лаптевых. Суровый климат Заполярья, низкая температура воды в реке, короткий вегетационный период обуславливают слабое развитие кормовых организмов для рыб (планктона и бентоса) и в целом негативно отражаются на биологической продуктивности водотока (Лукиянчиков, 1967).

Материалы для настоящей публикации были получены в результате паразитологического вскрытия щук из р. Хатанги ( $71^{\circ} 59' 00''$  N) в сентябре 2014 г. Методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) исследовано 15 экз. рыб длиной (абсолютной) 473–675 ( $575 \pm 17$ ) мм, массой 588–2148 ( $1068 \pm 118$  г), в возрасте от 4+ до 12+ лет. Обнаруженных нематод фиксировали горячим спиртом (70%) с последующим приготовлением глицерин-желатиновых препаратов. Фото выполнено камерой Canon PowerShot D 10. Обработка и анализ данных выполнен с использованием среды Excel, программ Statgraphics (критерий Колмогорова-Смирнова (DN)).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У двух из 15 щук (13.3%) были обнаружены нематоды *C. farionis*. В кишечнике одной зараженной рыбы (абсолютная длина 557 мм, масса 1203 г, возраст 8+ лет) найдена одна нематода – самец с длиной тела 27.3 мм. У другой щуки (длина 675 мм, масса 1946 г, возраст 12+ лет) в плавательном пузыре присутствовало 78 нематод, представленных половозрелыми червями обоих полов. Вследствие такой высокой интенсивности инвазии плавательный пузырь щуки был источен и прозрачен (в норме пузырь у щук плотный и непрозрачный), внутренняя поверхность плавательного пузыря была воспалена, ослизнена и имела многочисленные кровоизлияния (рис. 1).



**Рисунок 1.** Нематоды *Cystidicola farionis* Fischer, 1798 в полости плавательного пузыря щуки р. Хатанги, 2014 г.

**Figure 1.** Nematodes *Cystidicola farionis* Fischer, 1798 in the swim bladder cavity of the pike of the Khatanga River, 2014.

Среди обнаруженных нематод количественно преобладали самки – 47 экз., длина которых варьировала от 22 до 47 мм. По числу особей выделяются две основные размерные группы: 31–35 мм (31.9%) и 36–40 мм (34.0%). Самки длиной от 26 до 30 мм составляют 14.8%, относительно мелкие (20–25 мм) и крупные (41–45 мм) черви в выборке единичны и составляют по 8.5%; также присутствовала одна особь с максимальной длиной 47 мм (2.1%).

Размеры самцов существенно меньше, чем самок, пределы варьирования от 11 до 34 мм. Наибольшее количество особей составляют три размерные группы: 16–20 мм (25.8%), 21–25 мм (25.8%) и 26–30 мм (22.6%). В меньшей степени представлены самцы длиной 11–15 мм (16.1%) и единично – в группе 21–35 мм (6.4%).

В целом для выборки нематод обоих полов средняя длина самок превышает максимальные размеры и составляет  $34.4 \pm 0.8$  мм, для самцов – среднее значение длины тела укладывается в промеры, указанные для данного вида в Определителе, составляя  $21.9 \pm 1.0$  мм. По размерной структуре самцы и самки достоверно различались (критерий Колмогорова-Смирнова  $D = 0.71$   $p < 0.001$ ).

Учитывая неспецифичность хозяина (щука) для *C. farionis*, приводим морфометрические данные обнаруженных нематод по 5 самкам и 7 самцам. Это крупные черви, кутикула которых имеет выраженную штриховатость.

**Самки.** Ротовая капсула длиной 0.02–0.025 ( $0.021 \pm 0.001$ ), шириной 0.03–0.06 ( $0.045 \pm 0.008$ ) мм, длина глотки 0.13–0.17 ( $0.148 \pm 0.007$ ) мм, мышечного пищевода 0.61–0.7 ( $0.642 \pm 0.016$ ), железистого – 2.03–3.8 ( $3.280 \pm 0.322$ ), нервное кольцо удалено на 0.31–0.42 ( $0.384 \pm 0.021$ ) мм, длина хвоста 0.19–0.23 ( $0.202 \pm 0.007$ ) мм. Яйца покрыты толстой оболочкой с филаментами на обоих полюсах. Длина яиц 0.045–0.05 ( $0.048 \pm 0.001$ ), ширина 0.025–0.03 ( $0.026 \pm 0.001$ ).

**Самцы.** Ротовая капсула длиной 0.02–0.027 ( $0.022 \pm 0.002$ ), шириной 0.042–0.05 ( $0.047 \pm 0.003$ ) мм, длина глотки 0.13–0.16 ( $0.144 \pm 0.005$ ) мм, мышечного пищевода 0.52–0.72 ( $0.58 \pm 0.024$ ), железистого – 2.47–3.15 ( $2.88 \pm 0.080$ ), нервное кольцо удалено на 0.31–0.53 ( $0.418 \pm 0.034$ ) мм. Хвост спирально закручен, длина хвоста 0.22–0.31 ( $0.275 \pm 0.013$ ). Спикеры неравные и несхожие. Длина большей 0.8–1.0 ( $0.868 \pm 0.031$ ) мм, меньшей 0.2–0.27 ( $0.230 \pm 0.011$ ) мм, преклоакальных сосочков 14 пар, постклоакальных – 5 пар.

Все основные морфометрические признаки *C. farionis*, за исключением длины железистого отдела пищевода, укладываются в промеры, приведенные для этого вида в определителе (Определитель паразитов пресноводных рыб ..., 1987).

Нематода *C. farionis* – широко распространенный паразит лососевых, сиговых, хариусовых и корюшковых рыб в водоемах Голарктики, тяготеющий к северным широтам (Пугачев, 2001; Румянцев, 2007). В реках Енисее и Хатанге нематода паразитирует на полупроходных (ряпушка, омуль, муксун) и жилых (тугун, сиг) сиговых рыбах (Бауер, 1948; Лукьянчиков, Черепанов, 1962; Чугунова, Будин, 2018; Nikulina, Polyayeva, 2020). Щука не является специфичным хозяином нематоды и никогда не регистрировалась в качестве ее хозяина в европейской части ареала (Определитель паразитов пресноводных рыб ..., 1984; Румянцев, 2007), а также в водоемах Кольского севера, включая и заполярные водохранилища Серебрянское и Верхнетуломское



(Митенев, Шульман, 1999). В р. Хатанге, по нашему мнению, атипичная встречаемость *C. farionis* – возможно широко распространенное явление, а отсутствие сведений об атипичной локализации нематод у щуки обусловлено недостаточной паразитологической изученностью водоемов региона.

Щука в р. Хатанге находится на границе своего ареала и условия среды её обитания здесь неблагоприятные. Низкие температуры воды на протяжении всего года (7.0–12.6°C в летний период) негативно влияют на физиологическое состояние рыбы в результате которого, очевидно, снижается иммунный ответ рыбы на заражение паразитом.

Находки *C. farionis* в р. Хатанге свидетельствует о том, что заражение щуки в суровых климатических условиях арктических рек становится возможным при поедании инфицированных нематодой сиговых рыб. При этом личинки *C. farionis* могут мигрировать из кишечника щук в их плавательный пузырь. Обнаруженный факт неспецифичного заражения щуки нематодой *C. farionis* аналогичен примеру аномальной локализации плероцеркоидов *Ligula intestinalis* в мускулатуре плотвы *Rutilus rutilus* в заполярном Курейском водохранилище (Чугунова, 2017).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность Ю.В. Будину, ведущему сотруднику Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»), г. Красноярск, Россия, за предоставленный материал для исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауер О.Н. 1948. Паразиты рыб реки Енисей. Известия ВНИОРХ 27: 97–156. [Bauer O.N. 1948. Parazity ryb reki Enisej. Izvestiya VNIORN 27: 97–156. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л., Наука, 121 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu. Leningrad, Nauka, 122 pp. (in Russian)].
- Доровских Г.Н., Голикова Е.А. 2011. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов щуки *Esox lucius* L. из бассейна верхней Печоры. Рыбоводство и рыбное хозяйство 11: 44–50. [Dorovskikh G.N., Golikova E.A. 2011. Parasite fauna and the component community structure of parasites of the pike *Esox lucius* L. from basins of the upper Pechora. Fish breeding and fisheries 11: 44–50. (in Russian)].
- Лукьянчиков Ф.В. 1967. Рыбы системы реки Хатанги. В кн.: Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 11–93. [Lukyanchikov F.V. 1967. V kn.: Ryby sistemy reki Hatangi. In: Ryby i kormovye resursy bassejnov rek i vodohranilishh Vostochnoj Sibiri. Krasnojarsk, 11–93. (in Russian)].
- Лукьянчиков Ф.В., Черепанов В.В. 1962. Паразиты рыб бассейна р. Хатанги. Известия Восточносибирского географического общества СССР 60: 67–80. [Lukyanchikov F.V., Cherepanov V.V. 1962. Parazity ryb bassejna r. Hatangi. Izvestija Vostochnosibirskogo geograficheskogo obshhestva SSSR 60: 67–80. (in Russian)].
- Митенев В.К. 1997. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск, изд-во ПИНРО, 199 с. [Mitenev V.K. 1997. Parazity presnovodnyh ryb Kol'skogo Severa. Murmansk, PINRO, 199 pp. (in Russian)].
- Митенев В.К., Шульман Б.С. 1999. Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Систематический каталог. Мурманск, изд-во ПИНРО, 72 с. [Mitenev V.K., Shulman B.S. 1999. Parazity ryb vodoemov Murmanskoy oblasti. Sistematcheskij katalog. Murmansk, PINRO, 72 pp. (in Russian)].
- Однокурцев В.А. 2010. Паразитофауна рыб пресноводных водоемов Якутии. Новосибирск, Наука, 152 с. [Odnokurtsev V.A. 2010. Parazitofauna ryb presnovodnyh vodoemov Jakutii. Novosibirsk, Nauka, 152 pp. (in Russian)].



- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. Л., Наука, 431 с. [Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. 1984. T. 1. Paraziticheskie prostejshie. Leningrad, Nauka, 431 pp. (in Russian)].
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л., Наука, 583 с. [Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. 1987. T. 3. Paraziticheskie mnogokletochnye (Vtoraja chast'). L., Nauka, 583 pp. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2001. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. СПб., ЗИН РАН. 242 с. [Pugachev O.N. 2001. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Prostejshie. Saint Petersburg, ZIN RAN, 242 pp. (in Russian)].
- Румянцев Е.А. 2007. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера (фауна, экология, эволюция). Петрозаводск, изд-во ПетрГУ, 252 с. [Rumyancev E.A. 2007. Parazity ryb v ozerah Evropeiskogo Severa (fauna, ekologiya, evolyuciya). Petrozavodsk, PetrGU, 252 pp. (in Russian)].
- Чугунова Ю.К. 2014. Паразитофауна щуки (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) в водоемах различных природно-климатических зон. В кн. Систематика и экология паразитов. М., Наука, 331–333. [Chugunova Yu.K. 2014. Parazitofauna shhuki (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) v vodoemah razlichnyh prirodno-klimaticheskikh zon. In: Sistematika i ekologiya parazitov. Moscow, Nauka, 242 pp. (in Russian)].
- Чугунова Ю.К. 2017. Нетипичная локализация плероцеркоидов *Ligula intestinalis* в плотве Курейского водохранилища. Паразитология 51 (5): 445–447. [Chugunova Yu.K. 2017. Atypical localization of *Ligula intestinalis* plerocercoids in the roach from Kureika reservoir. Parazitologiya 51 (5): 445–447. (in Russian)].
- Чугунова Ю.К., Будин Ю.В. 2018. Паразитофауна сиговых рыб р. Хатанги. Современное состояние. Материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования», Санкт-Петербург, Россия, 2–4 апреля 2018, 682–687. [Chugunova Yu.K., Budin Yu.V. 2018. Parasite fauna of the whitefishes of the Khatanga river. Modern state. Materialy II Vserossijskoj nauchnoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Rybohozyajstvennye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya», Saint Petersburg, 2–4 April 2018, 682–687. (in Russian)].
- Nikulina Y.S. Polyeva K.V. 2020. Morphology, biology and parasite fauna of the least cisco (*Coregonus sardinella*) of the Yenisei River. Biosystems Diversity 28(3): 230–237. DOI: 10.15421/012030. (in English).

## NON-SPECIFIC OCCURENCE OF NEMATODES *CYSTIDICOLA FARIONIS* FISCHER, 1798 IN PIKES OF THE KHATANGA RIVER (THE LAPTEV SEA)

Yu. K. Chugunova

**Keywords:** *Esox lucius*, *Cystidicola farionis*, Khatanga River

### SUMMARY

Parasite fauna of the pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758 was examined in 2014 in the Khatanga River. This Arctic river is 227 km long and is formed by fused Kheta and Kotui Rivers and flows into the Khatanga Bay of the Laptev Sea. Examination of 15 pike specimens resulted in the finding of nematodes *Cystidicola farionis* Fischer, 1798 in two pikes (13.3%). A male was found in guts of one fish, and in another, 78 worms of both sexes were revealed in the cavity of the swim bladder. The nematode *C. farionis* is a widespread parasite of salmon fish. In basins of the Yenisei, Khatanga, and Pyasina Rivers, this species was recorded in the vendace, muksun, common whitefish, etc. The pike is a non-specific host of this species. As a result of parasitizing of a large number of nematodes, the swim bladder was inflamed, with numerous hemorrhages. Finding of nematodes in pikes in the Khatanga River testifies to the fact, that infestation of fish in a Polar river is possible after feeding of a predator on whitefish.

УДК 593.1:576.8

**ЭНДОБИОНТНЫЕ ИНФУЗОРИИ ИЗ РУБЦА ЗУБРА  
ЕВРОПЕЙСКОГО *BISON BONASUS* (LINNAEUS, 1758)  
ИЗ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ РОССИИ**

© 2022 г. **О. А. Корнилова<sup>а</sup>, Л. В. Чистякова<sup>б,\*</sup>, И. В. Гусаров<sup>с</sup>**

<sup>а</sup> Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,  
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

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

<sup>с</sup> Северо-Западный научно-исследовательский институт молочного и лугопастбищного  
хозяйства им. А.С. Емельянова – обособленное подразделение

ФГБУН «Вологодский научный центр Российской академии наук»,  
ул. Ленина, д. 14, Вологда, Молочное, 160555 Россия

\*e-mail: [Ludmila.Chistyakova@zin.ru](mailto:Ludmila.Chistyakova@zin.ru)

Поступила в редакцию 16.12.2021 г.

После доработки 21.12.2021 г.

Принята к публикации 23.12.2021 г.

Исследована фауна эндобионтных инфузорий рубца зубра европейского *Bison bonasus* из Вологодской области России. У исследованных зубров обнаружены 12 видов трихостоматид (*Trichostomatia*, *Litostomatea*), из них 10 из семейства *Ophryoscolecidae* и два вида из семейства *Isotrichidae*. Отмечено высокое сходство инфузорных фаун в рубцах разных особей зубра в исследованной популяции. Проведен сравнительный анализ данных о видовом разнообразии и численности эндобионтных инфузорий в рубце различных представителей рода *Bison* из разных местообитаний.

**Ключевые слова:** эндобионтные инфузории, *Bison bonasus*, *Ophryoscolecidae*, *Isotrichidae*, Вологда

**DOI:** 10.31857/S0031184722010057

Фауна инфузорий – эндобионтов пищеварительного тракта позвоночных животных специфична у представителей различных систематических групп хозяев ранга отряда и выше (Догель, 1946; Корнилова, 2004а). Основу видового разнообразия инфузорий – эндобионтов жвачных составляют представители двух семейств – *Ophryoscolecidae* (*Trichostomatia*, *Entodiniomorphida*) и *Isotrichidae* (*Trichostomatia*, *Vestibuliferida*). Инфузории обитают преимущественно в передних отделах пищеварительного тракта этих млекопитающих, однако некоторые виды могут быть обнаружены и в задних отделах кишечника. Видовое разнообразие эндобионтных инфузорий жвачных определяется особенностями биологии и экологии хозяина (Williams, Coleman, 1992). В первую очередь, значение имеют пищевой рацион хозяина, уровень стадности, степень изо-

ляции отдельных популяций, а также наличие взаимодействий с другими видами жвачных (Eadie, 1967; Hungate, 1978; Корнилова, 2004a).

В рамках проведения работ по сохранению в России вида *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) в 1991 г. был начат эксперимент по формированию свободноразмножающейся популяции зубра в Вологодской области (Прозоров, Гусаров, 1996; Гусаров и др., 2017). Группа животных в количестве трёх чистокровных зубров поступила из Центрального зубрового питомника (Приокско-Тerrasный заповедник, Московская область) и была выпущена в природные угодья. Животные успешно адаптировались и дают плодовитое потомство. Для пополнения и укрепления генофонда формируемого стада периодически осуществляются завозы и выпуск новых животных из Центрального зубрового питомника и Окского заповедника (Рязанская область). В настоящее время численность зубров в Вологодской области составляет 108 особей, это самая северная свободноживущая популяция зубров в мире.

Известно, что эндобионтные инфузории принимают активное участие в процессах пищеварения жвачных (Hungate, 1978; Williams, Coleman, 1992). В связи с этим безусловно актуальным представляется изучение фауны эндобионтных инфузورий зубров, обитающих на территории Вологодской области. Особый интерес такое исследование представляет в связи с тем, что в данном случае мы можем наблюдать воздействие на сообщество инфузورий так называемого эффекта бутылочного горлышка, возникающего в результате формирования популяции животных-хозяев из крайне ограниченного числа особей.

В настоящей работе впервые представлены результаты детального изучения видового разнообразия эндобионтных инфузурий из рубца зубра европейского *Bison bonasus*, обитающего на территории Вологодской области России. Проведен сравнительный анализ имеющихся данных о структуре сообществ инфузурий – эндобионтов пищеварительного тракта представителей рода *Bison* Hamilton Smith, 1827 из разных местообитаний.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на материале инфузурий, полученном из рубца двух самок зубра европейского в зимний сезон: проба № 1 была собрана в декабре 2015 г., проба № 2 – в феврале 2018 г. Пробы отобраны в окрестностях деревни Большая Усть-Кубенского района Вологодской области (N 60.06912, E 39.33602). В связи с тем, что популяция зубра в Вологодской области была создана с целью сохранения этих животных в России в условиях вольного разведения, получение материала для исследования содержимого рубца возможно только в результате случаев гибели единичных особей хозяев. Причиной смерти самки в 2015 г. (проба № 1) стала смертельная травма позвоночника, самки в 2018 г. (проба № 2) – автопроисшествие.

Пробы фиксировали в 10% формалине в соотношении 1:1. Светомикроскопические исследования и микрофотографирование проводили с использованием микроскопов МБИ-11, Альтами-Инверт-3 с фотонасадкой и Leica DM2500, оснащенного дифференциальным интерференционным контрастом и цифровой камерой Leica DFC495 (8.0MP).

При изучении морфологии клетки для выявления макронуклеуса использовали 0.1% раствор метилового зелёного в 1% растворе уксусной кислоты и раствор Люголя. Численность инфузурий в 1 мл содержимого рубца определяли методом «калиброванной капли» (Корнилова, 2004б). Для определения видовой принадлежности инфузурий использовали работы Догеля (1929), Kofoid, MacLennan (1930), Williams, Coleman (1992) и Dehority (1993).

Территория обитания зубров в Вологодской области представляет мозаичные уголья южной тайги. Характерными особенностями данного местообитания являются обширная сеть водоёмов, разнообразие древесно-кустарниковой растительности, пойменных лугов, создающих богатую кормовую базу для животных. В период положительных температур животные находятся без дополнительной подкормки, потребляя зелёную массу естественного травостоя и веточный корм. Древесные корма занимают в среднегодовой структуре рациона зубров около 30%. Этот показатель колеблется от 2% в летне-осенние месяцы до 70% в конце зимы – начале весны. Питание зубров резко различается в разные сезоны и разное время суток. Летом основу питания составляют травянистые растения. Несмотря на разнообразие поедаемых зубрами растений, основу их питания составляют злаки, сложноцветные, розовые, бобовые, зонтичные, ивовые. Следует отметить в рационе животных ряд ядовитых растений, таких как лютиковые, борец высокий и др. В холодный период года зубры кормятся преимущественно в лесных сообществах, предпочитая лиственные и смешанные типы леса. Основой питания в зимний период являются древесно-веточные корма. Кроме того, в это время животные получают подкормку в виде комбикорма и сена. Отсутствие в зимний период открытых источников воды не влияет на жизнеспособность зубров, так как они успешно используют снег для утоления жажды. Также зубры имеют постоянный доступ к источникам соли (в лесу регулярно выкладывается каменная соль-лизунец для копытных).

В содержимом рубца зубров нами было обнаружено 12 видов инфузорий – офриосколецид и изотрихид (табл. 1; рис. 1, 2). Доминировали представители рода *Entodinium*: в пробе № 1 они составили 68.4% от общего числа видов, в пробе № 2 – 69.2%. Сходные результаты (табл. 2, сравнение с нашими данными) были получены и в исследованиях других авторов (Лалуева и др., 2005; Gusarov, Lalueva, 2013; Кулакова и др., 2017; Kišidayová et al., 2021). При этом, по данным разных исследователей, доля энтодиниумов составляет 60–91.6% от общего числа видов.

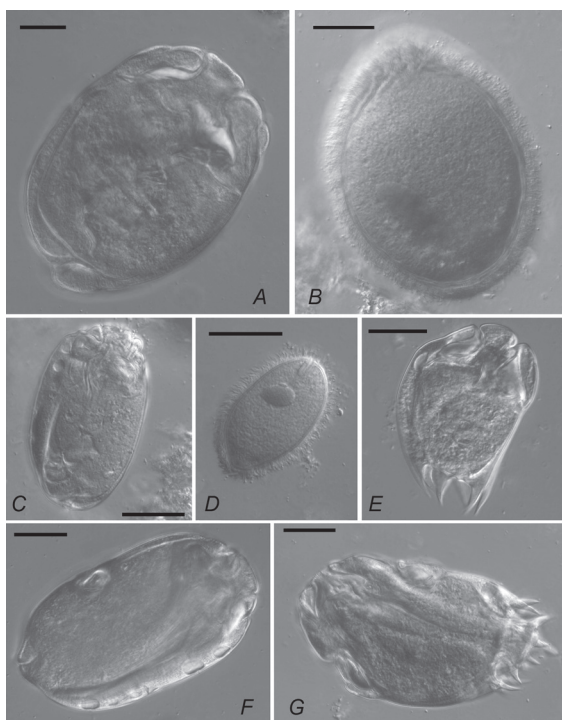
Особый интерес представляет тот факт, что сообщества эндобийонтных инфузорий у обеих исследованных самок зубра оказались практически идентичными. Это может быть связано как с близким родством конкретных животных (например, мать и дочь), так и с общим единообразием эндобийонтной фауны у зубров данной популяции.

Численность инфузорий в 1 мл содержимого рубца зубров, по результатам нашего исследования, составила 254 400 особей в пробе № 1 и 266 200 особей в пробе № 2 (табл. 2). Эти показатели в целом соответствуют результатам исследований разных авторов по европейским зубрам из разных местообитаний (табл. 2). Согласно опубликованным ранее данным, общая численность инфузорий в содержимом рубца зубров, обитающих на территории Вологодской области, составляла от 48 750 до 891 250 особей/мл (Лалуева и др., 2005; Gusarov, Lalueva, 2013; Кулакова и др., 2017). При этом авторы отмечали значительное уменьшение количества инфузорий в рубце животных-хозяев при питании преимущественно древесным кормом, по сравнению с количеством инфузорий в рубце зубров, основу рациона которых составляли веточный корм и трава. Зависимость численности инфузорий от рациона хозяина показана для многих видов жвачных, в том числе и представителей рода *Bison* (Towne et al., 1988a, 1988b; Kišidayová et al., 2021). Поскольку пробы № 1 и № 2 были собраны

**Таблица 1.** Морфометрические показатели инфузорий из рубца зубров из Вологодской области России  
**Table 1.** Morphometric parameters of ciliates from the rumen of bison from the Vologda region of Russia

| №  | Вид                                              | Проба № 1                 |                           |                             | Проба № 2                 |                           |                             |
|----|--------------------------------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|
|    |                                                  | Длина                     | Ширина                    | Отношение<br>длины к ширине | Длина                     | Ширина                    | Отношение<br>длины к ширине |
| 1  | <i>Entodinium longinucleatum</i> Dogiel, 1925    | 59.5±0.62<br>54.6–63.3    | 36.1±0.48<br>34.5–40.3    | 1.6–1.7                     | 54.9±0.71<br>51.8 – 63.3  | 38.4±0.22<br>34.5–43.1    | 1.5–1.6                     |
| 2  | <i>E. lobosporinosum</i> Dogiel, 1925            | 46.0±0.52<br>34.5–51.8    | 27.1±0.44<br>21.1–34.0    | 1.6–1.8                     | 46.4±0.68<br>44.8–48.2    | 25.0±0.24<br>23.0–28.8    | 1.6–1.8                     |
| 3  | <i>E. elongatum</i> Dogiel, 1927                 | 44.4±0.71<br>40.3–46.0    | 17.2±0.43<br>17.0–17.6    | 2.5–2.7                     | 48.0±1.20<br>45.8–51.8    | 20.4±0.64<br>17.5–23.2    | 2.3–2.7                     |
| 4  | <i>E. brevispinum</i> Kofoid & MacLennan, 1930   | 40.3±0.54<br>34.5–43.1    | 17.4±0.12<br>17.2–17.5    | 2.3–2.5                     | 30.8±0.64<br>28.6–34.8    | 18.8±0.21<br>17.1–20.1    | 1.4–2.0                     |
| 5  | <i>E. simplex</i> Dogiel, 1927                   | 36.8±2.12<br>28.9–43.8    | 21.5±1.44<br>15.4–24.0    | 1.7–1.8                     | 38.4±0.56<br>30.0–40.6    | 20.2±1.50<br>17.0–20.4    | 1.7–2.0                     |
| 6  | <i>Diplodinium dentatum</i> (Stein, 1858)        | 86.3±0.91<br>70.5–92.0    | 57.7±0.82<br>51.8–69.0    | 1.3–1.7                     | 79.9±1.45<br>74.8–86.3    | 57.1±0.93<br>55.2–60.4    | 1.3–1.5                     |
| 7  | <i>Eudiplodinium maggii</i> (Fiorentini, 1889)   | 177.3±1.96<br>172.5–184.0 | 123.5±1.60<br>103.5–132.3 | 1.4–1.7                     | 164.4±1.55<br>152.4–172.5 | 121.1±2.16<br>115.0–126.5 | 1.2–1.5                     |
| 8  | <i>Metadinium ypsilon</i> (Dogiel, 1925)         | 92.0±0.84<br>80.5–109.3   | 55.4±1.64<br>48.9–69.2    | 1.5–1.6                     | 96.0±0.96<br>91.8–103.8   | ±0.48<br>50.8–63.3        | 1.6–1.9                     |
| 9  | <i>Elytroplastron bubali</i> Dogiel, 1928        | 143.8±2.94<br>120.8–161.0 | 42.0±1.78<br>63.3–92.0    | 1.6–1.9                     | 142.6±1.90<br>138.0–149.5 | 86.4±0.78<br>80.5–97.8    | 1.5–1.8                     |
| 10 | <i>Ophryoscolex purkynjei</i> (Fiorentini, 1889) | 155.2±1.81<br>143.8–178.3 | 91.3±2.01<br>69.0–115.0   | 1.3–2.0                     | 148.8±2.43<br>138.0–172.5 | 80.4±1.30<br>71.9–92.2    | 1.8–1.9                     |
| 11 | <i>Dasytricha ruminantium</i> Schuberg, 1888     | 57.5±0.68<br>46.0–74.8    | 38.8±0.72<br>31.6–51.8    | 1.3–2.2                     | 61.6±1.49<br>45.5–86.3    | 38.5±0.58<br>31.5–43.1    | 1.3–1.9                     |
| 12 | <i>Isotricha prostoma</i> Stein, 1859            | 143.8±3.12<br>115.0–161.0 | 95.6±2.05<br>74.8–106.4   | 1.4–1.6                     | 131.1±2.75<br>120.0–139.2 | 90.4±1.41<br>80.2–97.9    | 1.3–1.6                     |

Примечания. Для каждого показателя «ширина» и «длина» верхняя строка – среднее, нижняя строка – min–max.



**Рисунок 1.** Эндобионтные инфузории из рубца зубра европейского из Вологодской области России: *A – Eudiplodinium maggii*, *B – Isotricha prostoma*, *C – Metadinium ypsilon*, *D – Dasytricha ruminantium*, *E – Diplodinium dentatum*, *F – Elytroplastron bubali*, *G – Ophryoscolex purkynjei*. Световая микроскопия, DIC. Масштабная линейка 30 мкм.

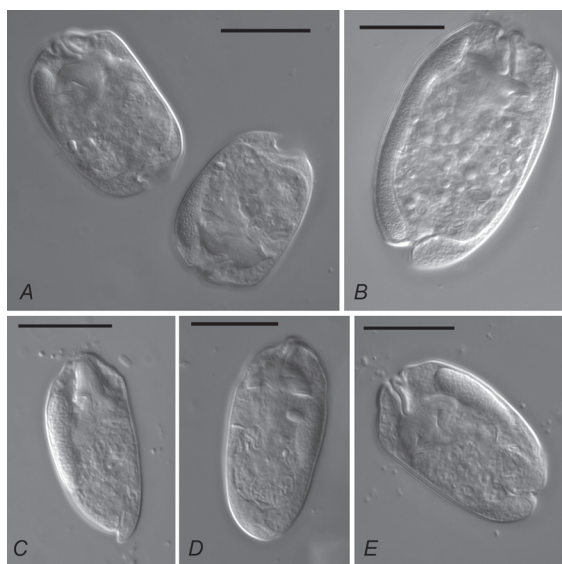
**Figure 1.** Endobiotic ciliates from the rumen of the european bison from the Vologda region: *A – Eudiplodinium maggii*, *B – Isotricha prostoma*, *C – Metadinium ypsilon*, *D – Dasytricha ruminantium*, *E – Diplodinium dentatum*, *F – Elytroplastron bubali*, *G – Ophryoscolex purkynjei*, Light microscopy, DIC. Scale bar 30  $\mu$ m.

в зимний период, когда в питании зубров преобладал веточный корм, мы можем предположить, что численность инфузорий в них соответствует сезонной норме.

Из 12 встреченных нами видов инфузорий 10 были найдены и у зубров в Польше, в Беловежской Пуще (Kišidayová et al., 2021). Вероятно, это объясняется тем, что вологодские зубры ведут своё происхождение от польских (в 1948–1951 годах первые чистокровные зубры были привезены в Россию именно из Беловежской Пущи). Однако у польских зубров найдено значительно большее число видов инфузорий – 32, поэтому индекс сходства Чекановского-Серенсена между эндобионтными фаунами Беловежской и Вологодской популяций зубров составляет всего 0.45.

Вместе с тем у вологодских зубров были обнаружены 2 вида инфузорий (*Entodinium elongatum* и *Metadinium ypsilon*), не встреченных у зубров из Беловежской Пущи. Возможно, эти инфузории были приобретены поколениями зубров уже после прибытия в Россию или же были утеряны в польской популяции. Появление новых





**Рисунок 2.** Инфузории рода *Entodinium* из рубца зубра европейского из Вологодской области России: A – *Entodinium lobosospinosum*, B – *E. longinucleatum*, C – *E. brevispinum*, D – *E. elongatum*, E – *E. simplex*. Световая микроскопия, DIC. Масштабная линейка 20 мкм.

**Figure 2.** *Entodinium* ciliates from the rumen of the european bison from the Vologda region: A – *Entodinium lobosospinosum*, B – *E. longinucleatum*, C – *E. brevispinum*, D – *E. elongatum*, E – *E. simplex*. Light microscopy, DIC. Scale bar 20  $\mu$ m.

видов инфузорий в сообществе может быть связано с завозом зубров в популяцию с целью обогащения генофонда. Пополнение группировки осуществлялось завозами из Приокско-Террасного заповедника и Окского заповедника в 2010 и 2017 годах общей численностью 23 особи.

Фауна инфузорий – эндобионтов рубца зубров из Вологодской области была исследована ранее (Лалуева и др., 2005; Gusarov, Lalueva, 2013; Кулакова и др., 2017). При этом были обнаружены представители 7 родов эндобионтных инфузорий: *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*, *Polyplastron*, *Isotricha*, *Dasytricha* (идентификация до вида не проводилась). В сообществах инфузорий доминировали виды рода *Entodinium*, значительную часть составляли *Isotrichidae*, остальные виды были представлены единичными клетками.

В настоящем исследовании мы не нашли *Polyplastron* sp., но обнаружили вид *Elytroplastron bubali*, который в определителе Догеля (1929) значится под родовым наименованием *Polyplastron*. Мы полагаем, что в прежних исследованиях был диагностирован именно *Elytroplastron bubali*, весьма характерный для эндобионтной фауны зубров. Представители рода *Epidinium* нами не были обнаружены, в то же время мы выявили вид *Metadinium upsilon*, не встреченный у зубров ранее. Среди эндобионтов рубца польских зубров был найден другой вид – *Metadinium esalquum* (Dehority, 1979) (Kišidayová et al., 2021). В публикации Cedrola et al. (2018), посвящённой таксономии рода *Metadinium*, назван практически единственный признак, по которому различаются

**Таблица 2.** Доля (%) разных родов и общее количество инфузорий в пробах из рубца зубров, по данным разных авторов

**Table 2.** The percentage and total number of ciliates of different genera in samples from the rumen of bison, according to different authors

| Показатель                                             | Лалуева<br>и др., 2005 | Gusarov<br>et al., 2013 | Кулакова<br>и др., 2017 | Kisidayova<br>et al., 2021 | Проба № 1 | Проба № 2 |
|--------------------------------------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|----------------------------|-----------|-----------|
| Доля (%)<br>инфузорий рода                             |                        |                         |                         |                            |           |           |
| Ophryoscolecidae                                       |                        |                         |                         |                            |           |           |
| <i>Entodinium</i>                                      | 86.4–91.2              | 60.0–90.0               | 91.6                    | 82.86                      | 68.4      | 69.2      |
| <i>Diplodinium</i>                                     | 2.6–7.6                | 3.5–18.0                | 3.4                     | 0.86                       | 5.3       | 7.5       |
| <i>Eudiplodinium</i>                                   | –                      | –                       | –                       | 0.23                       | 1.2       | 0.5       |
| <i>Ostracodinium</i>                                   | –                      | –                       | –                       | 0.01                       | –         | –         |
| <i>Metadinium</i>                                      | –                      | –                       | –                       | 0.13                       | 3.4       | 5.1       |
| <i>Elytroplastron</i>                                  | –                      | 0.3–1.1                 | –                       | 0.12                       | 3.7       | 4.2       |
| <i>Eremoplastron</i>                                   | –                      | –                       | –                       | 0.30                       | –         | –         |
| <i>Epidinium</i>                                       | 0.9                    | 0.3–1.1                 | 0.2                     | 0.29                       | –         | –         |
| <i>Ophryoscolex</i>                                    | 0.9–1.1                | 0.7–2.2                 | 0.3                     | 0.03                       | 1.7       | 1.4       |
| Isotrichidae                                           |                        |                         |                         |                            |           |           |
| <i>Isotricha</i>                                       | 2.4–2.6                | 2.8–13.4                | 0.8                     | 0.87                       | 1.7       | 2.3       |
| <i>Dasytricha</i>                                      | 1.1–8.0                | 3.1–14.6                | 3.7                     | 14.36                      | 14.6      | 9.8       |
|                                                        |                        |                         |                         | 100                        | 100       | 100       |
| Количество<br>инфузорий в 1 мл<br>содержимого<br>рубца | 85 000–<br>142 500     | 205 000–<br>891 250     | 94 792                  | 105 279–<br>463 181        | 254 400   | 266 200   |

эти два вида – форма клетки, она прямоугольная у *M. esalqum* и овальная у *M. ypsilon*. Учитывая довольно высокий уровень полиморфизма офриосколецид, можно предположить, что эти представители рода *Metadinium* являются различными морфотипами одного вида. Этот вопрос требует дополнительных исследований.

Фауна эндобионтных инфузорий зубра европейского, обитающего на территории Польши, а также американского бизона, по сравнению с фауной исследованных нами зубров, отличается значительно большим видовым разнообразием (Pearson, 1967; Towne et al., 1988a, 1988b; Kišidayová et al., 2021). У зубра европейского (Польша) было обнаружено в общей сложности 32 вида инфузорий, а у американского бизона – как минимум 25 (не все обнаруженные инфузории были определены авторами до вида). Невысокое видовое разнообразие эндобионтных инфузорий у зубров, обитающих на территории Вологодской области, может быть связано с так называемым эффектом бутылочного горлышка. Современная вологодская популяция зубров развивалась от единичных особей, и видовое богатство эндобионтов может определяться составом сообщества инфузорий исходного для популяции стада. Кроме того, на видовой состав сообществ инфузорий могут оказывать влияние особенности кормовой базы зубров на данной территории, а также наличие хищных видов инфузорий.

Eadie (1967) было предложено дифференцировать сообщества эндобионтных инфузорий жвачных в зависимости от набора доминирующих видов. Подобный подход применили Towne et al. (1988a, 1988b) при изучении фауны эндобионтных инфузорий рубца американских бизонов *Bison bison* Linnaeus, 1858, а также Kišidayová et al. (2021) при изучении эндобионтных инфузорий европейского зубра. Согласно данным Kišidayová et al. (2021), в рубце зубров из Беловежской Пуши преобладали группы инфузорий типа В (56 % животных) с типичными представителями родов *Epidinium* и *Eudiplodinium*. У остальных зубров набор видов инфузорий представлял смешанную группу А + В с родом *Ophryoscolex*, отличную от группы инфузорий типа А. У большинства исследованных представителей рода *Bison* из разных местообитаний были обнаружены сообщества эндобионтных инфузорий типа В (Towne et al., 1988a, 1988b; Kišidayová et al., 2021). Сообщества типа А + В, а также типа А выявлялись в том случае, если популяция хозяев контактировала с домашним скотом (Towne et al., 1988a, 1988b). У зубров, обитающих на территории Вологодской области, набор видов инфузорий можно отнести к группе А + В, так как он включает как вид, характерный для группы А (*Ophryoscolex purkynjei*), так и вид, характерный для группы В (*Eudiplodinium maggii*).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке темы государственного задания 1021051402849–1 (Зоологический институт РАН).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гусаров И.В., Остапенко В.А., Сипко Т.П. 2017. Свободноразмножающиеся популяции зубра как метод сохранения вида в экологическом пространстве России. Вестник Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки 22: 877–881. [Gusarov I.V., Ostapenko V.A., Sipko T.P. 2017. Svobodnorazmnozhaushiesya populyacii zubra kak metod sochranenia vida v ekologicheskom prostranstve Rossii. Vestnik Tambovskogo universiteta, Seriya estestvennye i technicheskie nauki 22: 877–881. (in Russian)]
- Догель В.А. 1929. Простейшие – Protozoa. Малоресничные инфузории – Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. 2. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим музеем Академии Наук. Ленинград, Изд-во Акад. наук СССР, 97 с. [Dogiel V. 1929. Protozoa infusiores oligotriches fam. Ophryoscolecida. 2. Academie des sciences de l'union des républiques soviétiques socialistes tableaux analytiques de la faune de l'urss, publiés par le musée zoologique de l'académie des sciences. Leningrad, 97 pp. (in Russian)]
- Догель В.А. 1946. Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных. Зоологический журнал 25 (5): 1162–1188. [Dogiel V. 1946. Philogenia infusoriy gheludka ghvachnykh v svete paleontologicheskikh i ekologoparasitologicheskikh dannych. Zoological Journal 25 (5): 1162–1188. (In Russian)]
- Корнилова О.А. 2004а. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. СПб., ТЕССА, 352 с. [Kornilova O.A. 2004a. History of study of endobiotic ciliates of mammalia. Saint Petersburg, TESSA, 352 pp. (in Russian)]
- Корнилова О.А. 2004б. Метод комплексного обследования фауны эндобионтных инфузорий. В сб.: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии РГПУ им. А.И. Герцена, СПб., ТЕССА, 4: 75–77. [Kornilova O.A. 2004b. The method of combined investigations of endobiotic ciliates. In: Functional morphology, ecology and life cycles of animals. Scientific proceedings of the Department of Zoology of A.I. Herzen State Pedagogical University of Russia, Saint Petersburg, TESSA, 4: 75–77. (in Russian)]
- Кулакова Т.С., Гусаров И.В., Колесова Н.С. 2017. Эндобионтные инфузории рубца зубров и лосей. В сб.: Вологодчина – северная территория европейского зубра. Сборник по материалам Международной научно-практической конференции. Вологда-Молочное, ИЦ ВГМХА, 51–56. [Kulakova T.S., Gusarov

- I.V., Kolesova N.S. 2017. Endobiontnye infusorii is rubca zubrov i losey. In: Vologodchina – severnaya territoria evropeiskogo zubra. Sbornik po materialam Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Vologda-Molochnoe, ITs VGMHA, 51–56. (in Russian)]
- Лалуева К.Ф., Кулакова Т.С., Гусаров И.В. 2005. Микрофауна *Bison bonasus*. Межрегиональная научно-практическая конференция, посвященная 75-летию зооинженерного факультета. Вологда-Молочное, ИЦ ВГМХА, 42–44. [Lalueva K.F., Kulakova T.S., Gusarov I.V. 2005. Mikrofauna *Bison bonasus*. Mezhhregionalnaya nauchno-prakticheskaya konferenciya, posvyaschennaya 75-letiyu zooinzhenernogo fakulteta. Vologda-Molochnoe, ITs VGMHA, 42–44. (in Russian)]
- Прозоров А.А., Гусаров И.В. 1996. Акклиматизация зубров в Вологодской области. Международная конференция Евро-Арктического региона. Петрозаводск, 111–113. [Prozorov A.A., Gusarov I.V. 1996. Akklimatizaciya zubrov v Vologodskoj oblasti. Mezhdunarodnaya konferenciya Evro-Arkticheskogo regiona. Petrozavodsk, 111–113. (in Russian)]
- Cedrola F., Rossi M.F., Martinele I., D'Agosto M., Dias R. 2018. Morphology and description of infraciliary bands pattern in four Metadinium Awerinzew & Mutafova, 1914 species (Ciliophora, Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) with taxonomic notes on the genus. Zootaxa. 4500: 574–580. <http://www.mapress.com/j/zt/>
- Dehority B.A. 1993. Laboratory manual for classification and morphology of rumen ciliate Protozoa. Boca Raton, FL, CRC Press Inc., 128 pp.
- Eadie J. M. 1967. Studies on the ecology of certain rumenciliate protozoa. J. Gen. Microbiol. 49: 175–194.
- Gusarov I.V., Lalueva K.F. 2013. Microfauna of European bison rumen. Zubry w Karpatach. Konferencja naukowa, Streszczenia referatow, Warszawa, 33–35.
- Hungate R.E. 1978. The rumen protozoa. In: Parasitic Protozoa. London, Academic Press. Vol. 2, 655–695.
- Kišidayová S., Durkaj D., Mihalíková K., Váradyová Z., Puchalska J., Szumacher-Strabel M., Cieślak A., Gizejewski Z. 2021. Rumen Ciliated Protozoa of the Free-Living European Bison (*Bison bonasus*, Linnaeus). Frontiers in Microbiology, June 28, 12: 658448. [https://doi.org:10.3389/fmicb.2021.658448](https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.658448)
- Kofoed C.A., MacLennan R.F. 1930. Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein. University of California Publications in Zoology 33: 471–544.
- Pearson H.A. 1967. Rumen microorganisms in buffalo from Southern Utah. Applied Microbiology 15: 1450–1451. <https://doi.org/10.1128/am.15.6.1450-1451.1967>
- Towne G., Nagaraja T.G., Cochran R.C., Harmon D.L., Owensby C.E., Kaufman D.W. 1988a. Comparisons of ruminal fermentation characteristics and microbial populations in bison and cattle. Applied and Environmental Microbiology 54: 2510–2514. [https://doi.org:10.1128/aem.54.10.2510-2514.1988](https://doi.org/10.1128/aem.54.10.2510-2514.1988)
- Towne G., Nagaraja T.G., Kemp K.K. 1988b. Ruminal ciliated protozoa in bison. Applied and Environmental Microbiology 54: 2733–2736. [https://doi.org:10.1128/aem.54.11.2733-2736.1988](https://doi.org/10.1128/aem.54.11.2733-2736.1988)
- Williams A. G., Coleman G. S. 1992. The Rumen Protozoa. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience., 371 p. [https://doi.org:10.1007/978-1-4612-2776-2](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2776-2)

## ENDOBIOTIC CILIATES FROM THE RUMEN OF THE EUROPEAN BISON *BISON BONASUS* (LINNAEUS, 1758) FROM THE VOLOGDA REGION OF RUSSIA.

O. A. Kornilova, L. V. Chistyakova, I. V. Gusarov

**Keywords:** endobiotic ciliates, *Bison bonasus*, Ophryoscolecidae, Isotrichidae

### SUMMARY

The fauna of endobiotic ciliates of the rumen of the European bison *Bison bonasus* from the Vologda region of Russia was investigated. In the studied bisons, 12 species of trichostomatids (Trichostomatia, Litostomatea) were found, of which 10 are from the family Ophryoscolecidae and two species are from the family Isotrichidae. A high similarity of ciliate faunas in the rumen of different bison individuals in the studied population was noted. A comparative analysis of data on the species diversity and number of endobiotic ciliates in the rumen of various representatives of the genus *Bison* from different habitats was carried out.

## ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 591; 576.8; 573; УДК 57(091); 57(092)

### ИРАКЛИЙ ЯСОНОВИЧ ЭЛИАВА (23.12.1928, ТБИЛИСИ – 30.11.2021, ТБИЛИСИ) НЕКРОЛОГ

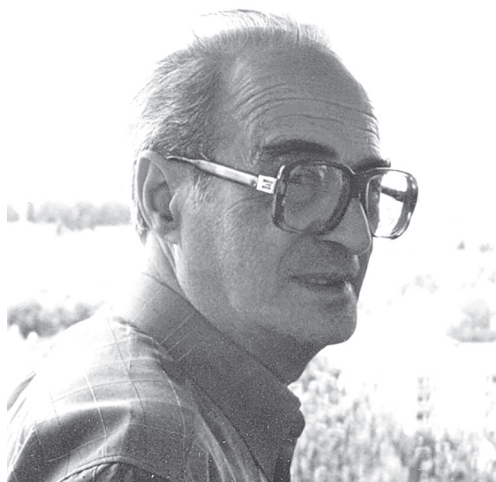
© 2022 г. А. Ю. Рысс<sup>а,\*</sup>, С. Э. Спиридонов<sup>б</sup>, С. В. Зиновьева<sup>б</sup>

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

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

<sup>б</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский пр. 33, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: nema@zin.ru



**Рисунок 1.** Профессор И.Я. Элиава. 2000-е гг. Тбилиси. (Архив проф. Э. Цкитишвили)

**Figure 1.** I. Prof. Ya. Eliava. 2000. Tbilisi.

**DOI:** 10.31857/S0031184722010069

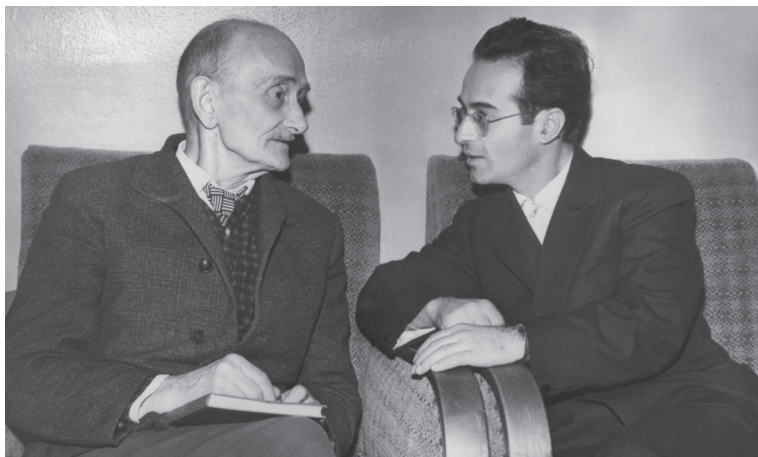
Ираклий Ясонович Элиава – известный нематолог, эколог-фаунист, почвенный зоо-лог и эволюционист, исследователь фауны нематод Грузии (Сакартвело). Автор 145 научных статей и трех книг-определителей нематод, обитающих в почве и ризосфере растений, включая паразитических тилехид: «Определитель свободноживущих

нематод семейства Qutsianematidae (Dorylaimida)» (1980); «Определитель родов нематод отрядов Dorylaimida и Tylenchida» (совместно с Э.Л. Кралль и Т. Элиашвили) (1982); «Свободноживущие нематоды семейства Dorylaimidae» (1985); автор учебника «Основы экологии» (Тбилиси, Гамба, 1992. 368 с.), справочника по биологии для учителей (Тбилиси, Центр, 2011. 291 с.); редактор-составитель справочника-словаря «Имена насекомых в некоторых древних и современных грузинских письменах» (Тбилиси, МПГ, 2012. 104 с.), а также четырёх словарей зоологических и экологических названий (2001, 2014, 2015). В 1989–2005 гг. директор Института зоологии Академии наук Грузии; а также заведующий кафедрой зоологии и лабораторией биологии почв, декан биологического факультета Тбилисского государственного университета (1982–2005), заведующий кафедрой зоологии частного Университета Сулхан-Саба Орбелиани (Sulkhan-Saba Orbeliani University) (1990–1997). После слияния Института зоологии АН с университетом профессор Элиава возглавил лабораторию нематологии Института зоологии Государственного университета имени Ильи Чавчавадзе (2005–2009). Профессор Тбилисского государственного университета (1980) и Академии наук Грузии (1985); с 2010 – Emeritus Professor Тбилисского госуниверситета (Ilia State university). Член-корреспондент Национальной академии наук Грузии (1988), лауреат премии Петра Меликишвили (1985), обладатель национального ордена «За заслуги».

Ираклий Ясонович учился на биологическом факультете Тбилисского государственного университета (1947–1948), затем на биолого-почвенном факультете Московского Государственного университета им. М.В. Ломоносова, который закончил в 1953 г.; работал в 1953–1956 гг. лаборантом и затем поступил в аспирантуру Института зоологии АН Грузии (1955–1958), закончив которую, защитил кандидатскую диссертацию «Фауна нематод растений сем. пасленовых Solanaceae в Грузии» (1962) и затем продолжил исследования по экологии, систематике и эволюции нематод различных типов почв Грузии. Итогом многолетней работы стала докторская диссертация «Систематика, филогения и экология нематод отряда Dorylaimida», защищенная в 1984 г. в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде (ныне Санкт-Петербург, Россия).

Ираклий Ясонович широко известен как в Сакартвело, так и в России, он дружил и поддерживал сотрудничество с ведущими учеными Московского университета имени М.В. Ломоносова, который он закончил в 1953 г., Зоологического института РАН, Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН): министром природопользования и охраны окружающей среды в СССР (1991) профессором Н.Н. Воронцовым, герпетологом профессором И.С. Даревским (ЗИН РАН), почвенным зоологом членом-корреспондентом РАН профессором Б.Р. Стригановой (ИПЭЭ РАН) и др. Ираклий Ясонович свободно владел русским и немецким языками, был знатоком профессиональной и классической литературы России и Германии, проходил стажировку в Германии (1985–1986: университет Саарбрюкена, Национальная нематологическая коллекция D. Sturhan в Мюнстере), поддерживал активные контакты с учеными Германии (проф. Heinz Decker), Польши (проф. Michał Brzeski), Венгрии (проф. István Andrassy), России и стран бывшего СССР (профессора А.А. Парамонов, Е.С. Кирьянова, Э.Л. Кралль, А.Т. Тулаганов, П.И. Нестеров, Т.С. Иванова, Л.М. Шагалина, и др.).





**Рисунок 2.** Профессор И.Я. Элиава (справа) и профессор А.А. Парамонов. 1963 г. Москва, Съезд Всесоюзного Общества Гельминтологов. (Архив проф. С.Я. Цалолыхина).

**Figure 2.** I. Prof. Ya. Eliava (right) and prof. A.A. Paramonov. 1963. Moscow, the Congress of All-USSR Society of Helminthologists.

Он пользовался авторитетом среди коллег как широко эрудированный биолог-эволюционист, чуткий и внимательный педагог, основатель научных школ нематологов и почвенных зоологов Грузии. Он был гостеприимным хозяином, многие зоологи и паразитологи России успешно проводили исследования в Грузии благодаря его поддержке и консультациям, о чем с благодарностью вспоминают сотрудники ЗИН РАН: нематологи, энтомологи, герпетологи и орнитологи. А.Ю. Рысс впервые обнаружил на территории Грузии виды фитогельминтов родов *Pratylenchus*: *P. zaeae*, *P. penetrans*, *P. loosi*, *P. crenatus*, *P. neglectus*, *P. thornei*; *Hirshmanniella oryzae*, *Pratylenchoides crenicauda*; *P. magnicauda* и сделал привязку распространения этих видов к почвенно-климатическим зонам региона (Рысс, 1988). Профессор Элиава был членом Общества Гельминтологов России. Прекрасный педагог, он всегда был открыт для общения и ярких бесед, поддерживал молодых ученых советами и объяснениями трудных теоретических вопросов, рекомендациями по международному сотрудничеству и стажировкам за рубежом в авторитетных научных центрах. Со всеми своими проблемами, эмоциями и за утешением сотрудники Института зоологии шли «к Ираклию». Блистательный лектор, он пользовался большой популярностью среди студентов.

Его коллегам будет не хватать его тонкого юмора, ослепительной улыбки и нескончаемой энергии. Такие его качества как целеустремленность, жизнерадостность, активность всегда были примером. Он остается в сердцах верным другом и мудрым советчиком, готовым всегда оказать помощь в любой сложившейся ситуации. Светлая память о профессоре Элиава, светлом человеке, педагоге и ученом-эволюционисте навсегда сохранится в сердцах нематологов и паразитологов России.

Составлено по воспоминаниям зоологов, по данным из Грузинского биографического словаря (2021) и сведениям из сайта Грузинской Национальной Академии наук (Georgian National Academy of Sciences, 2021a, 2021b).

При составлении использована информация по Коллекции нематод ЗИН РАН: сборы на Кавказе, начиная с 1977 г., Гос. Задание 1021051402849-1 / АААА-А19-119020690109-2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грузинский биографический словарь, 2021. Вебсайт. Дата доступа: 01.12.2021. [https://l.facebook.com/l.php?u=http%3A%2F%2Fwww.nplg.gov.ge%2Fbios%2Fka%2F00001289%2F%3Ffbclid%3DIwAR2kKJP3ryJukITvLVM3U39C9kKVMYxC6rMjnAPuiDS6FUKXeDyRRm7NRKw&h=AT3Wy8E9hUEyTyqFNaZycEXMG8yM6kpCkjtGkLazI\\_6OZ5zQiPwzikNNnz-r5vwhEPqFFxsZjyqkC7bBv4iVZ3zMrvBA7w4rIt\\_0BEB41sJFw4IIT747rDLXWzv-cH\\_BKBh9](https://l.facebook.com/l.php?u=http%3A%2F%2Fwww.nplg.gov.ge%2Fbios%2Fka%2F00001289%2F%3Ffbclid%3DIwAR2kKJP3ryJukITvLVM3U39C9kKVMYxC6rMjnAPuiDS6FUKXeDyRRm7NRKw&h=AT3Wy8E9hUEyTyqFNaZycEXMG8yM6kpCkjtGkLazI_6OZ5zQiPwzikNNnz-r5vwhEPqFFxsZjyqkC7bBv4iVZ3zMrvBA7w4rIt_0BEB41sJFw4IIT747rDLXWzv-cH_BKBh9)
- Рысс А.Ю. 1988. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны. Ленинград, Наука, 368 с.
- Georgian National Academy of Sciences, 2021a. Вебсайт. Дата доступа: 01.12.2021. <http://science.org.ge/wp-content/cv/Eliava%20Irakli.pdf>
- Georgian National Academy of Sciences, 2021b. Вебсайт. Дата доступа: 01.12.2021. <http://science.org.ge/?team=eliava-irakli&lang=en>

#### OBITUARY

#### IRAKLI YASONOVICH ELIAVA

(December 23, 1928, Tbilisi – November 30, 2021, Tbilisi)

A. Y. Ryss, S. E. Spiridonov, S. V. Zinovieva

**Keywords:** history of science, parasitology, zoology, Georgia, USSR

#### SUMMARY

Dedicated to Professor I.Ya. Eliava, outstanding Georgian soil zoologist and parasitologist, to his life, scientific contributions, and educational activities.