

ISSN 0031-1847

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 58

2024

ВЫПУСК 3



СОДЕРЖАНИЕ

Том 58, № 3, 2024

О происхождении аргасовых клещей (Parasitiformes, Ixodoidea, Argasidae) <i>Леонович С. А.</i>	179
Первые генетические данные о <i>Lernaea cyprinacea</i> Linnaeus, 1758 с Европейского Севера России (река Пинега) <i>Кузнецова И. А., Кондаков А. В., Елисеева Т. А.</i>	194
Гидроландшафтный метод районирования территории: концепция и опыт применения <i>Панюкова Е. В., Агасой А. А., Медведев С. Г.</i>	215
Блохи (Siphonaptera) песчанок на Кавказе <i>Котти Б. К., Иванов А. Л.</i>	240
Возбудители гастрофилеза непарнокопытных в степном стационаре «Оренбургская Тарпания» <i>Кузьмина Е. Н., Грудинин Д. А.</i>	252

CONTENTS

Vol. 58, № 3, 2024

On the origin of soft ticks (Parasitiformes, Ixodoidea, Argasidae) <i>Leonovich S. A.</i>	179
The first genetic data on <i>Lernaea cyprinacea</i> Linnaeus, 1758 from the European north of Russia (the Pinega River) <i>Kuznetsova I. A., Kondakov A. V., Eliseeva T. A.</i>	194
Hydrolandscaping method of territory zoning: concept and application experience <i>Panyukova E. V., Agasoi V. V., Medvedev S. G.</i>	215
Fleas (Siphonaptera) of gerbils in the Caucasus <i>Kotti B. K., Ivanov A. L.</i>	240
Gastrophylosis pathogens in ungulates kept in the steppe research field station “Orenburg Tarpania” <i>Kuzmina E. N., Grudinin D. A.</i>	252

УДК 576.895

О ПРОИСХОЖДЕНИИ АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODOIDEA, ARGASIDAE)

© 2024 г. С. А. Леонович *

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
* e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2024 г.

После доработки 11.03.2024 г.

Принята к публикации 15.03.2024 г.

Происхождение общей эволюционной ветви аргасовых и иксодовых клещей датируется поздним пермским периодом ($\sim 260 \pm 21$ тya), примерно совпадая с пермским вымиранием, а расхождение общего ствола иксодоидей на ветви предковых форм Argasidae и Ixodidae произошло в триасе.

Предки общего ствола иксодоидных клещей (Ixodidae, Argasidae, Nuttalliellidae) не были кровососами и были близки к современным представителям Holothyridae. Кровососание, а затем и временный эктопаразитизм появились после расхождения основных стволов (Ixodidae, Argasidae и Nuttalliellidae), причем развились независимо в каждой группе.

На начальных этапах эволюции аргасовых клещей питание кровью было кратковременным, длительное питание развилось вторично у личинок и способствовало расселению клещей. Сохранение кратковременного питания можно объяснить приспособлением к обитанию в гнездах птиц или в убежищах, посещаемых птицами, а позднее – и в норах млекопитающих. Перемещение гнатосомы на вентральную часть идиосомы препятствовало счесыванию клеща при кратковременном питании, кратковременное питание привело к сохранению и развитию коксальных желез как основного органа для удаления излишней жидкости при кровососании.

Адаптация к биотопам-укрытиям (гнездам, норам, трещинам в скалах, под отслоившейся корой деревьев и т.п.) способствовала становлению полифагии и появлению способностей к длительному голоданию.

Ключевые слова: Argasidae, происхождение, кровососание, адаптации

DOI: 10.31857/S0031184724030013; **EDN:** CVTSOW

Аргасовые клещи (сем. Argasidae) представляют собой одно из трех семейств надсемейства иксодоидных клещей (Ixodoidea), которое объединяет около 200 видов. Помимо аргасовых клещей, надсемейство включает в себя семейства иксодовых клещей (Ixodidae) и семейство клещей-нутталиелид (Nuttalliellidae) (монотипическое семейство, представленное в мировой фауне единственным видом – *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931).

Аргасовые клещи являются переносчиками возбудителей многих трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных, таких как клещевой возвратный

тиф, лихорадка Западного Нила, бабезиозы, риккетсиозы и многих других (подробнее о патогенах, переносимых аргасовыми клещами, см. Manzano-Román et al., 2012).

Аргасовые клещи – облигатные кровососы, отличающиеся от родственных им иксодовых клещей рядом существенных признаков.

Яркий признак, который бросается в глаза, это отсутствие спинного щитка, что делает тело аргазид способным к растягиванию при питании за счет расправления складок идиосомы [английское название – soft ticks, т.е. мягкие клещи, в то время как иксодовых именуют как hard ticks]. Однако самый существенный признак заключается в том, что на нимфальной и взрослой фазах развития аргасовые клещи не являются временными эктопаразитами с длительным питанием (классификация Балашова, 2009), а являются по сути кровососами, обитающими вне хозяина на протяжении каждой фазы, подобно постельным клопам. Однако аргасовых клещей относят именно к эктопаразитам с длительным питанием (классификация Балашова), так как личинки многих видов аргазид в течение продолжительного периода (от нескольких часов до нескольких дней) питаются на хозяине.

Гнатосома нимф и взрослых аргасовых клещей смещена на вентральную сторону идиосомы, в то время как у иксодовых клещей гнатосома занимает наиболее проксимальное положение на всех фазах развития (рис. 1).

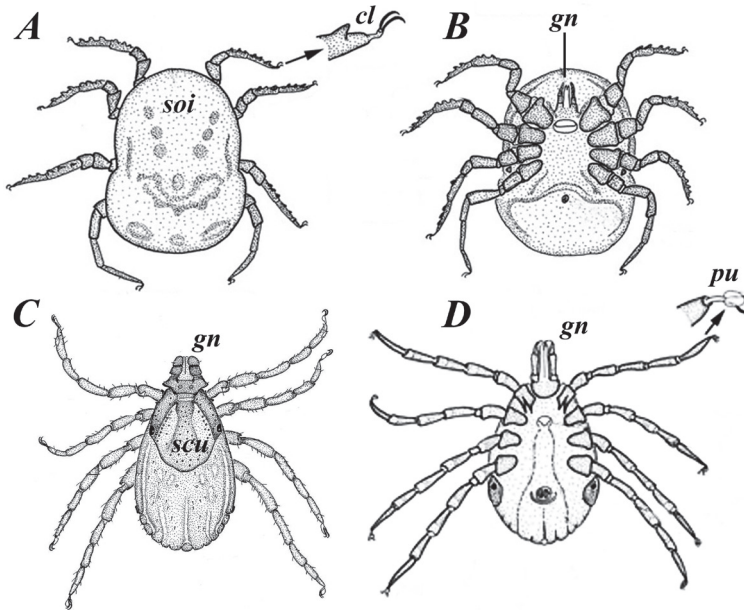


Рисунок 1. Основные признаки внешнего строения иксодоидных клещей: *A–B* – аргасовых, на примере представителя рода *Ornithodoros* (*A* – дорзальная сторона, *B* – вентральная сторона); *C–D* – иксодовых, на примере самки рода *Hyalomma* (*C* – дорзальная сторона, *B* – вентральная сторона). Из работы Barker, Walker, 2014.

gn – гнатосома; *scu* – скutum; *cl* – коготок; *soi* – несклеротизованная «мягкая» кутикула; *pu* – подушечка (pulvillus).

Figure 1. The main morphological characters of ticks: (*A–B*) soft ticks, with an example of the genus *Ornithodoros* (*A* – dorsal view, *B* – ventral view) and (*C–D*) hard ticks, with an example of a female of the genus *Hyalomma* (*C* – dorsal view, *B* – ventral view). From Barker, Walker, 2014. Designations: (*gn*) gnathosoma; (*scu*) scutum; (*cl*) claw; (*soi*) soft idiosoma; (*pu*) pulvillus.

При этом у личинок аргазид, как у иксовых клещей, гнатосома находится в самой проксимальной части идиосомы (рис. 2), что, вероятнее всего, является одним из необходимых условий длительного питания, в том числе отсутствует возможность удалить клеща путем простого счёсывания. Длительное питание личинок аргазид заслуживает отдельного внимания и будет нами проанализировано при обсуждении эволюционного становления этой группы.

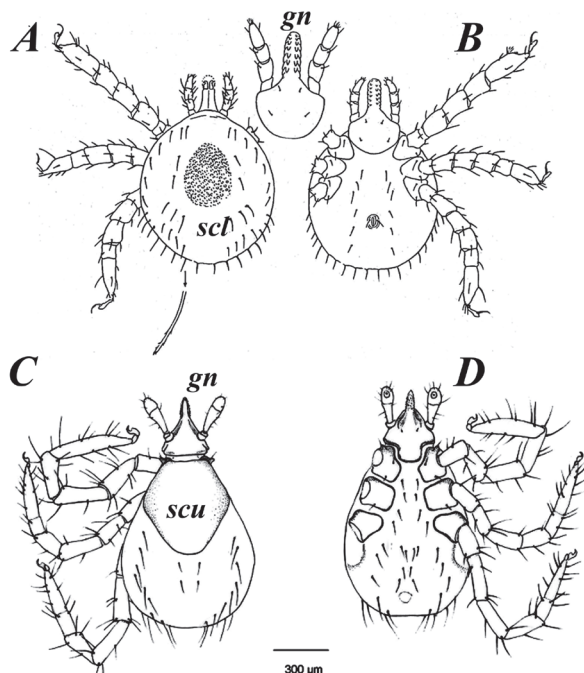


Рисунок 2. Внешнее строение личинок аргасовых (A–B) и иксовых (C–D) клещей. Слева – дорзальная сторона, справа – вентральная сторона. A – личинка *Argas brevipes* (из Sonenshine et al., 1962). B – личинка *Ixodes collaris* (из работы Hornok et al., 2019). Обозначения как на Рис. 1.

Figure 2. External view of soft (A–B) and hard (C–D) tick larvae. Left – dorsal view; right – ventral view. A – larva of *Argas brevipes* (from Sonenshine et al., 1962). B – larva of *Ixodes collaris* (from Hornok et al., 2019). Designations as in Fig. 1.

Питание аргасовых клещей многократное в течение одной фазы развития, относительно непродолжительное (минуты и десятки минут, за некоторыми исключениями, о которых будет сказано ниже), кровь принимается небольшими порциями, у самок наблюдается гонотрофическая гармония (Филиппова, 1966). У иксовых клещей питание длительное (дни и недели), однократное в пределах каждой фазы жизненного цикла, масса и объем поглощенной крови во много раз превышают массу и объем голодного клеща, после питания наблюдается линька или (у самок) яйцекладка, после чего самки (и оплодотворившие их самцы) гибнут. В отличие от иксовых клещей, аргасовые клещи обладают рекордной продолжительностью жизни и способны долгое время обходиться без питания кровью. Так, согласно данным Shepherd

(2021), нимфы и взрослые клещи *Argas brumpti* Neumann, 1907 прожили в лаборатории 27 лет, причем в один из периодов продолжительность голодания составила 8 лет. По наблюдениям автора (С.А. Леонович, неопубликованные данные), взрослые и нимфы аргасового клеща *Argas persicus* (Oken, 1818), извлеченные из выключенного термостата и казавшиеся совершенно сухими и безжизненными, при увлажнении ожили (примерно четверть из сорока клещей), были накормлены на домашней курице и в дальнейшем успешно жили. Согласно этикетке, находившейся в пробирке с «сухими» клещами, от момента последнего кормления клещей прошло одиннадцать (!) лет.

Продолжительность жизни иксодовых клещей в сравнении с аргазидами невелика (имеется в виду продолжительность жизни каждой фазы развития, а не продолжительность всего жизненного цикла). Так, жизненный цикл развития таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 в условиях Ленинградской области (северо-запад России) проходит за 3 года, за год развивается только одна фаза (Григорьева, 2015). Абсолютный возраст таежного клеща составляет 3 года. Календарный возраст личинок и нимф при благоприятных абиотических и биотических факторах может достигать 11–12 месяцев, календарный возраст взрослых клещей не превышает 11 месяцев (Григорьева, 2015). Сходные данные были получены для европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758). Наблюдения, проведенные в Московской области (Наумов, 2006), показали, что примерно две трети особей весеннего сбора дожили до следующей весны, а затем постепенно гибли в ходе второго в их жизни сезона активности. Единичные особи дожили до начала третьей в их жизни зимы, но зиму не пережили. По продолжительности жизни самцы не уступали самкам.

Эти сведения касаются клещей подсемейства Ixodinae (клада Prostrata с единственным родом *Ixodes*), у которых спермато- и овогенез завершается на фазе нимфы (точнее, на стадии послелинчного доразвития взрослых клещей). У взрослых клещей клады Metastrata (все остальные роды иксодовых клещей) спермато- и овогенез завершается в процессе весьма длительного питания, продолжающегося недели, после чего самки откладывают яйца и гибнут, а напитанные самцы, оплодотворив самку, также гибнут. Таким образом, продолжительность их жизни не превышает одного сезона. Без питания некоторые виды способны прожить не более 2–3 лет.

У аргасовых клещей излишек жидкости при питании кровью выделяется через коксальные железы (у иксодовых клещей – через секрет слюнных желез).

Копуляция аргазид происходит вне хозяина, число откладываемых самкой яиц невелико. В отличие от иксодид, жизненный цикл которых включает яйцо, личинку, нимфу и взрослого клеща, количество нимфальных фаз развития у аргазид колеблется от 2 до 7 и может быть непостоянным даже в пределах одного вида (Филиппова, 1966).

Практически все аргазиды – нидобионты (Леонович, 2019) или настоящие нидиколы, проводящие жизнь либо в гнездах и норах позвоночных-хозяев, либо в укрытиях в местах возможного появления хозяев (например, паразиты птиц из рода *Argas* Latreille, 1795 образуют скопления под корой деревьев или в щелях курятников). Представители рода *Ornithodoros* C.L. Koch, 1837 обитают в щелях сельскохозяйственных построек и человеческих жилищ, а также в норах млекопитающих или в местах, используемых млекопитающими как временные укрытия (пещеры, гроты). Большую роль в выживании клещей в укрытиях играют феромоны скопления (aggregation pheromones) (Dusábek, Leonovich, 1988).

На первый взгляд – разница в морфологии и физиологии иксодовых и аргасовых клещей настолько велика, что трудно представить себе общего предка этих двух групп. Однако сравнительно-морфологические данные, свидетельствующие о монофилии, были дополнены молекулярно-генетическими исследованиями (Байесов анализ генов COI, Cytb, ND1, ND2 и ND4), которые также подтвердили монофилию Ixodoidea (Mans et al., 2011)

Происхождению иксодовых клещей посвящена предыдущая публикация автора (Леонович, 2023). Происхождение аргасовых клещей остается невыясненным, в основном из-за практически полного отсутствия палеонтологических данных. Вместе с тем в литературе за последнее время появились данные, позволяющие хотя бы в первом приближении проанализировать этот вопрос, чему и посвящена настоящая работа.

Современные представления о системе аргасовых клещей

Существует несколько систем аргасовых клещей, каждая из которых имеет своих сторонников и противников. Все эти системы построены на основе сравнительно-морфологических данных. Зачастую, группа авторов придает одним и тем же признакам апоморфный либо плезиоморфный характер.

По представлениям Н.А. Филипповой (1966), система аргасовых клещей выглядит следующим образом:

Семейство Argasidae Canestrini, 1890

Подсемейство Argasinae Canestrini, 1890

Род *Argas* Latreille, 1796 (подроды *Argas* s. str. Latreille, 1796, *Persicargas* Kaiser, Hoogstraal, Kohls, 1964, *Carios* Latreille, 1802)

Подсемейство Ornithodorinae Pospelova-Shtrom, 1946

Род *Alveonassus* P. Schulze, 1941

Род *Ornithodoros* Koch, 1844 (подроды *Alectorobius* Pocock, 1907, *Theriodoros* Pospelova-Shtrom, 1950, *Pavlovskyella* Pospelova-Shtrom, 1950)

К сожалению, система аргасовых клещей, предложенная Н.А. Филипповой (1966), была опубликована в серии «Фауна СССР» и ограничена видами, встречавшимися на территории СССР, при этом некоторые таксономические группировки в нее не вошли.

Согласно представлениям Гарри Хугстраала (Hoogstraal, 1985) и ряда его последователей (Horak et al., 2002; Barker, Murrell, 2004, 2008), система аргасовых клещей выглядит следующим образом:

Семейство Argasidae Canestrini, 1890

Подсемейство Argasinae Canestrini, 1890

Род *Argas* Latreille, 1796 (подроды *Argas* (s. str.) Latreille, 1796, *Persicargas* Kaiser, Hoogstraal, Kohls, 1964, *Secretargas* Hoogstraal, 1957, *Ogadenus* Pospelova-Shtrom, 1950, *Proknekalia* Keirans, Hoogstraal, Clifford, 1977)

Род *Alveonassus* P. Schulze, 1941

Подсемейство Ornithodorinae Pospelova-Shtrom, 1946

Род *Carios* Latreille, 1802 (подроды *Carios* Latreille, 1802, *Alectorobius* Pocock, 1907, *Antricola* Cooley, Kohls, 1942, *Chiropterargas* Hoogstraal, 1955, *Nothoaspis* Keirans, Klifford, 1975, *Parantricola* Cherny, 1966, *Reticulinassus* Schulze, 1941, *Subparratus* Clifford, Kohls & Sonenshine, 1964)

Род *Ornithodoros* Koch, 1844 (подроды *Microargas* Hoogstraal et Kohls, 1966, *Ornithodoros* Koch, 1844, *Pavlovskyella* Pospelova-Shtrom, 1950, *Theriodoros* Pospelova-Shtrom 1950)

Род *Otobius* Banks, 1912

Мы видим, что в отличие от более ранней системы Н.А. Филипповой (1966), согласно которой в семействе Argasinae имеется единственный род *Argas*, а в семействе Ornithodorinae – 2 рода (*Ornithodoros* и *Alveonasus*), род *Alveonasus* перенесен из подсемейства Ornithodorinae в семейство Argasinae, подрод *Carios* выделен в качестве самостоятельного рода и перенесен из рода *Argas* (Argasinae) в семейство Ornithodorinae.

В одном из последних обзоров (Guglielmone et al., 2010) подроды *Carios* и *Chiropterargas* были перемещены в состав подсемейства Argasinae (род *Argas*), как это было у Н.А. Филипповой, а подроды *Alectorobius*, *Reticulinasus* и *Subparmatius* перенесены в состав рода *Ornithodoros* (согласно системе Филипповой, *Alectorobius* также рассматривался как подрод *Ornithodoros*). *Antricola* (включая *Parantricola*), *Nothoaspis* и *Otobius* трактуются как валидные роды. Подроды *Alveonasus* и *Proknekalia* были перемещены из семейства Argasinae в состав рода *Ornithodoros* (Guglielmone et al., 2010).

Таким образом, видно, что система семейства аргасовых клещей разработана крайне недостаточно, даже на уровне подсемейств и родов, кочующих из одного подсемейства в другое и обратно. Использование молекулярно-генетических данных не снимает вышеуказанных проблем, и сами полученные данные противоречивы. Изучение митохондриальных генов (Burger et al., 2014) позволило авторам сделать вывод о поддержке клады, которая связана с паразитированием на рукокрылых, а также включает часть видов из родов *Antricola* и *Nothoaspis* и двух подродов *Ornithodoros* (*Alectorobius* и *Subparmatius*). Напомним, что согласно системе Horak et al. (2002) и Barker, Murrell (2004, 2008), эти группы относятся к роду *Carios* (см. выше). На основании исследования ядерной РНК (18S-28S rРНК) и митохондриального генома был сделан вывод о принадлежности *Carios* к подсемейству Ornithodorinae (Mans et al., 2021).

В целом, согласно исследованиям большинства систематиков, аргасины находятся ближе к базовому стволу аргасид, а орнитодорины – более молодая группа.

Распространение аргасовых клещей

Согласно последнему обзору (Beati, Klompen, 2019), базальные группы подсемейства Argasinae распространены в основном в Старом Свете (только *Argas cooleyi* Kohls et Hoostraal, 1960 (*Alveonasus*) обитает в Северной Америке), а представители *Argas* (*Argas*), паразитирующие на птицах, обнаружены во всех биогеографических регионах. Среди представителей Ornithodorinae представители рода *Otobius* распространены в Неарктике (*Otobius megnini* (Duges, 1844) как паразит скота распространен всесветно). Род *Alectorobius* в основном неотропический (за исключением группы космополитических видов, ассоциированных с морскими птицами, и группы видов – паразитов рукокрылых, распространенных в Старом Свете (Klompen, Oliver, 1993)). Род *Carios* распространен в Старом Свете. Представители рода *Ornithodoros* распространены во всех зоогеографических регионах.

При этом анализ распространения аргасовых клещей сильно затруднен тем, что разные авторы придерживаются различных взглядов на систематику аргасид, по-разному трактуя содержание одних и тех же таксономических группировок (см. выше).

Палеонтологические данные

Находки аргасовых клещей в янтаре ограничены всего двумя видами (*Ornithodoros antiquus* Poinar, 1995 и *Carios jerseyi* Klompen, Grimaldi, 2001).

Самец и самка клеща *Ornithodoros antiquus* Poinar, 1995 были найдены в доминиканском янтаре (La Toca mine, Cordillera Septentrional mountain range, Dominican Republic) (Poinar, 1995). Эти клещи морфологически напоминали представителей под родов *Pavlovskyella* и *Alectorobius* и отличались от рецентных представителей указанных под родов комбинацией признаков. Клещи обитали в дупле (как указывает автор, возможно вместе с неким млекопитающим–хозяином) ископаемого смолистого дерева (*Hymenaea protera*: Fabaceae) примерно 30–40 mya в олигоцене (Poinar, 1995).

Личинка аргасового клеща *Carios jerseyi* Klompen, Grimaldi, 2001 была описана по одному экземпляру янтара из Нью-Джерси (Klompen, Grimaldi, 2001) и датируется туронским ярусом верхнего мела (90–94 mya).

Согласно комплексному молекулярно-генетическому исследованию (Mans et al., 2019), возникновение общей эволюционной ветви аргасовых и иксодовых клещей (Ixodoidea) датируется поздним пермским периодом ($\sim 260 \pm 21$ mya), примерно совпадая с периодом пермского вымирания, что может объяснить скудость палеонтологических данных, касающихся предковых форм Ixodoidea и Nuttalliellidae (Mans et al., 2011). Согласно цитированной работе (Mans et al., 2019), расхождение общего ствола иксодоидей на ветви предковых форм Argasidae и Ixodidae произошло в триасе (аргазиды отделились от предкового ствола примерно 223 ± 20 mya, а иксодиды 234 ± 18 mya).

Родственные группы

Как было отмечено, надсемейство Ixodoidea включает семейства Ixodidae, Argasidae и Nuttalliellidae. Молекулярно-генетические исследования рибосомальных и митохондриальных генов показали, что клещи-нутталлиелиды являются базальной группой, наиболее близкой к общему предку иксодоидей (Mans et al., 2011), при этом сочетают морфологические признаки как иксодовых, так и аргасовых клещей. В частности, к таким признакам внешнего строения относятся несклеротизованная складчатая идиосома, как у аргасовых клещей, проксимальное положение гнатосомы, как у иксодовых клещей, и ряд других признаков (подробнее, см. Latif et al., 2012). Признаки, характерные для иксодид и аргазид, в необычном сочетании отмечены и в строении внутренних органов *Nuttalliella* (El Shoura et al., 1984). Например, число и расположение кишечных лопасти, поперечное расположения яичника, парная матка, разделение влагалища на цервикальную и вестибулярную части, отсутствие вагинальной камеры и семяприемника – черты, характерные для аргасовых клещей. В то же время, нерасчлененный ректальный пузырь, наличие соединительной трубки между маткой и цервикальным влагалищем и отсутствие коксальных желез – признаки, типичные для иксодид.

Кластический анализ 29 морфологических признаков характеристик дыхалец позволил прийти к заключению, что по этому признаку *Nuttalliella* и Argasidae находятся ближе друг к другу, чем *Nuttalliella* и Ixodidae (Pugh, 1997).

Очень интересны недавние палеонтологические находки в бирманском янтаре, в частности, находка ископаемого клеща *Deinocroton draculi* Peñalver, Arillo, Anderson and Pérez-de la Fuente (Peñalver et al., 2017). Этот ископаемый клещ был выделен авторами в отдельное семейство Deinicrotonidae и датирован ранним сеноманским периодом (99.6 ± 0.9 — 93.6 ± 0.8 mya). Идиосома у самок этого вида ямчатая, подобно идиосоме аргазид, но имеется выраженный псевдоскутум (у самок и самцов похож на спинной щиток иксодид). Судя по фотографии из цитированной работы (Peñalver et al.,

2017), псевдоскутум отличается от настоящего щитка отсутствием четкой границы между ним и аллоскутумом и представлен образованием, несущим многочисленными бугорками. Иными словами, псевдоскутум – это утолщение аллоскутума с неясной степенью склеротизации. Гнатосома занимает проксимальное положение, но со спины не видна, т.е. напоминает «промежуточное» состояние, более близкое к расположению гнатосомы иксодовых клещей, при этом гнатосома слегка смещена на вентральную сторону идиосомы. Находка в янтаре напитавшейся самки свидетельствует, что питание дейнокротонид проходило по типу аргасовых клещей – то есть многократное и относительно кратковременное.

Еще одна интересная палеонтологическая находка из бирманского янтара – ископаемый клещ *Khimaira fossus* (Chitimia-Dobler et al., 2022). По мнению авторов, морфологически этот видклещ также представляет собой «промежуточное звено» между иксодидами и аргазидами, поэтому выделен авторами в отдельное семейство Khimairidae. К сожалению, молекулярно-генетические исследования клещей, обнаруженных в древних янтарях, не проведены и вряд ли будут проведены в обозримом будущем, поэтому вопрос о филогенетических отношениях между аргасовыми клещами и представителями Khimairidae и Deinocrotonidae остаются невыясненными.

Морфологические и физиологические признаки предковой группы

Надсемейство Ixodoidea, по данным большинства исследований, является монофилетической группой. Согласно современным представлениям, предковой группой иксодидных клещей были клещи-голотир (скорее, их измененные потомки (Леонович, 2023)). Рассмотрим подробнее морфологические признаки, которые могли быть характерными для предковой группы и которые впоследствии были унаследованы аргасовыми клещами и получили у них развитие..

Склеротизация идиосомы и эволюция типа питания

У всех личинок аргасовых клещей идиосома полностью склеротизована, имеет спинной щиток (скутум), покрывающий всю дорсальную поверхность идиосомы (Филиппова, 1966). У нимф и взрослых клещей склеротизация отсутствует, за исключением нимф ранних возрастов некоторых видов клещей. У иксодовых клещей (и у нимф, и у взрослых особей) спинной щиток присутствует, при этом у самок скутум покрывает только проксимальную часть идиосомы (рис. 1). Можно предположить, что у предковой формы имелся спинной щиток, представленный отдельными небольшими щитками. У личинок аргазид и всех иксодовых клещей отдельные щитки слились в общий щит, а у нимф и взрослых аргасовых клещей склеротизованный сплошной скутум исчез. Заметим, что многие акарологи считают отсутствие спинного щитка у взрослых аргасовых клещей апоморфным признаком (Estrada-Peña et al., 2010).

Примеры онтогенетических преобразований спинного щитка мы можем наблюдать у голотир. Так, у личинок *Diplothyrus lecorrei* Klompen, 2010 сплошной спинной щиток не развит, состоит из отдельных маленьких щитков (Klompen, 2010). У взрослых голотир спинной щиток сплошной (Lehtinen, 1991; Леонович, 2023).

С кутикулой иксодовых клещей при питании происходят сильные изменения. На первом этапе наблюдается процесс неосомии (рост кутикулы в периоды между линьками). При этом кутикула сильно утолщается, а потом утолщенная кутикула пластифицируется (размягчается), как ранее считалось, под влиянием изменения ионного

баланса (pH внутрикутикулярной среды), и растягивается при поглощении большого количества крови. Однако на примере *Amblyomma hebraeum* Neumann et Santos Dias, 1957 показано, что пластификация обеспечивается гидратацией прокутикулы. Гидратация происходит в результате транспортировки клетками гиподермы ионов H^+ в субкутикулярное пространство. При этом, согласно результатам исследования аргасового клеща *Ornithodoros moubata* Murray, 1877, у этого кратковременно питающегося клеща пластификация кутикулы не происходит и обычная кутикула идиосомы растягивается за счет распрямления складок (Kaufman et al., 2010).

Интересно, что неосомия наблюдается у личинок аргасовых клещей рода *Argas*, характеризующихся длительным питанием по типу иксодовых клещей (Audy et al., 1972).

Неосомия – несомненно апоморфный признак, развившийся в процессе длительной эволюции. Межлиночный рост кутикулы – чрезвычайно редкое явление среди членистоногих, встречающееся у высокоспециализированных форм, например у некоторых блох семейств Pulicoidea, Vermipsylloidea и Malacopsylloidea (Rothschild, 1992). То есть склеротизация кутикулы идиосомы у иксодовых клещей и личинок аргасовых клещей, скорее всего, не была первичной, а развилась в ходе эволюции параллельно с появлением процесса межлиночного роста (неосомии). При этом, видимо, процессы склеротизации и неосомии первоначально развились у личинок как приспособление к поглощению большего количества жидкой пищи.

Очевидно, что исходным типом питания было относительно непродолжительное поглощение жидкой пищи, что характерно для Holothyridae. Общие предки иксодид и аргазид, видимо, высасывали подпокровную жидкость, возможно, мертвых животных (Леонович, 2023), при этом не питались кровью. Исследования состава слюнных желез показали сходство основных протеинов слюнных желез у аргазид и иксодид, но при этом белки, препятствующие свёртыванию крови, сильно различаются в обеих группах клещей (Mans et al., 2008, 2016). Это может свидетельствовать о независимом становлении кровососания в обеих группах. Согласно данным сравнительно-биохимических исследований, механизмы модуляции гемостатических и иммунных реакций потенциального хозяина возникли у аргасовых и иксодовых клещей независимо одна от другой (Mans et al., 2008). Иными словами, переход к кровососанию в этих группах произошел только после их разделения.

Выделительная система

У всех современных видов иксодовых и аргасовых клещей имеются типичные для хелицерат органы выделения – мальпигиевы сосуды. При этом поглощение большого количества жидкой крови требует удаления излишней жидкости, не имеющей питательного значения, и производится это удаление вовсе не посредством мальпигиевых сосудов. Основная роль мальпигиевых сосудов – удаление продуктов азотного обмена. У иксодовых клещей избышек жидкости удаляется посредством слюнных желез, а у аргазид – посредством коксальных желез. Удаление излишков жидкости через коксальные железы начинается сразу же с началом питания (Hoogstraal, 1985), в то время как удаление жидкости через секрет слюнных желез требует довольно значительного времени и начинается только после поглощения определенного количества крови, что наблюдается у иксодовых клещей.

Основная роль коксальных желез в удалении излишков жидкости считается примитивным (плезиоморфным) признаком (Woodring, 1973).

Смена типа питания

Аргасовые клещи на всех пост-личиночных фазах развития питаются кратковременно, подобно большинству кровососущим членистоногим. Подобный тип питания, как было отмечено выше, следует считать исходным. Быстрое насыщение кровью позволяет уменьшить риск удаления или уничтожения кровососа его жертвой.

Отметим, что укус иксодовых клещей (характеризующихся длительным питанием) совершенно безболезненный, и, например, человек, часто обнаруживает присосавшегося клеща не в момент укуса (как это бывает с укусом кратковременно питающегося комара), а только несколько часов спустя при тщательном осмотре. Выработка обезболивающего секрета слюной иксодовых клещей, несомненно, является апоморфией, развившейся как одна из адаптаций к длительному нахождению на хозяине.

У значительной части видов рода *Ornithodoros* личиночное питание продолжается 20–60 мин, в иногда длится нескольких часов. В то же время у представителей *Alectorobius* и *Reticulinasus* (род *Ornithodoros*) и всех видов рода *Argas* питание личинок занимает от 3 до 11 дней (Филиппова, 1966). У *Alveonasus lahorensis* Neumann, 1908, *Argas brumpti* Neumann, 1907 и видов рода *Otobius* многодневное питание вместе со способностью к линьке на теле хозяина свойственно не только личиночной, но и нимфальной фазам. Так, у *A. lahorensis* от прикрепления голодных личинок и до отпадения напивавшихся нимф III проходит 22–35 дней, и все это время клещи остаются прикрепленными к хозяину (Поспелова-Штрот, 1953). Напротив, питание взрослых клещей занимает не более 1–2 час.

У некоторых видов аргасовых клещей только личинки питаются кровью (длительное питание), а взрослые особи кровью не питаются. Так, у клеща *Antricola delacruzi* (Estrada-Penã, Barros-Batesti & Venzal, 2004) личинки питаются кровью летучих мышей, а нимфы и взрослые клещи кровью не питаются. Их гипостом малого размера и лишен зубцов. Исследовавшие этот вид авторы (Ribeiro et al., 2012) считают, что взрослые особи и нимфы *A. delacruzi* питаются неизвестной субстанцией, содержащейся в гуано, где эти фазы развития и обитают (95% клещей были обнаружены в гуано, а не в трещинах на стенах пещер). При сравнении транскриптома клеток слюнных желез данного вида с сialотранскриптомом кровососущих аргазид и иксодид было обнаружено, что у кровососов в транскриптом слюнных желез имеются ферритин, муцины с хитин-связывающим доменом и TIL-доменом (Trypsin-like Inhibitor Domain). У *A. delacruzi* указанные последовательности отсутствуют, зато присутствуют липокалины, металлопротеазы и ингибиторы протеаз Кунитц-типа (Ribeiro et al., 2012). По мнению авторов, данные о питании гуано помогут понять, как происходило развитие кровососания из питания лизированными тканями мертвых животных.

Видимо, кратковременное или длительное питание кровью возникло при переходе от питания на исключительно мертвых животных (Леонович, 2023) к питанию на животных живых, но малоподвижных или сохраняющих малую подвижность короткое время, а в остальное время подвижных. Здесь, на наш взгляд, и произошло разделение иксодидных клещей на две основные группы – иксодовых клещей с их длительным питанием и аргасовых клещей, питающихся кратковременно. Заметим, что аргасовые клещи в основном являются паразитами птиц, и переходы их к питанию на млекопитающих (включая летучих мышей) всегда вторичны (Филиппова, 1966).

Эволюционное становление длительного питания личинок аргазид можно рассматривать также как приспособление к расселению клещей. Кратковременно питаю-

щиеся нимфы и взрослые клещи принуждены оставаться в укрытии (гнезде, норе, трещине и т.п.) в течение длительного времени. В работе Vial (2009) приводится такой пример. На Мадагаскаре клещи *Ornithodoros porcinus domesticus* Walton, 1962 (переносчики африканской чумы свиней) постоянно обнаруживались на одной и той же свиноферме в течение 8 лет (2000–2008), но отсутствовали на соседних ближних свинофермах в течение всего этого периода. Напомним, что у клещей рода *Ornithodoros* личинки питаются кратковременно, и, видимо, в данных условиях расселение путем случайного заноса было по каким-то причинам невозможно.

Большинство аргасовых клещей – полифаги, зачастую на каждой фазе развития (включая несколько нимфальных фазы) они питаются на разных хозяевах (исключение представляют отдельные редкие виды, например *O. megnini*, личинки и нимфы которого паразитируют в ушном проходе копытных, а взрослые клещи обитают во внешней среде, об их питании ничего не известно). Клещи приспосабливаются не к конкретному хозяину, а к среде обитания (норе или гнезду), и нападают на животное, посещающее эту нору (Vial, 2009).

Согласно результатам лабораторных исследований, аргасовые клещи способны питаться на разных прокормителях, специализация заключается в том, что, например, виды, в природе паразитирующие на птицах, при лабораторном питании на птицах поглощают большее количество крови и откладывают больше яиц, чем при питании на мелких млекопитающих, но успешно питаются на этих млекопитающих и откладывают яйца. То же касается и паразитов мелких млекопитающих, более успешно питающихся на основных хозяевах (Galun et al., 1978).

Паразиты рукокрылых, считающиеся строго видоспецифичными олигофагами, даже в качестве основного хозяина могут иметь несколько видов рукокрылых, кроме того, могут питаться на млекопитающих, не относящихся к рукокрылым. Так, среди хозяев–прокормителей *Chiropterargas confusus* (Hoogstraal, 1955) обнаружено 4 вида рукокрылых – основных хозяев (на которых питались более 5% клещей). Всего в природе было найдено 12 прокормителей и один хозяин, не относящийся к рукокрылым. У паразита летучих мышей *Argas vespertilionis* (Latreille, 1796) выявлено 6 основных хозяев, а всего – 42 прокормителя, и 3 вида хозяев, не относившихся к рукокрылым (Sándor et al., 2021).

Таким образом, можно заключить, что, за редчайшими исключениями, в ходе эволюции аргасовые клещи приспосабливались не к конкретным хозяевам, а к определенным биотомам (habitats), и в дальнейшем специализировались к питанию кровью постоянных обитателей этих биотопов.

Анализ накопленных к настоящему моменту данных по сравнительной морфологии, физиологии, палеонтологии и молекулярной генетике аргасовых клещей и родственных групп позволяет сделать несколько более или менее вероятных предположений о происхождении и начальных этапах эволюции аргасовых клещей.

Происхождение общей эволюционной ветви, впоследствии разделившейся на иксодовых и аргасовых клещей, датируется поздним пермским периодом ($\sim 260 \pm 21$ mya), примерно совпадая с пермским вымиранием (Mans et al., 2019), а расхождение общего ствола иксодоидей на ветви предковых форм Argasidae и Ixodidae произошло в триасе (аргазиды отделились от предкового ствола примерно 223 ± 20 mya, а иксодиды 234 ± 18 mya) (Mans et al., 2019).

Предки общего ствола иксодоидных клещей (Ixodidae, Argasidae, Nuttalliellidae) не были кровососами и были близки к современным представителям Holothyridae

(Леонович, 2023). Кровососание, а затем и временный эктопаразитизм появились после расхождения основных стволов (Ixodidae, Argasidae и Nuttalliellidae), независимо в каждой группе, причем клещи-нутталлиелиды генетически ближе к аргасовым клещам, чем к иксодовым.

На начальных этапах эволюции аргасовых клещей питание кровью было кратковременным, видимо, на всех фазах развития. Длительное питание развилось вторично у личинок и способствовало расселению клещей. Сохранение кратковременного питания можно объяснить приспособлением к обитанию в гнездах птиц или в убежищах, посещаемых птицами, а позднее – и в норах млекопитающих. Перемещение гнатосомы на вентральную часть идиосомы препятствовало счесыванию клеща при кратковременном питании, кратковременное питание привело к сохранению и развитию коксальных желез как основного органа для удаления излишней жидкости при кровососании.

Адаптация к биотопам-укрытиям (гнездам, норам, трещинах в скалах, под отслоившейся корой деревьев и т.п.) способствовала становлению полифагии и способностей к длительному голоданию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночныхх СПб, Наука, 357 с. [Balashov Yu.S. 2009. Parazitizm kleshchei i nasekomykh na nazemnykh pozvonochnykh. St Petersburg: Nauka, 357 p. (In Russian)].
- Григорьева Л.А. 2015. Особенности развития таёжного клеща (*Ixodes persulcatus* Sch.: Ixodinae: Ixodidae) в условиях природных биотопов Ленинградской области. Труды Зоологического института РАН 319 (2): 269–281. [Grigoryeva L.A. 2015. Osobennosti razvitiya taezhnogo kleshcha (*Ixodes persulcatus* Sch.: Ixodinae: Ixodidae) v usloviyakh prirodnnykh biotopov Leiningradskoi oblasti. Trudy Zoologicheskogo instituta RAN 319 (2): 269–281. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2015.319.2.269>
- Леонович С.А. 2019. О типах паразитизма иксодовых клещей (Ixodidae). Паразитология 53 (5): 416–420. [Leonovich S.A. 2019. Types of parasitism of hard ticks (Ixodidae). Parazitologiya 53 (5): 416–420. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719050053>.
- Леонович С.А. 2023. О происхождении иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae). Паразитология 57 (2): 91–107. [Leonovich S.A. 2023. On the origin of ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae). Parazitologiya 57 (2): 91–107. (In Russian)]. DOI: 10.31857/S0031184723020011; EDN: AZSEGG
- Наумов Р.Л. 2006. Продолжительность жизни клеща *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) в центральной России. Паразитология 40 (4): 384–395. [Naumov R.L. 2006. The longevity of the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in central Russia. Parazitologiya 40 (4): 384–395. (In Russian)].
- Поспелова-Штром М.В. 1953. Клещи-орнитодоры и их эпидемиологическое значение. М., 1953 [Pospelova-Shtrom M.V. 1953. Kleshchi-ornitodorony i ikh epidemiologicheskoe znachenie, Nauka, Moscow, 1953 (In Russian)].

- Филиппова Н.А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). Фауна СССР. Паукообразные. Т. IV, вып. 3. Ленинград, Наука, 251 с. [Filippova N.A. 1966. Argasovye kleshchi (Argasidae). Fauna SSSR. Paukoobraznye. V. 4, № 3, Leningrad, Nauka, 251 pp. (In Russian)].
- Audy R.F., Radovsky F.J., Vercammen-Grandjean P.H. 1972. Neosomy: radical intrastadial metamorphosis associated with arthropod symbioses. *Journal of Medical Entomology* 9 (6): 487–494. <https://doi.org/10.1093/jmedent/9.6.487>
- Barker S.C., Murrel A., 2004. Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. *Parasitology* 129 Suppl.: 15–36. doi: 10.1017/s0031182004005207
- Barker S.C., Murrel A. 2008. Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. In: Bowman A., Nutall P. (Eds). *Ticks: biology, disease and control*. Cambridge University Press. 325 pp. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551802.002>
- Barker S., Walker A.R. 2014. Ticks of Australia. The species that infest domestic animals and humans. *Zootaxa* 3816 (1): 1–144. DOI: 10.11646/zootaxa.3816.1.1
- Beati L., Klompen H. 2019. Phylogeography of Ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Entomology* 64: 379–97. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043027>
- Burger T.D., Shao R., Labruna M.B., Barker S.C. 2014. Molecular phylogeny of soft ticks (Ixodida: Argasidae) inferred from mitochondrial genome and nuclear rRNA sequences. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 5 (2): 195–207. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2013.10.009
- Chitimia-Dobler L., Mans B.J., Handschuh S., Dunlop J.A. 2022. A remarkable assemblage of ticks from mid-Cretaceous Burmese amber. *Parasitology* 149: 820–830. <https://doi.org/10.1017/S0031182022000269>
- Dusbabek F., Leonovich S.A. 1988. Circadian basis of assembly pheromone response in Argas (Persicargas) persicus. *Experimental and Applied Acarology* 4: 319–334.
- El Shoura S.M., Hoogstraal H., Roshdy M.A. 1984. Nuttalliella namaqua (Ixodoidea: Nuttalliellidae): female internal morphology. *Journal of Parasitology* 70: 114–120.
- Estrada-Peña A., Mangold A.J., Nava S., José M., Venzal J.M., Labruna M., Guglielmone A.A. 2010. A review of the systematics of the tick family Argasidae (Ixodida). *Acarologia* 50 (3): 317–333. DOI: 10.1051/acarologia/20101975
- Galun R., Sternberg S., Mango C. 1978. Effects of host spectra on feeding behaviour and reproduction of soft ticks (Acari: Argasidae). *Bulletin of Entomological Research* 68 (1): 153 – 157. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0007485300007239>
- Guglielmone A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Peña A., Horak I.G., Shao R., Barker S.C., 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names. *Zootaxa* 2528: 1–28.
- Hoogstraal H. 1985. Argasid and nuttallelid ticks as parasites and vectors. *Advances in parasitology* 24: 135–238.
- Horak I.G., Camicao J.-L., Keirans J.E. 2002. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida): A world list of valid tick names. *Experimental and Applied Acarology* 28 (1–4): 27–54. DOI: 10.1023/a:1025381712339
- Hornok S., Murányi D., Kontschán J., Vuong Tan Tu. 2019. Description of the male and the larva of *Ixodes collaris* Hornok, 2016 with drawings of all stages. *Parasites & Vectors* 12: 144. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3365-3>
- Kaufman W.R., Flynn P.C., Reynolds S.E. 2010. Cuticular plasticization in the tick, *Amblyomma hebraeum* (Acari: Ixodidae): possible roles of monoamines and cuticular pH. *Journal of Experimental Biology* 213 (16): 2820–2831. <https://doi.org/10.1242/jeb.044412>
- Klompen H., 2010. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyridus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50(2): 269–285. DOI: 10.1051/acarologia/20101970
- Klompen J.S.H., Oliver Jr J.H. 1993. Systematic relationships in the soft ticks (Acari: Ixodida: Argasidae). *Systematic Entomology* 18 (4): 313–331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1993.tb00669.x>
- Klompen H., Grimaldi D., 2001. First Mesozoic record of a parasitiform mite: a larval argasid tick in Cretaceous amber (Acari: Ixodida: Argasidae). *Annals of Entomological Society of America* 94 (1): 10–15. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0010:FMROAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0010:FMROAP]2.0.CO;2)
- Latif A.A., Putterill J.F., de Klerk D.G., Pienaar R., Mans B.J. 2012. *Nuttalliella namaqua* (Ixodoidea: Nuttalliellidae): first description of the male, immature stages and re-description of the female. *PLoS ONE* 7(7): e41651. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041651>

- Lehtinen P. 1991. Revision of the old world Holothyridae (Arachnida : Anactinotrichida : Holothyrida). *Invertebrate Taxonomy* 9 (4): 767–826. <https://doi.org/10.1071/IT9950767>
- Mans B.J., Andersen J.F., Francischetti I.M.B., Valenzuela J.G., Schwan T.G., Pham V.M., Garfield M.K., Hammer C.H., Ribeiro J.M.C. 2008. Comparative sialomics between hard and soft ticks: Implications for the evolution of blood-feeding behavior. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 38 (1): 42–58. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2007.09.003t>
- Mans B.J., de Klerk D., Pienaar R., Latif A.A. 2011. Nuttalliella namaqua: a living fossil and closest relative to the ancestral tick lineage: implications for the evolution of blood-feeding in ticks. *PLoS ONE* 6(8): e23675. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023675>
- Mans B.J., de Castro M.H., Pienaar R., de Klerk D., Gaven P., Genu S., et al. 2016. Ancestral reconstruction of tick lineages. *Ticks Tick Borne Dis.* 7: 509–535. doi: 10.1016/j.ttbdis.2016.02.002
- Mans B.J., Featherston J.cC, Kvas M., Pillay R.-A., de Klerk D.G., Pienaar R., de Castro M.H., Schwan T.G., Lopez J.E., Teel P., Pérez de León A.A., Sonenshine D.E., Egekwu N.I., Bakkes D.K., Heyne H., Kanduma E.G., Nyangiwe N., Bouattour A., Latif A.A. 2019. Argasid and ixodid systematics: Implications for soft tick evolution and systematics, with a new argasid species list. *Ticks and Tick-borne Diseases* 10 (1): 219–240. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2018.09.010>
- Mans B.J., Kelava S., Pienaar R., Featherston J., de Castro M.H., Quetglas J., Reeves W.K., Durden L.A., Miller M.M., Laverty T.M., Shao R., Takano A., Kawabata H., Moustafa M.A.M., Nakao R., Matsuno K., Greay T.L., Evasco K.L., Barker D., Barker S.C. 2021. Nuclear (18S-28S rRNA) and mitochondrial genome markers of *Carios (Carios) vespertilionis* (Argasidae) support *Carios* Latreille, 1796 as a lineage embedded in the Ornithodorinae: re-classification of the *Carios* sensu Klompen and Oliver (1993) clade into its respective subgenera. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 12 (4): 101688. doi: 10.1016/j.ttbdis.2021.101688
- Manzano-Román R., Díaz-Martín V., de la Fuente J., Pérez-Sánchez R. 2012. Soft ticks as pathogen vectors: distribution, surveillance and control. In: *Parasitology* (Ed. by M.M. Shah). Open Access. DOI: 10.5772/32521
- Peñalver E., Arillo A., Delclòs X., Peris D., Grimaldi D.A., Anderson S.R., Nascimbene P.C., Pérez-de la Fuente R. 2017. Ticks parasitized feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages. *Nature Communications* 8: 1924. DOI: 10.1038/s41467-017-01550-z
- Poinar G. 1995. First fossil soft tick, *Ornithodoros antiquus* n. sp. (Acari: Argasidae) in Dominican amber with evidence of their mammalian host. *Cellular and Molecular Life Sciences* 51 (4): 384–387. DOI: 10.1007/BF01928900
- Pugh P.J.A. 1997. Spiracle structure in ticks (Ixodida: Anactinotrichida: Arachnida): Resume, taxonomic and functional significance. *Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society* 72: 549–564. doi:10.1017/s0006323197005094
- Ribeiro J.M.R., Labruna M.B., Mans B.J., Maruyama S.R., Francischetti I.M.B., Barizon G.C., de Miranda Santos I.K.F. 2012. The sialotranscriptome of *Antricola delacruzi* female ticks is compatible with non-hematophagous behavior and an alternative source of food. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 42 (3): 332–342. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2012.01.003>
- Rothschild M. 1992. Neosomy in fleas, and the sessile life-style. *Journal of Zoology* 226 (4): 613–629. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb07504.x>
- Sándor A.D., Mihalca A.D., Domşa C., Péter Á., Hornok S. 2021. Argasid ticks of palearctic bats: distribution, host selection, and zoonotic importance. *Frontiers in Veterinary Science* 8: 684737. doi: 10.3389/fvets.2021.684737
- Sonenshine D.E., Clifford G.M., Kohls G.M. 1962. The identification of larvae of the genus *Argas* (Acarina: Argasidae). *Acarologia* 4 (2): 193–214.
- Shepherd J.G. 2021. Record longevity and reproduction of an African tick, *Argas brumpti* (Ixodida: Argasidae). *Journal of Medical Entomology* 59 (2): 777–778. DOI: 10.1093/jme/tjab205
- Vial I. 2009. Biological and ecological characteristics of soft ticks (Ixodida: Argasidae) and their impact for predicting tick and associated disease distribution. *Parasite* 16: 191–202. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2009163191>
- Woodring J.P. 1973. Comparative morphology, function and homologies of the coxal glands of Oribatid mites (Arachnida, Acari). *Journal of Morphology* 139: 407–429. doi:10.1002/jmor.1051390404

ON THE ORIGIN OF SOFT TICKS
(PARASITIFORMES, IXODOIDEA, ARGASIDAE)

S. A. Leonovich

Keywords: Argasidae, origin, bloodsucking, adaptations

SUMMARY

The origin of the common evolutionary branch of soft and hard ticks is dated to the later Permian, approximately coinciding with the Permian extinction, and divergence of the common branch of Ixodoidea into ancestral forms of Argasidae and Ixodidae occurred in the Triassic.

Ancestors of the common branch of Ixodoidea (Ixodidae, Argasidae, Nuttalliellidae) were not bloodsucking arthropods and were closely related to modern representatives of Holothyridae. Bloodsucking and, later, temporary ectoparasitism had developed only after divergence of the main branches (Ixodidae, Argasidae and Nuttalliellidae), independently in each group.

At early stages of the soft tick evolution, bloodsucking was a short-time process, long-time feeding had developed later in larvae and promoted dispersal of ticks. Maintenance of the short-time feeding can be explained by adaptation to dwelling in bird nests or in shelters visited by birds, and later, also in mammal burrows. Displacements of gnathosome to the ventral side of idiosome hampered combing of a parasite from the host during short-time bloodsucking. Short-time feeding resulted in maintenance and development of coxal glands as the main organ for removal of superfluous liquid during bloodsucking.

Adaptation to shelter habitats (nests, burrows, rock crevices, under dead tree cork, etc.) promoted development of polyphagia and adaptations for long-term starvation.

УДК 595.342.5

**ПЕРВЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ
О *LERNAEA CYPRINACEA* LINNAEUS, 1758
С ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ (РЕКА ПИНЕГА)**

© 2024 г. И. А. Кузнецова *, А. В. Кондаков, Т. А. Елисеева

ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН,
пр. Никольский, 20, Архангельск, 163020 Россия
* e-mail: kia.iepn@gmail.com

Поступила в редакцию 12.01.2024 г.

После доработки 12.03.2024 г.

Принята к публикации 16.03.2024 г.

Приведены морфологические и молекулярно-генетические сведения о паразитическом рачке *Lernaea cyprinacea* L., 1758, собранном со щуки (*Esox lucius* L., 1758) в 2022 г. на реке Пинега (Европейский Север России). Молекулярно-генетические исследования были проведены на основании анализа последовательностей генов COI мтДНК, 18S и 28S рДНК. Выявлена значительная генетическая дистанция по гену COI от особей того же вида, собранных на других территориях (Китай, Австралия, Южная Африка, Канада, Австрия, Аргентина, Пакистан, Иран, Индия, Япония, Румыния, Египет и Западная Сибирь), что указывает на существование криптического вида *L. cyprinacea* на Европейском Севере России. Согласно результатам анализа последовательностей нуклеотидов 28S рДНК, в генах имеются две закрепленные в популяции замены, что может указывать на достаточно давнее расхождение сестринских видов. Фрагмент гена 18S рДНК, по сравнению с двумя другими участками генов, ввиду своей низкой изменчивости в меньшей степени подходит для идентификации вида *L. cyprinacea*.

Ключевые слова: паразитические копеподы, Lernaeidae, *Lernaea cyprinacea*, COI, 18S рДНК, 28S рДНК

DOI: 10.31857/S0031184724030025; **EDN:** CVPHKA

Паразитический рачок *Lernaea cyprinacea* L., 1758 является наиболее распространенным возбудителем опасного эктопаразитарного заболевания пресноводных рыб – лернеоза. Паразитические копеподы этого вида обнаружены более чем на 45 видах карповых и на представителях других семейств рыб (Smith, 2019). Широкому распространению *L. cyprinacea* способствуют отсутствие обязательного промежуточного хозяина в жизненном цикле (Kearn, 2004), высокая адаптивность к новым хозяевам (Stavrescu-Bedivan et al., 2014), непреднамеренное использование зараженных рыб в аквакультуре (Acosta et al., 2012), аквариумистике (Fryer, 1968) и рыболовном спорте (Piasecki et al., 2004). Наибольшие показатели интенсивности и экстенсивности заражения наблюдаются в условиях жаркого климата в водоемах с низкой скоростью

водного потока, способствующих ускорению развития яиц и науплий *L. cyprinacea* (Mancini et al., 2008) и успешности инфицирования рыб (McCredden, 2016).

Несмотря на то, что оптимальной температурой воды для развития *L. cyprinacea* считается 26–28°C (Hossain et al., 2013), этого паразита обнаруживают в реках северных широт (Доровских, 2001) со среднепятилетней температурой воды самого теплого месяца в году 19.4–20.6°C (Двоеглазова, Шелутко, 2021).

В естественных популяциях в регионах с умеренным климатом интенсивность и экстенсивность заражения представителями данного вида, как правило, низкие, однако в аквакультуре ввиду высокой плотности рыб лернеоз может привести к значительным коммерческим потерям вследствие снижения товарной привлекательности, возникновения вторичных инфекций (Kashinskaya et al., 2021) и массовой гибели рыб (Hoole et al., 2001; Ahnelt et al., 2018). Кроме того, в условиях глобального потепления климата велика вероятность увеличения интенсивности и экстенсивности заражения рыб и расширения ареала *L. cyprinacea* на север (Ahnelt et al., 2018). Для целей ихтиопатологии и борьбы с паразитами в аквакультуре важно точно определить вид возбудителя заболевания (Pallavi et al., 2017). Ввиду высокой степени внутривидовой изменчивости особей рода *Lernaea* и небольшого числа морфологических признаков точная идентификация представителей рода затруднена (Fryer, 1961; Hua et al., 2019).

Изменение морфологии *L. cyprinacea* в зависимости от вида хозяина, места прикрепления и времени года сбора образцов показали низкую надежность признака «форма якоря» для идентификации (Harding, 1950; Pallavi, 2017). Последние исследования подкрепили этот вывод молекулярными данными (Hua et al., 2019).

Таким образом, при выявлении и идентификации представителей рода *Lernaea* необходимо приводить как морфологическое описание, так и результаты молекулярного анализа (Pallavi et al., 2017).

Применение опубликованных в международных базах данных (BoldSystem V4 и GenBank) нуклеотидных последовательностей в целях идентификации видов рода *Lernaea* затруднено в связи с их малым количеством и разнородностью, а также отсутствием морфологического описания особей, из которых были получены нуклеотидные последовательности.

Молекулярно-генетические данные наиболее широко представлены для особей вида *Lernaea*, собранных на территории Китая (Hua et al., 2019; Song et al., 2008) и Австралии (Zhu et al., 2021; McCredden, 2016), в значительно меньшем объеме опубликованы результаты исследований с территорий Южной Африки (Chakona et al., 2019; Welicky et al., 2017), Канады (Young, 2016), Австрии и Аргентины (Waicheim et al., 2019; Soares et al., 2018), Пакистана, Ирана, Индии и Японии (Nagasawa, Torii, 2015), Румынии (Stavrescu-Bedivan et al., 2014) и Египта (Abu-Elala et al., 2018). В России ранее были получены только две последовательности 28S рДНК для *L. cyprinacea* от серебряного карася из оз. Чаны Новосибирской области (Kashinskaya et al., 2021).

L. cyprinacea была обнаружена в водоемах и водотоках бассейнов Азовского и Черного морей, Западной Сибири, Урала и Северо-Запада России, в связи с чем представляется актуальным дополнить имеющиеся сведения о распространении этого вида на Европейском Севере России на основе морфологических и молекулярно-генетических данных.

Целью нашей работы является применение интегративного подхода для изучения *L. cyprinacea*, обнаруженной на щуке на Европейском Севере России (р. Пинега).

Методы отбора проб и получения морфологических и молекулярно-генетических данных

Две особи *L. cyprinacea* были выявлены в результате обследования щуки, выловленной ручными орудиями лова в августе 2022 г. из р. Юла, приток р. Пинега (бассейн р. Северная Двина). Координаты точки отбора 63.322950 N, 44.475773 E. Паразитические ракообразные располагались рядом с жаберной полостью на брюшной стороне рыбы (рис. 1). Места прикрепления паразитов отличаются тонкой кожей и расположены на небольшом удалении от жаберной полости, в которой проходят развитие копеподитные стадии лерней. Обе особи паразита были отпрепарированы путем надреза кожи рыбы в месте прикрепления, извлечения погруженной части головогруды и помещены в 96% этиловый спирт.



Рисунок 1. Щука с прикрепленной особью *Lernaea cyprinacea* L., 1758, одна особь удалена.

Figure 1. Pike with an attached individual of *Lernaea cyprinacea* L., 1758, one individual was removed.

Видовую идентификацию проводили с помощью определителей паразитов рыб (Бауер, 1987; Kabata, 1988) после удаления яйцевых мешков, взятых для целей генетического анализа. Морфологическое исследование осуществляли после препарирования образцов в 85% молочной кислоте с помощью световых микроскопов Leica M165 C (Leica Microsystems Inc., Buffalo Grove, Illinois) и ZEISS AxioLabA1 (Carl Zeiss Microscopy GmbH 07745, Jena, Germany), оснащенных видеокамерами. Рисунки выполняли на основании послойных фотографий одной особи в редакторе векторной графики Inkscape 1.2.2 (Free Software Foundation, Inc.) с помощью графического планшета Wacom Cintiq 16.

Выделение ДНК из яйцевых мешков выполняли методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook et al., 1989) отдельно для каждой особи. Смесь для ПЦР общим объемом 25 мкл содержала примерно 100 нг клеточной ДНК, 10 пмоль каждого праймера, 200 мкмоль каждого dNTP, 2.5 мкл ПЦР-буфера (10×2 ммоль $MgCl_2$), 0.8 ед. ДНК-полимеразы Taq (ООО «СибЭнзим», Россия). Праймеры используемые при ПЦР участков генов COI, 28S и 18S рДНК приведены в табл. 1. Во всех случаях

программа амплификации включала в себя этап первоначальной денатурации ДНК 5 мин +95°C; 27–31 циклов синтеза фрагмента ДНК: +95°C 45 сек, +47–65°C 50 сек, +72°C 50 сек, а также этап окончательной элонгации цепи: +72°C 5 мин.

Таблица 1. Последовательности праймеров для ПЦР-амплификации и секвенирования
Table 1. Primer sequences for PCR amplification and sequencing

Фрагмент гена	Название праймера	Направление	Последовательность праймера (5'–3')	Источник
COI	LoboF1	Прямой	kbtchacaaaycayaargayathgg	Lobo et al., 2013
	LoboR1	Обратный	taaacytcwgggtgwccraaraayca	
18S рДНК	3F	Прямой	gttcgattccggagaggga	Giribet et al., 1996
	9R	Обратный	gatccttcgcaggttcacctac	
	18Sa2.0	Прямой	atgggtgcaaagctgaaac	Whiting et al., 1997
	18Sbi	Обратный	gagtctcgttcgttatcgga	
28S рДНК	C1	Прямой	acccgctgaatttaagcat	Mollaret et al., 1997
	D2	Обратный	tccgtgttcaagacgg	

Продукты амплификации очищали ацетатом аммония и этиловым спиртом. Прямое и обратное секвенирование проводили на приборе ABI PRISM® 3730 DNA (Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA) с использованием набора реагентов ABI PRIS® BigDye Terminator v.3.1. Проверку полученных последовательностей выполняли вручную с помощью редактора выравнивания BioEdit версии 7.2.5 (Hall, 1999). Последовательности были размещены в NCBI GenBank под номерами: OR945731, OR945732 (COI, 636 п.н., для двух особей), OR945736, OR945737 (18S рДНК, 726 п.н., для двух особей), OR947420 (28S рДНК, 1420 п.н., для одной особи).

Филогенетический анализ

Для построения филогенетического дерева из базы данных GenBank были взяты последовательности участков генов I субъединицы цитохромоксидазы митохондриальной ДНК (COI) представителей рода *Lernaea*, а также в качестве внешней группы (Приложение) последовательности *Parabrachiella anisotremi* Castro-Romero et Baeza-Kuroki, 1989; *P. auriculata* Castro-Romero et Baeza-Kuroki, 1987; *P. platensis* Montes, Castro-Romero et Martorelli, 2017; *P. merlucii* Bassett-Smith, 1896; *Ergasilida* sp. Khodami, Mercado-Salas, Tang et Martinez Arbizu, 2019; *Poecilostomatoida* sp., *Lepeophtheirus parviventrus* Wilson, 1905 и *Caligus furcisetifer* Redkar, Rangnekar et Murti, 1949.

Выравнивание набора последовательностей COI выполняли по алгоритму MUSCLE (Edgar, 2004) в пакете программ MEGA11 (Tamura et al., 2021). Затем проводили фильтрацию выравниваний в программе Gblocks с наименее строгими параметрами (Dereeper et al., 2008; Castresana, 2000) и удаление идентичных гаплотипов с помощью сервиса DNACollapser. Построение дерева максимального правдоподобия (Hoang et al., 2017) с предварительным подбором наиболее подходящей модели эволюции по критерию BIC (Kalyaanamoorthy et al., 2017) осуществляли с помощью IQ-Tree web server (Trifinopoulos et al., 2016; Nguyen et al., 2014). Последовательности из GenBank, не отвечающие требованию полного перекрытия с полученными в данном исследовании, были удалены из выравнивания.

Для оценки эволюционной дивергенции последовательности 18S и 28S рДНК *Lernaea* sp. выравнивали по алгоритму MUSCLE (Edgar, 2004) в пакете программ MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Вручную проводили фильтрацию и коллапсирование последовательностей с последующим выявлением нуклеотидных замен. Оценку межвидовой и внутривидовой дивергенции образцов COI мтДНК осуществляли с помощью показателя *p*-дистанции (Nei, Kumar, 2000), рассчитанного в пакете программ MEGA11.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическое описание

Ключевым морфологическим признаком *L. cyprinacea* является наличие хорошо развитых выростов головогруди, с помощью которых копепода фиксируется в теле хозяина (Баер, 1987; Kabata, 1988) (рис. 2).

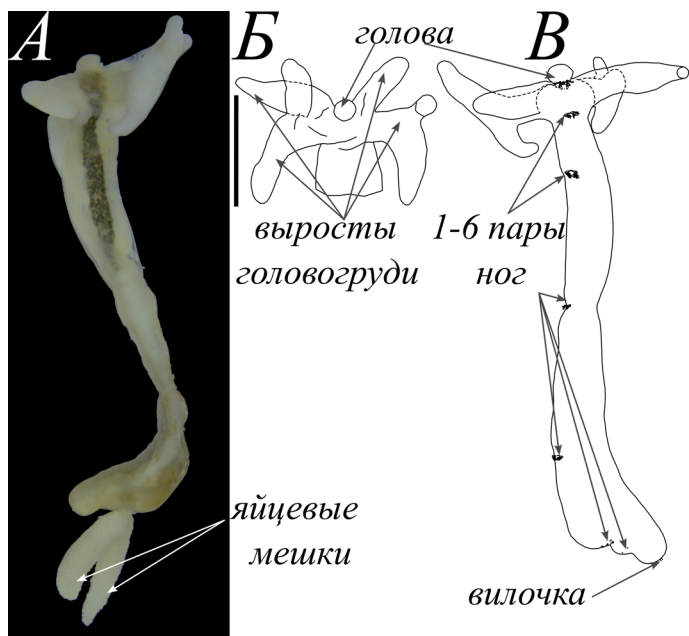


Рисунок 2. Общий вид самки *Lernaea cyprinacea* L., 1758: *A* – Особь, фиксированная в 96% этиловом спирте; *Б* – Головогрудь с прикрепительным аппаратом после обработки молочной кислотой с дорсальной стороны; *В* – Особь после удаления яйцевых мешков и обработки молочной кислотой. Масштабная линейка 2.5 см.

Figure 2. General view of *Lernaea cyprinacea* L., 1758 female: *A* – Female fixed in 96% ethanol; *Б* – Cephalothorax with the attachment apparatus after treatment with lactic acid, dorsum view; *В* – Individual after removal of the egg sacs and treatment with lactic acid. Scale bar 2.5 cm.

Взрослая женская особь *L. cyprinacea* имеет удлиненное трубчатое тело (длиной 13 мм), слегка расширяющееся к заднему концу, и оканчивается вилочкой с двумя каудальными ветвями. Головогрудь включает первый грудной сегмент с первой парой плавательных ног, а также прикрепительный аппарат в виде двух пар вентральных и раздвоенных дорсальных отростков, в центре которых расположена очень маленькая шарообразная голова. Сегментация тела неочевидна, обозначена пятью парами

плавательных ног, половая часть тела и брюшко отделены от тела длинной шеей. Выделяют головогрудь (с ротовыми придатками и первой парой плавательных ног (рис. 3)), грудь (со второй, третьей и четвертой парами плавательных ног) и выпуклое брюшко (с пятой и шестой парами плавательных ног, прегенитальным выступом и отверстиями, а также яйцевыми мешками). Два яйцевых мешка длиной 2.7 мм и шириной посередине 0.5 мм прикреплены к брюшку после пятой пары плавательных ног. Диаметр яиц около 0.1 мм. На спинной стороне груди и брюшка придатков нет.

Антенны и антеннулы расположены на голове антеро-латерально (рис. 3). Антеннула (рис. 3В) длиной 200 мкм состоит из четырех подомеров, из которых второй, третий и четвертый несут по 11, 4 и 6 щетинок, соответственно. Антенна (рис. 3Б) длиной 130 мкм состоит из трех подомеров. Дистальный подомер антенны несет шесть щетинок и вооружен подвижным коготком (20 мкм). Треугольная верхняя и расположенная между максиллами II нижняя губы образуют буккальную полость (рис. 3А). Мандибулы размером 160 мкм состоят из трех подомеров (рис. 3Е). Дистальный подомер вооружен одним крючком (длиной 20 мкм) и тремя близко расположенными шипами (длиной 10 мкм каждый). Максиллы II (рис. 3Г) состоят из двух подомеров и оканчиваются сильным хитинизированным коготком с двумя выростами. Длина максилл II и когтя составляет 80 мкм и 26 мкм соответственно. Максиллипеды (длиной 110 мкм) состоят из двух подомеров (рис. 3Д). Вентральный подомер с внутренней стороны имеет одиночную щетинку длиной 10 мкм. Дистальный подомер несет на конце пять крючков длиной 17–50 мкм.

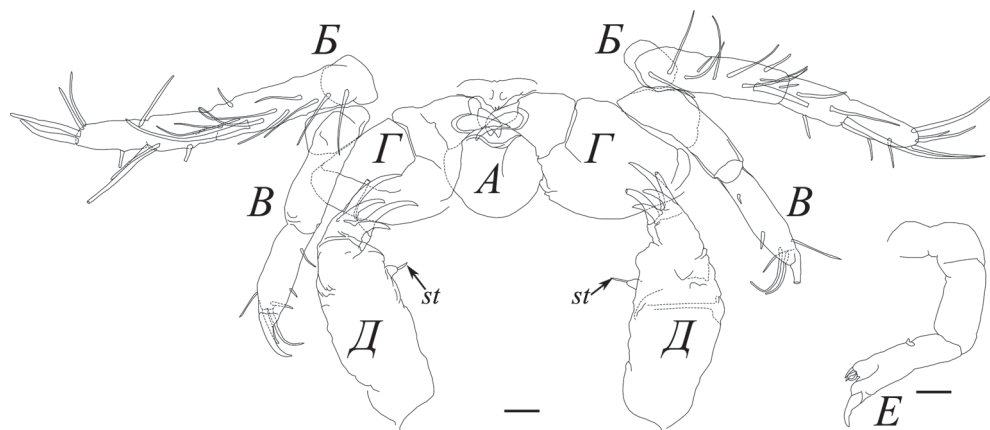


Рисунок 3. Придатки головогруды самки *Lernaea cyprinacea* L., 1758: А – Ротовой аппарат; Б – Антеннула; В – Антенна; Г – Максилла II; Д – Максиллепада со щетинкой (st); Е – Мандибула. Масштабная линейка 20 мкм.

Figure 3. Cephalothorax appendages of female *Lernaea cyprinacea* L., 1758: А – Oral apparatus; Б – Antennule; В – Antenna; Г – Maxilla II; Д – Maxilleped with seta (st); Е – Mandible. Scale bar 20 μ m.

L. cyprinacea имеет шесть пар плавательных ног, две из которых значительно редуцированы (рис. 4А–4Д). Шестая пара ног редуцирована до пары коротких щетинок (рис. 4Е). На медиальной стороне протоподита первой пары ног (рис. 4А) имеется хитиновый крючок, а 2–4-я пары ног несут щетинку. Нередуцированные 1–4-я пары

ног двуветвистые, каждая ветвь состоит из трех члеников, на боковых частях которых имеются оперенные и неоперенные щетинки (рис. 4А–4Г). Ноги пятой пары представлены округлым сегментом с четырьмя щетинками и сопровождаются одной щетинкой, расположенной на теле с латеральной стороны (рис. 4Д).

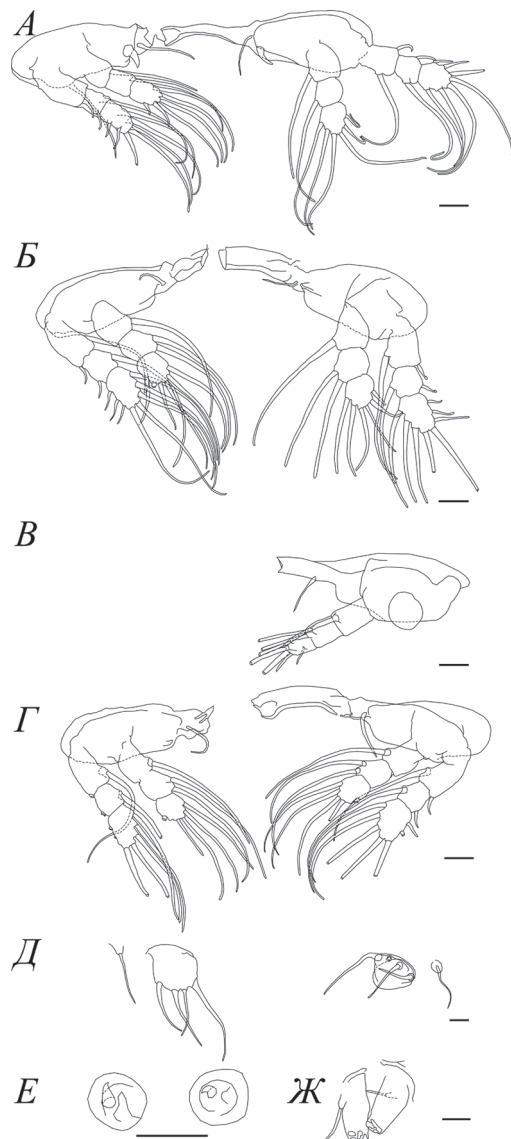


Рисунок 4. 1–6 пары ног и вилочка *Lernaea cyprinacea* L., 1758: А – Первая пара ног; Б – Вторая пара ног; В – Фрагмент ноги третьей пары; Г – Нога четвертой пары; Д – Пятая пара ног; Е – Шестая пара ног; Ж – Вилочка. Масштабная линейка, мкм: А–Д, Ж – 20; Е – 10.

Figure 4. 1–6 pairs of legs and furcal rami of *Lernaea cyprinacea* L., 1758: А – First pair of legs; Б – Second pair of legs; В – Fragment of a leg of the third pair; Г – Leg of the fourth pair; Д – Fifth pair of legs; Е – Sixth pair of legs; Ж – Furcal rami. Scale bar, μm : А–Д, Ж – 20; Е – 10.

Молекулярный анализ

Филогенетическое дерево, построенное методом максимального правдоподобия по COI, позволяет выделить три клады (рис. 5): первая включает неуточненные виды рода *Lernaea* из Канады (бутстреп-поддержка BS = 100%), вторая – две последовательности *L. cyprinacea* из России, полученные авторами (BS = 74%), третья объединяет виды *L. cyprinacea*, *L. cruciata* Lesueur, 1824, *L. ctenopharyngodontis* Yin, 1960 и *L. polymorpha* Yü, 1938, собранные в Китае, Австралии, Австрии, Никарагуа и Египте (BS = 74%).

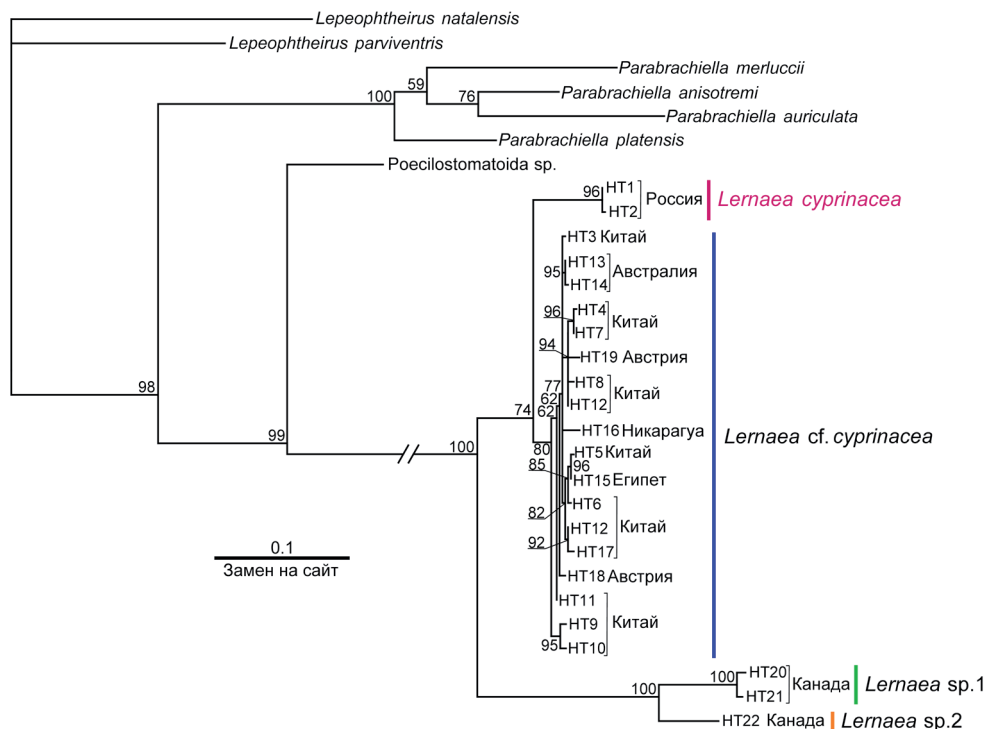


Рисунок 5. Филогенетическое дерево рода *Lernaea* на основе COI, построенное методом максимального правдоподобия. Масштабная линейка показывает процентное расхождение последовательностей отдельных видов, наложенное на длину ветвей. Числа возле узлов – значения поддержки бутстрепа.

Figure 5. Maximum likelihood phylogenetic tree of the genus *Lernaea* based on COI. The scale bar shows the percentage sequence divergence of individual species superimposed on branch lengths. The numbers next to the nodes represent the bootstrap support values.

Исходя из полученного филогенетического дерева и рассчитанной матрицы генетических расстояний по гену COI, принимая за граничное значение для видов р-дистанции более 2% (Hebert et al., 2003), можно предположить наличие четырех видов: *L. cyprinacea* (Россия), *L. cf. cyprinacea* (Австралия, Австрия, Египет, Китай и Никарагуа) и *Lernaea* sp. 1 и *Lernaea* sp. 2 (Канада). Наибольшие межвидовые р-дистанции (18.0–18.3%) наблюдаются с двумя видами *Lernaea* sp. из Канады – 18.0% и 18.3%.

Внутривидовые р-дистанции составили от 0.2 до 1.4% (табл. 2). Наибольшие значения характерны для группы с разнообразным географическим происхождением особей, что дает представление об обычных пределах внутривидовой дивергенции (Hebert et al., 2003).

Таблица 2. Внутри- и межвидовые генетические расстояния COI (р-дистанции, %)
Table 2. Intra- and interspecific genetic distances (p-distances, %)

Предполагаемый вид	Межвидовые р-дистанции			Внутривидовые р-дистанции
	<i>L. cyprinacea</i>	<i>L. cf. cyprinacea</i>	<i>Lernaea</i> sp. 1	
<i>L. cyprinacea</i>				0.2
<i>L. cf. cyprinacea</i>	6.4 ± 0.5			1.4 ± 0.6
<i>Lernaea</i> sp. 1	18.0 ± 0.1	17.3 ± 0.6		0.8
<i>Lernaea</i> sp. 2	18.3 ± 0.1	16.6 ± 0.6	8.9 ± 0.1	–

Подтверждением сложности морфологической идентификации паразитов семейства лернеид выступают отсутствие зависимости р-дистанции от вида, указанного при депонировании последовательности, а также малые значения дистанций между особями, отнесенных к разным видам.

Оценка эволюционной дивергенции

Сравнение последовательностей нуклеотидов 28S рДНК (табл. 3) показало наличие закрепленных в популяции замен: А = >G в позиции 366, которая характерна для всех ранее полученных последовательностей, и А = >С в позиции 643, что может указывать на достаточно давнее расхождение популяций.

Последовательности 18S рДНК не содержат закрепленных в популяции замен (табл. 4), а ряд особей, отнесенных к разным видам, имеет идентичные последовательности, что может указывать как на проблемы морфологической идентификации вида, так и на непригодность гена 18S рДНК для идентификации видов семейства *Lernaea*.

Низкая репрезентативность таксонов лернеид в базе данных GenBank не позволила в данном исследовании провести филогенетический анализ с объединением разных генов (Петров, Владыченская, 2005).

ОБСУЖДЕНИЕ

Интеграционный подход позволил идентифицировать особь как *L. cyprinacea* по морфологическим признакам, однако молекулярно-генетические данные указывают на существование криптического вида на территории Европейского Севера России.

Сильная дифференциация трех групп таксонов на филогенетическом древе по гену COI отражает географическую обособленность особей (с учетом инвазий) (Avisе, Walker, 1999).

Следует учитывать, что отсутствие генетических данных представителей отдельных территорий может привести к существенной недооценке числа основных внутривидовых филогрупп, фактически присутствующих в пределах таксономического вида (Avisе, Walker, 1999).

Генетические р-дистанции, обнаруженных особей, превышают уровень внутривидового различия относительно образцов, собранных на других территориях. Обособленное положение клады *L. cf. cyprinacea*, объединяющей образцы из разных

Таблица 3. Нуклеотидные замены в последовательностях 28S рДНК представителей рода *Lernaea*

Table 3. Nucleotide substitutions in 28S rDNA sequences of individuals of the *Lernaea* genus

Виды	НТ	123	366	438	461	492	523	550	562	579	610	617	620	623	624	633	635	642	643	644
<i>L. cyprinacea</i>	1	T	A	C	G	T	C	T	A	T	T	G	A	T	G	A	G	G	A	C
<i>L. cyprinacea</i> , <i>L. cruciata</i> , <i>L. stenopharyngodontis</i>	2	•	G	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i> , <i>L. polymorpha</i>	3	•	G	•	•	•	T	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i> , <i>L. polymorpha</i>	4	C	G	•	•	•	T	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	5	•	G	T	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	6	•	G	•	A	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	7	•	G	•	•	C	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	8	•	G	•	•	•	•	C	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	9	•	G	•	•	•	•	•	T	•	•	•	•	—	•	•	T	*		
<i>L. cyprinacea</i>	10	•	G	•	•	•	•	•	•	C	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	11	•	G	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	12	•	G	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•	•	•	•	•	C	•
<i>L. cyprinacea</i>	13	•	G	•	•	•	•	•	•	•	—	•	•	•	—	—	—	C	G	T

Примечания. НТ – номер гаплотипа (см. Приложение); «•» – нуклеотид совпадает с нуклеотидом в верхней строке ряда; прочерк – делеция; * – последовательность окончена.

Таблица 4. Нуклеотидные замены в последовательностях 18S рДНК представителей рода *Lernaea*

Table 4. Nucleotide substitutions in 18S rDNA sequences of individuals of the *Lernaea* genus

[illegible]

зоогеографических областей, можно объяснить инвазионными процессами по всему миру, вследствие использования карповых рыб в качестве аквакультуры (Ahnelt et al., 2018). Стоит отметить, что популяция *L. cyprinacea* из бассейна реки Северная Двина не была вовлечена в этот процесс.

Наиболее масштабные работы по интродукции рыб в России осуществлялись в 1960–1980 г. и были направлены на повышение продуктивности малорыбных водоемов Зауралья, Новосибирской области и бывшей Казахской ССР. Рыбопосадочный материал поступал, в том числе, из Восточной Азии (Кудерский, 2001), что привело к инвазии многочисленных таксонов беспозвоночных (Kondakov et al., 2020). Особи из Новосибирской области России и Китая имеют идентичные последовательности 28S рДНК, что может быть связано с зарыблением водоемов области в 1958 г. белым *Aristichthys nobilis* Richardson, 1845 и пестрым *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, 1844 толстолобиками из Китая, способными нести на себе *L. cyprinacea* (Кудерский, 2001). Следует отметить, что генетические данные о двух особях *L. cyprinacea*, собранных с *Carrassius gibelio* L., 1758 из Новосибирской области России, не сопровождаются морфологическим описанием, что ограничивает их применение в целях интегративного подхода.

В настоящее время в реке Северная Двина отмечены интродуцированные виды рыб Каспийского и Балтийского морских бассейнов: белоглазка *Abramis sapo* Pallas, 1814 и обыкновенный жерех *Leuciscus aspius* L., 1758; из реки Печора – пелядь *Coregonus peled* Gmelin, 1789; с неизвестным происхождением – обыкновенный судак *Sander lucioperca* L., 1758 и головешка-ротан *Percottus glenii* Dybowski, 1877. Из них потенциальным хозяином-переносчиком может выступать только пелядь (Скрипченко, Несеренко, 1977; Пугачев, 2004.), в связи с чем вероятность интродукции *L. cyprinacea* в бассейн реки Северная Двина не велика.

Популяции *L. cyprinacea* бассейна Северной Двины адаптированы к холодному климату (Доровских, 2019), в то время как представители *L. cf. cyprinacea*, часто встречающиеся в аквакультуре, имеют значительно более высокие температурные оптимумы для реализации жизненного цикла (Hossain et al., 2018). Полученные результаты свидетельствуют, что процесс видообразования нашел свое отражение, как в изменениях в геноме, так и в физиологических характеристиках *L. cyprinacea*. Восстановить историю распространения *L. cyprinacea* в мире трудно, т.к. существуют затрудняющие факторы (антропогенный поток генов (по причине инвазии с рыбопосадочным материалом) и смешение генофондов аборигенной и пришлой популяций паразитов) и сохраняется недостаточность молекулярных данных о популяциях паразита, населяющих северные территории Евразии.

ВЫВОДЫ

Морфологическое исследование позволило идентифицировать паразита как *L. cyprinacea*. Морфологические признаки этого вида, по сравнению с морфологическими признаками, описанными в публикациях Бауера (1987) и Kabata (1988), особенностей не имели.

Фрагмент гена 18S рДНК, по сравнению с COI мтДНК и 28S рДНК, ввиду его низкой скорости мутации, в меньшей степени подходит для идентификации вида и географического происхождения *L. cyprinacea*.

Сильная дивергенция фрагментов генов COI мтДНК и 28S рДНК *L. cyprinacea* Архангельской области относительно особей того же вида той же зоогеографической области может быть связана с изоляцией, приведшей к формированию криптического вида.

Приложение. Нуклеотидные последовательности, взятые для исследования
Supplement. List of the sequences used in this study

Вид, указанный при депонировании	Номер доступа COI	Гаплотип COI	Номер доступа 18S рДНК	Гаплотип 18S рДНК	Номер доступа 28S рДНК	Гаплотип 28S рДНК	Место обнаружения	Источник
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. cyprinacea</i>	OR945731	1	OR945736	1	OR947420	1	Россия	Наши данные
<i>L. cyprinacea</i>	OR945732	2	OR945737	1			Россия	Наши данные
<i>L. cyprinacea</i>	KM235194	3					Китай	Su et al., 2016
<i>L. polymorpha</i>	MK770191	3	MK734007	2	MK742757	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770192	3	MK734008	2	MK742758	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770193	3	MK734009	2	MK742760	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770194	3	MK734010	2	MK742759	4	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770195	3	MK734011	2	MK742765	4	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770196	3	MK734012	2	MK742761	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770197	3	MK734013	13	MK742762	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770198	3	MK734014	2	MK742763	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770199	3	MK734015	2	MK742766	3	Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>	MK770200	3	MK734016	2	MK742764	4	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	MN982216	4	MN982196	2	MN982204	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	MK770175	4	MK733991	2	MK742741	2	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	MN982217	5	MN982195	6	MN982205	7	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	MK770176	5	MK733992	2	MK742742	7	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	MN982218	6	MN982194	2	MN982206	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	MK770177	6	MK733993	2	MK742743	2	Китай	GenBank
<i>L. stenopharyngodontis</i>	MK770187	6	MK734003	2	MK742753	2	Китай	GenBank

<i>L. stenopharyngodontis</i>	МК770188	6	МК734004	2	МК742754	2	Китай	GenBank
<i>L. stenopharyngodontis</i>	МК770189	6	МК734005	2	МК742755	2	Китай	GenBank
<i>L. stenopharyngodontis</i>	МК770190	6	МК734006	2	МК742756	2	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	МН982219	7	МН982198	2	МН982207	8	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	МК770178	7	МК733994	2	МК742744	8	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	МН982220	8	МН982197	2	МН982208	10	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	МК770179	8	МК733995	2	МК742745	10	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	МН982221	9	МН982193	2	МН982209	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	МН982222	9	МН982192	2	МН982210	6	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	МК770180	9	МК733996	2	МК742746	2	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	МК770181	9	МК733997	2	МК742747	6	Китай	GenBank
<i>L. cruciata</i>	МН982223	10	МН982200	2	МН982211	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cruciata</i>	МН982224	10	МН982202	2	МН982212	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cruciata</i>	МН982225	10	МН982199	3	МН982213	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cruciata</i>	МН982226	11	МН982201	2	МН982214	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cruciata</i>	МН982227	11	МН982203	4	МН982215	2	Китай	Hua et al., 2019
<i>L. cyprinacea</i>	МК770182	11	МК733998	2	МК742748	2	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	МК770183	11	МК733999	2	МК742749	2	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	МК770184	12	МК734000	2	МК742750	2	Китай	GenBank
<i>L. stenopharyngodontis</i>	МК770185	12	МК734001	2	МК742751	2	Китай	GenBank
<i>L. stenopharyngodontis</i>	МК770186	12	МК734002	2	МК742752	2	Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	МТ371895	13	МТ367688	2	МТ371347	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	МТ371896	13			МТ371348	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	МТ371897	13	МТ367689	2	МТ371350	2	Австралия	Zhu et al., 2021

Приложение. Продолжение
Supplement. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. cyprinacea</i>	MT371898	13	MT367692	2	MT371353	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371900	13	MT367694	2	MT371355	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371901	13	MT367695	2	MT371356	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371902	13	MT367696	2	MT371357	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371907	13	MT367702	2	MT371362	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371909	13	MT367705	2	MT371367	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371899	14	MT367693	2	MT371354	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371903	14	MT367697	2	MT371358	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371904	14	MT367698	2	MT371359	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371905	14	MT367699	2	MT371360	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371906	14	MT367701	2	MT371361	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	MT371908	14	MT367704	2	MT371365	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>	OL660670	15					Египет	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	OM541913	16					Никарагуа	Santaacruz et al, 2022
<i>L. cyprinacea</i>	ON943063	17					Китай	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>	PAVEA148-22	18					Австрия	BOLD System
<i>L. cyprinacea</i>	PAVEA149-22	18					Австрия	BOLD System
<i>L. cyprinacea</i>	PAVEA151-22	18					Австрия	BOLD System
<i>L. cyprinacea</i>	PAVEA150-22	19					Австрия	BOLD System
<i>Lernaea</i> sp.	ECTCR010-14*	20					Канада	Young, 2016
<i>Lernaea</i> sp.	ECTCR013-14*	21					Канада	Young, 2016

<i>Lernaea</i> sp.	ECTCR011-14*	22						Канада	Young, 2016
<i>L. cyprinacea</i>			KP23363	2	KP23364	2	Япония	Nagasawa, Torii, 2015	
<i>L. cyprinacea</i>			KM281816	10	KM281817	2	Иран	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			KX258625	2	KX258626	2	Египет	Abu-Elala et al., 2018	
<i>L. cyprinacea</i>			DQ107554	8	DQ107546	3	Китай	Song, 2008	
<i>L. cyprinacea</i>			DQ107555	5	DQ107547	4	Китай	Song, 2008	
<i>L. cyprinacea</i>			DQ107556	7	DQ107548	5	Китай	Song, 2008	
<i>L. cyprinacea</i>			MT367690	2	MT371351	2	Австралия	Zhu et al., 2021	
<i>L. cyprinacea</i>			MT367691	2	MT371352	2	Австралия	Zhu et al., 2021	
<i>L. cyprinacea</i>			MT367703	2	MT371363	2	Австралия	Zhu et al., 2021	
<i>L. cyprinacea</i>			MT367700	2			Австралия	Zhu et al., 2021	
<i>L. cyprinacea</i>			DQ107557	9			Китай	Song, 2008	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336635	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336636	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336637	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336638	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336639	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336640	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336641	2			Китай	GenBank	
<i>L. cyprinacea</i>			MK336642	2			Китай	GenBank	
<i>L. ctenopharyngodontis</i>			MK336643	2			Китай	GenBank	
<i>L. ctenopharyngodontis</i>			MK336644	2			Китай	GenBank	
<i>L. ctenopharyngodontis</i>			MK336645	2			Китай	GenBank	

Приложение. Продолжение

Supplement. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. steporharyngodontis</i>			MK336646	2			Китай	GenBank
<i>L. steporharyngodontis</i>			MK336647	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336648	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336649	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336650	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336651	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336652	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336653	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336654	13			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336655	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336656	2			Китай	GenBank
<i>L. polymorpha</i>			MK336657	2			Китай	GenBank
<i>L. curpinasea</i>			MN198049	2			Аргентина	Waicheim et al., 2019
<i>L. curpinasea</i>			MN198050	11			Аргентина	Waicheim et al., 2019
<i>L. curpinasea</i>			MN198051	11			Аргентина	Waicheim et al., 2019
<i>L. curpinasea</i>			MN198052	11			Аргентина	Waicheim et al., 2019
<i>L. curpinasea</i>			MN198053	12			Аргентина	Waicheim et al., 2019
<i>L. curpinasea</i>			MN198054	11			Аргентина	Waicheim et al., 2019
<i>L. curpinasea</i>					MW423693	2	Россия	Kashinskaya et al., 2021

<i>L. cyprinacea</i>					MW423694	2	Россия	Kashinskaya et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>					KY346866	13	Австралия	McCredden, 2016
<i>L. cyprinacea</i>					KY346867	2	Австралия	McCredden, 2016
<i>L. cyprinacea</i>					KY346868	9	Австралия	McCredden, 2016
<i>L. cyprinacea</i>					KX908211	2	Австралия	Soares et al., 2018
<i>L. cyprinacea</i>					OM827069	11	Индия	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>					OM827070	12	Индия	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>					OM835790	2	Индия	GenBank
<i>L. cyprinacea</i>					MT371364	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>					MT371366	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>L. cyprinacea</i>					MT371349	2	Австралия	Zhu et al., 2021
<i>Parabrachiella anisotremi</i>	KX815890	ВГ					Чили	GenBank
<i>P. auriculata</i>	KX815907	ВГ					Чили	GenBank
<i>P. platensis</i>	KY026084	ВГ					Аргентина	GenBank
<i>P. merluccii</i>	KT208689	ВГ					Северное море	GenBank
<i>Poecilostomatoida</i> sp.	MG314172	ВГ					Канада	GenBank
<i>Lepeophtheirus parviventris</i>	MN242825	ВГ					США	GenBank
<i>L. natalensis</i>	FJ447375	ВГ					Южная Африка	Dippenaar, 2009

Примечания. Отнесение к видам на основании филогенетического дерева максимального правдоподобия:  – *L. cyprinacea*,  – *L. cf. cyprinacea*,  – *Lemaia* sp. 1,  – *Lemaia* sp. 2, ВГ – внешняя группа, * – последовательности получены из базы данных BOLD System.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственного задания FUUW-2022-0039.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауер О.Н. 1987. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. Л., Наука, 3 (2), 583 с.
- Двоеглазова К.С., Шелутко В.А. 2021. Динамика теплового стока реки Северная Двина. Труды Карельского научного центра Российской академии наук 9: 15–25.
- Доровских Г.Н. 2001. *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды. Паразитология 35 (2): 154–158.
- Доровских Г.Н. 2019. Популяции караса *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Cypriniformes: Cyprinidae Bonaparte, 1832) и его паразита рачка *Lernaea cyprinacea* (Linnaeus, 1758) (Copepoda: Lernaeidae, Cobbold, 1879) из озера Длинное в бассейне среднего течения реки Вычегды в 1979–2016 годах. Ч. 3. Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2: Биология. Геология. Химия. Экология, 412: 53–69.
- Кудерский Л.А. 2001. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития. Вопросы рыболовства 2, 1 (5): 6–85.
- Петров Н.Б., Владыченская Н.С. 2005. Филогения группировки линияющих первичноротых животных (Ecdysozoa) по результатам реконструкции на основе последовательностей генов 18 и 28S рРНК. Молекулярная биология 39 (4): 590–601.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Труды ЗИН РАН. СПб., 304, 250 с.
- Скрипченко Э.Г., Несеренко Н.А. 1977. Фауна паразитов пеляди в связи с ее интродукцией в озера южной зоны Западной Сибири. В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и рыбные ресурсы. Лиственичное-на-Байкале, 221–222.
- Abu-Elala N.M., Attia M.M., Abd-Elsalam R.M. 2018. Chitosan-silver nanocomposites in goldfish aquaria: A new perspective in *Lernaea cyprinacea* control. International Journal of Biological Macromolecules 111: 614–622.
- Acosta A.A., Carvalho E.D., Silva R.J. 2012. First record of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda) in a native fish species from a Brazilian river. Neotropical helminthology 7: 7–12.
- Ahnelt H., Konecny R., Gabriel A., Bauer A., Pompei L., Lorenzoni M., Sattmann H. 2018. First report of the parasitic copepod *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) on gobioid fishes (Teleostei: Gobonellidae) in southern Europe. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 419: 34.
- Avise J.C., Walker D. 1999. Species realities and numbers in sexual vertebrates: perspectives from an asexually transmitted genome. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 963: 992–995.
- Castresana J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. Molecular Biology and Evolution 174: 540–52.
- Chakona A., Rennie C., Kadye W.T. 2019. First record of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) on an imperilled endemic anabantid, *Sandelia bainesii* (Teleostei: Anabantidae), from the Eastern Cape province, South Africa. African Journal of Aquatic Science 44 (2): 183–187.
- Dereeper A., Guignon V., Blanc G., Audic S., Buffet S., Chevenet F., Dufayard J.F., Guindon S., Lefort V., Lescot M., Claverie J.M., Gascuel O. 2008. Phylogeny.fr: robust phylogenetic analysis for the non-specialist. Nucleic Acids Research 1 (36): W465–9.
- Dippenaar S. 2009. Estimated molecular phylogenetic relationships of six Siphonostomatoid families (Copepoda) symbiotic on elasmobranchs. Crustaceana 82 (12): 1547–1567.
- Edgar R.C. 2004. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. BMC Bioinformatics 5: 113.

- Fryer G. 1961. Variation and Systematic Problems in a Group of Lernaeid Copepods. *Crustaceana* 2 (4): 275–285.
- Fryer G. 1968. The parasitic copepod *Lernaea cyprinacea* L. in Britain. *Journal of Natural History* 24: 531–533.
- Giribet G., Carranza S., Baguna J., Riutort M., Ribera C. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada+Arthropoda clade. *Molecular Biology and Evolution* 131: 76–84.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Harding J.P. 1950. On some species of *Lernaea* (Crustacea, Copepoda: Parasites of freshwater fish). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 1: 1–27.
- Hebert P.D., Ratnasingham S., deWaard J.R. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 96–99.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. 2017. UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Molecular Biology and Evolution* 352: 518–522.
- Hoole D., Bucke D., Burgess P., Wellby I. 2001. *Diseases of Carp and Other Cyprinid Fishes*. Fishing News Books, 264 p.
- Hossain M.M.M., Ferdoushi J., Rupom A.H. 2018. Biology of anchor worms (*Lernaea cyprinacea*). *Journal of Entomology and Zoology Studies* 6 (1): 910–917.
- Hossain M.M.M., Rahman M.Z., Islam M.A., Alam M.E., Rahman H. 2013. *Lernaea* (anchor worm) investigations. *International journal of animal and fisheries science* 1(1): 12–19.
- Hua C.J., Zhang D., Zou H., Li M., Jakovlić I., Wu S.G., Wang G.T., Li W.X. 2019. Morphology is not a reliable taxonomic tool for the genus *Lernaea*: molecular data and experimental infection reveal that *L. cyprinacea* and *L. cruciata* are conspecific. *Parasites Vectors* 12 (579).
- Kabata Z. 1988. Copepoda and Branchiura. In: Margolis L. and Kabata Z. (eds.). *Guide to the parasites of fishes of Canada. Part II. Crustacea*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 101: 3–127.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B., Wong T., von Haeseler A., Jermin L.S. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods* 14: 587–589.
- Kashinskaya E.N., Simonov E.P., Andree K.B., Vlasenko P.G., Polenogova O.V., Kiriukhin B.A., Solov'yev M.M. 2021. Microbial community structure in a host-parasite system: the case of Prussian carp and its parasitic crustaceans. *Journal of applied microbiology* 1314: 1722–1741.
- Kearn G.C. 2004. *Leeches, lice and lampreys: A natural history of skin and gill parasites of fishes*. Dordrecht, the Netherlands, Springer, 432 p.
- Kondakov A.V., Bepalaya Y.V., Vikhrev I.V., Konopleva E.S., Gofarov M.Y., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. 2020. The Asian pond mussels rapidly colonize Russia: successful invasions of two cryptic species to the Volga and Ob rivers. *Bioinvasions Records* 93: 504–518.
- Lobo J., Costa P.M., Teixeira M.A., Ferreira M.S., Costa M.H., Costa, F.O. 2013. Enhanced primers for amplification of DNA barcodes from a broad range of marine metazoans. *BMC Ecology* 131: 34.
- Mancini M., Rodriguez C., Ortiz M., Salinas V., Tanzola R. 2008. *Leorneosis en peces silvestres y cultivados del centro de Argentina*. *Biología Acuática* 24: 33–41.
- McCredden M. 2016. *Anchors away: The susceptibility and response to infection between native and co-introduced fishes to the alien anchor worm Lernaea cyprinacea*. PhD dissertation. Murdoch University, 115 p.
- Mollaret I., Jamieson B.G., Adlard R.D., Hugall A., Lecointre G., Chombar C., Justine J.L. 1997. Phylogenetic analysis of the Monogenea and their relationships with Digenea and Eucestoda inferred from 28S rDNA sequences. *Molecular and Biochemical Parasitology* 902: 433–438.
- Nagasawa K., Torii R-I. 2015. *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) and *Argulus* sp. (Branchiura: Argulidae) parasitic on freshwater goby *Rhinogobius* sp. TO endemic to Japan. *Biosphere Science* 54: 71–74.
- Nei M., Kumar S. 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford, Oxford University Press, 333 pp.
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q. 2014. IQ-TREE: A Fast and Effective Stochastic Algorithm for Estimating Maximum-Likelihood Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 321: 268–274.
- Pallavi B., Shankar K.M., Abhimani P.B., Ahmed I. 2017. Molecular identification of the fish parasite *Lernaea*. *Indian Journal of Fisheries* 64: 76–82.
- Piasecki W., Goodwin A., Eiras J., Nowak B. 2004. Importance of Copepoda in freshwater Aquaculture. *Zoological Studies* 432: 193–205.
- Sambrook J., Fritsch E. R., Maniatis T. 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* (2nd ed.). Cold Spring Harbor, NY, Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1659 pp.
- Santacruz A., Barluenga M., Pérez-Ponce de León G. 2022. The macroparasite fauna of cichlid fish from Nicaraguan lakes, a model system for understanding host-parasite diversification and speciation. *Scientific reports* 121: 3944.

- Smith S.A. 2019. Fish diseases and medicine. Boca Raton, Florida, CRC Press, 397 pp.
- Soares I.A., Salinas V., Ponti O.D., Mancini M.A., Luque J.L. 2018. First molecular data for *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Cyclopoida) infesting *Odontesthes bonariensis*, a commercially important freshwater fish in Argentina. *Revista brasileira de parasitologia veterinaria* 271: 106–109.
- Song Y., Wang G.T., Yao W.J., Gao Q., Nie P. 2008. Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology research* 1022: 299–306.
- Stavrescu-Bedivan M.M., Popa O.P., Popa L.O. 2014. Infestation of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in two invasive fish species in Romania, *Lepomis gibbosus* and *Pseudorasbora parva*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 414: 12.
- Su Y.B., Wang L.X., Kong S.C., Chen L., Fang R. 2016. Complete mitochondrial genome of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Cyclopoida). *Mitochondrial DNA. Part A, DNA mapping, sequencing, and analysis* 272: 1503–1504.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular biology and evolution* 38 (7): 3022–3027.
- Trifinopoulos J., Nguyen L.T., von Haeseler A., Minh B.Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research* 44 (W1): W232–W235.
- Waicheim M.A., Arbetman M., Rauque C., Viozzi G. 2019. The invasive parasitic copepod *Lernaea cyprinacea*: updated host-list and distribution, molecular identification and infection rates in Patagonia. *Aquatic Invasions* 142: 350–364.
- Welicky R.L., De Swardt J., Gerber R., Netherlands E.C., Smit N.J. 2017. Drought-associated absence of alien invasive anchorworm, *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae), is related to changes in fish health. *International journal for parasitology. Parasites and wildlife* 63: 430–438.
- Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D., Wheeler W.C. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* 461: 1–68.
- Young R. 2016. *Molecular Species Delimitation and Biogeography of Canadian Marine Planktonic Crustaceans*. Ph.D. thesis, University of Guelph, Guelph, ON, 184 pp.
- Zhu X., Barton D., Skye W., Shamsi S. 2021. Morphological and genetic characterisation of the introduced copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus (Cyclopoida: Lernaeidae) occurring in the Murrumbidgee catchment, Australia. *Marine and Freshwater Research* 72: 876–886.

THE FIRST GENETIC DATA ON *LERNAEA CYPRINACEA* LINNAEUS, 1758 FROM THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA (THE PINEGA RIVER)

I. A. Kuznetsova, A. V. Kondakov, T. A. Eliseeva

Keywords: parasitic copepods, Lernaeidae, *Lernaea cyprinacea*, COI, 18S rDNA, 28S rDNA

SUMMARY

Morphological and molecular genetic data about *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758, collected from pike (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) in the European North of Russia (Pinega river) in 2022, were presented. Molecular genetic studies were carried out based on the analysis of COI mtDNA, 18S rDNA and 28S rDNA gene sequences. A significant genetic distance for the COI gene from individuals of the same species collected in other territories (China, Australia, South Africa, Canada, Austria, Argentina, Pakistan, Iran, India, Japan, Romania, Egypt and Western Siberia) was revealed, which indicates the existence of a cryptic species *L. cyprinacea* in the European North of Russia. Analysis of 28S rDNA sequences showed the presence of two substitutions fixed in the population, which may indicate a fairly long-standing divergence of sister species. The 18S rDNA gene fragment is less suitable for identifying *L. cyprinacea* due to low variability compared to the other two gene regions.

УДК 595.771:591.5(470.2)

ГИДРОЛАНДШАФТНЫЙ МЕТОД РАЙОНИРОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ: КОНЦЕПЦИЯ И ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ

© 2024 г. Е. В. Панюкова^{а, *}, В. В. Агасой^б, С. Г. Медведев^{с, **}

^а Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, 167982 Россия

^б Псковский государственный университет,
пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия

^с Зоологический институт РАН,
Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

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

** e-mail: sgmed@mail.ru

Поступила в редакцию 05.04.2024 г.

После доработки 13.04.2024 г.

Принята к публикации 13.04.2024 г.

Приведены описание метода и алгоритм создания карт-схем гидроландшафтов для решения практических задач прогнозирования и контроля численности массовых видов кровососущих насекомых на примере слепней и комаров. Гидроландшафтный метод заключается в районировании регионов по принципу поступления, распределения и сохранения влаги, как наиболее важного компонента экосистем. Метод оценивает влияние недостаточного или избыточного типов увлажнения на жизнедеятельность амфибиотических насекомых. В гидроландшафты объединяются территории, сходные по влагообеспеченности, рельефу, мезоклимату, почвам, растительности и группам кровососущих насекомых. Приведен опыт применения этого метода для различных регионов Северо-Запада России (Новгородской, Ленинградской и Псковской областей, а также Республики Коми). В результате применения гидроландшафтного метода возможно прогнозирование видового состава и относительной численности кровососущих насекомых на труднодоступных территориях, перед их освоением человеком.

Ключевые слова: кровососущие комары, слепни, Culicidae, Tabanidae, ландшафты, гидроландшафты, энтомологическое районирование, классификация, Северо-Запад России (СЗР)

DOI: 10.31857/S0031184724030037: **EDN:** CVLSKF

В настоящее время наиболее актуальна оценка степени изменений видового разнообразия, показателей частоты нападения, встречаемости и обилия видов кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) и слепней (Diptera, Tabanidae) в различных регионах России. Актуальность исследований кровососущих насекомых определяется их медицинским и ветеринарным значением. Они известны как переносчики возбудителей протозойных, бактериальных и арбовирусных заболеваний человека и животных. Широкое распространение и высокая численность кровососущих насекомых на территории Северо-Запада европейской части России (далее – СЗР) позволяют их

рассматривать как один из важных негативных факторов, препятствующих деятельности человека. Практическое значение исследований кровососущих насекомых на хорошо освоенных и измененных человеком территориях наиболее полно отражается в учении Е.Н. Павловского о природной очаговости болезней. О влиянии ландшафта и деятельности человека на локализацию малярийных очагов упоминал в своей работе Беклемишев (1947). Значимость исследований типов ландшафтов возрастает при выявлении новых инфекций, переносимыми кровососущими членистоногими (Kholodilov et al., 2021).

Актуальна оценка воздействия хозяйственной деятельности человека на естественные биогеоценозы. Отметим, что на распространение кровососущих насекомых на современной территории СЗР в первую очередь влияет стихийное лесовозобновление. Этот процесс обусловлен как интенсивной вырубкой лесов, так и вторичным зарастанием бывших в сельскохозяйственном обороте территорий, осушенных болот и брошенных земель на перифериях крупных городов. На больших площадях формируются обширные мелколиственные массивы, представленные ивняковыми и ольшаниковыми кустарниками, а также осиново-ольхово-березовыми лесами. В данных биоценозах кровососущие насекомые находят благоприятные условия для развития и расселения.

Другими негативными факторами, воздействующими на естественную среду, являются увеличение площадей, занятых жильем человека, и возникновение стихийных рекреационных зон. Многочисленные искусственные водоемы на территории населенных пунктов и вблизи от них создают условия для формирования популяций насекомых комплекса гнус. Вследствие нарушения естественных биоценозов обитания кровососущих насекомых человеком в процессе его хозяйственной деятельности (строительства дорог, мелиорации земель и т.д.) фауна кровососущих комаров и слепней в населенных пунктах и на прилегающих к ним территориях обеднена по видовому составу, но представлена широко распространенными видами, достигающими наиболее высокой численности. Этот стихийный процесс расселения двукрылых насекомых на вновь заселяемых ими территориях может быть контролируемым и прогнозируемым, если учитывать водные и ландшафтные условия. Дальнейшее совершенствование методов прогнозирования изменений видового состава и колебаний численности популяций кровососущих комаров и слепней актуально также для малоизученных и труднодоступных территорий, которые остаются до настоящего времени малонаселенными.

Первый опыт районирования территории с учетом тех условий внешней среды, которые наиболее важны для распространения комаров, был выполнен на примере Новгородской области (Медведев, Панюкова, 2005). Эту работу высоко оценили для развития нового географического направления – ландшафтной энтомологии (Тютюнник, 2009). Ландшафтная энтомология характеризуется как комплексное направление зоологической науки, формирующееся на границе зоогеографии, ландшафтоведения и энтомологии, оно относится к ландшафтной экологии, или экологии ландшафта (Исаченко, 2006). Метод типологического районирования также относится к более широкой области энтомологии, изучающей жизнедеятельность насекомых в различных ландшафтных условиях, – экологической энтомологии, или экологии насекомых (Яхонтов, 1964; Ярошенко, 1997).

Цель настоящей публикации состоит в развитии гидроландшафтного метода районирования с учетом особенностей распространения кровососущих комаров (Culicidae)

и слепней (Tabanidae). Из всего многообразия физико-географических условий наиболее существенным для характеристики регионов оказались те, которые определяют степень обводненности территории в зональном аспекте. Зональные закономерности универсальны для ландшафтной сферы, они проявляются в ней повсеместно, в любом географическом компоненте и в любом ландшафте (Исаченко, 1991). Идея объединения ландшафтов в более крупные выделы впервые возникла при составлении карт распространения видов кровососущих комаров для территории Новгородской области по имеющимся точкам сборов. Была замечена концентрация находок отдельных группировок видов в сходных условиях в разных частях области, обладающих сходными или уникальными природными условиями. С учетом того, что водная среда имеет большое значение для кровососущих комаров, ранее Новгородская область была подразделена на шесть физико-географических выделов, которые получили наименование гидроландшафтов (далее ГИЛ) (Медведев, Панюкова, 2005). Данный термин оказался наиболее удачным и применялся в дальнейших исследованиях на территории СЗР (Медведев, Айбулатов, 2012; Агасой и др., 2019; Панюкова, Канев, 2023). В данной работе рассмотрены понятия видов-эдификаторов и индикаторов ГИЛ, а также типовой станции. Уточнен метод типологического выделения и наименования ГИЛ для нескольких Регионов СЗР – территории Псковской (далее ПО), Ленинградской (далее ЛО) и овгородской (далее НО) областей, а также Республики Коми (далее РК). Районирование прочих областей Северо-Западного федерального округа РФ (Калининградская, Вологодская, Архангельская и Мурманская области, а также Республика Карелия и Ненецкий автономный округ) будут рассмотрены в дальнейшем.

ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ СЛЕПНЕЙ И КОМАРОВ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В физико-географическом отношении СЗР не представляет собой целостного природного региона. СЗР занимает северо-восточную часть Восточной Европы и характеризуется преобладанием равнинного рельефа. Большая часть территории СЗР расположена в пределах Восточно-Европейской равнины и занимает также часть Фенноскандии. Восточная граница изучаемого региона примыкает к Уральским горам. Усилиями многих исследователей была получена обширная и разнообразная информация о таксономическом составе, строении, распространении и экологии различных видов кровососущих насекомых, включая представителей фауны СЗР.

История исследований насекомых комплекса гнуса на территории СЗР была рассмотрена подробно ранее (Медведев и др., 2007; Медведев, 2011). Сведения о распространении, биотопической и сезонной приуроченности насекомых комплекса гнуса на территории СЗР содержатся в 700 научных публикациях, опубликованных в период с середины XIX века по настоящее время. Список публикаций приведен на сайте «Кронaros» (полная библиография представлена в форме поисковой системы http://www.zin.ru/projects/kronaros/kronaros_ref.asp). Большая часть из этих публикаций по двукрылым насекомым комплекса гнуса СЗР принадлежит отечественным авторам. Исследования фауны, распространения, экологии и методов борьбы с комарами в отдельности и как с компонентом комплекса гнуса, велись многими отечественными исследователями, начиная с 1824 г. по настоящее время. Первые обзорные статьи по комарам Севера, включая Северо-Западный регион, были опубликованы уже в конце 40-х (Румш, 1948) и позднее в 60-х (Сазонова, 1959) и 80-х годах (Шарков и др.,

1984) XX века. Первые исследования фауны слепней на территории Северо-Западного региона были проведены также в начале прошлого века. Первое обобщение было сделано Олсуфьевым (1937), подготовившим очередной том в серии «Фауна СССР».

Имеются значительные трудности в сопоставлении современных данных о частоте встречаемости, численности, сезонной и биотопической приуроченности видов кровососущих двукрылых насекомых с материалами, полученными ранее. В многочисленных публикациях многие данные привязаны к административным территориям, без указания пунктов находок кровососущих двукрылых насекомых. Кроме того, значительная часть материалов полевых журналов и коллекций, собранных в XX веке, утрачены из-за отсутствия преемственности исследований.

Начиная с 2000-х годов, появились более совершенные формы хранения информации и стандартизации данных полевых исследований в России (Медведев, Лобанов, 1999; Медведев и др., 2004; Панюкова и др., 2014). С помощью базы данных по кровососущим насекомым могут быть проведены следующие процедуры.

1) Работа как с уже обобщенными данными литературных источников, так и с необобщенными данными с сохранением специфических особенностей информации каждого типа (например, атрибутов библиографической информации и т.д.). Необобщенные или единичные данные – это сведения материалов коллекционных фондов: данные этикеток, учетных карточек, журналов записей и дневников полевых сборов.

2) Хранение информации первичных источников в оригинальном виде, т.е. как они были приведены в первоисточнике. Данное обстоятельство представляет существенное требование к базе данных. Если на коллекционной этикетке отсутствуют ясные и четкие указания на место проведения сбора, могут возникнуть различные трактовки географического распространения того или иного вида. И исследователь будет вынужден обращаться к первоисточнику при каждой ревизии данных.

3) Поэтапная детализация научного материала включает сортировку информации по времени и месту ее получения. Большое значение имеют количественные данные, которые также могут быть детализированы.

Особенности фауны насекомых комплекса гнуса на территории Северо-Запада европейской части России

Фауна кровососущих двукрылых насекомых представлена 226 видами кровососущих комаров (Culicidae), мокрецов (Ceratopogonidae), мошек (Simuliidae) и слепней (Tabanidae), объединяемых в комплекс гнуса. Так, фауна кровососущих комаров сем. Culicidae СЗР состоит из 41 вида из 10 подродов пяти родов двух подсемейств. Мошки сем. Simuliidae представлены 110 видами 23 родов, относящихся к шести трибам из двух подсемейств, кровососущие мокрецы рода *Culicoides* (Ceratopogonidae) включают 31 вид, слепни сем. Tabanidae представлены 44 видами семи родов из двух подсемейств. Количество видов комаров фауны СЗР составляет около 40% от числа видов в фауне России, мокрецов – 38%, слепней – 35%, мошек – 30%. В фауне Северо-Запада России наибольшее число видов (8), приходящихся в среднем на один род, отмечается у комаров, несколько меньше их у мошек (5) и слепней (6) (Медведев и др., 2007).

Достаточно слабая физико-географическая дифференцированность изучаемого региона при преобладании в целом бореального климата способствует распространению здесь экологически пластичных видов с широкими ареалами. По количеству

подтипов ареалов преобладают транспалеарктические (16 подтипов) и голарктические (15 подтипов) ареалы. Меньшее число подтипов отмечается у западно-центральнопалеарктических (9) и западнопалеарктических (7) типов ареалов. В фауне СЗР виды кровососущих двукрылых насекомых, ареалы которых охватывают территории на севере до зоны тундры, составляют около 13%, до зоны тайги – 60%, прочие – 27% (Медведев, 2009).

Особенности биологии комаров и слепней и факторы, влияющие на их распространение

Разные таксоны: кровососущие комары, слепни, мошки и мокрецы, объединяемые в комплекс гнуса, во многом сходны по образу жизни. После вылета (окрыления) имаго происходят следующие процессы и события: поиск полового партнера и спаривание, углеводное питание, поиск самками теплокровного прокормителя и питание на нем, развитие яиц по типу гонотрофической гармонии, поиск места яйцекладки и акт откладки яиц.

Личинки и куколки слепней развиваются в полуводной среде в грунте берегов водоемов, в поверхностных слоях болот, во влажной почве лугов. Личинки слепней, развивающиеся в почве у уреза воды, дышат атмосферным воздухом. Личинки и куколки кровососущих комаров ведут подвижный образ жизни в водной среде, но дышат они преимущественно атмосферным воздухом.

В умеренном климате на территории СЗР различные виды кровососущих комаров имеют от одного до трех поколений, слепни – не более одного. Взрослые комары в условиях СЗР предпочитают время суток с наименьшей освещенностью. Наиболее термофильными являются имаго слепней, но в то же время они чувствительны к недостатку влаги. Ввиду этого их сезонный ритм характеризуется тем, что вылет происходит в наиболее теплые месяцы года, а суточный ритм – тем, что максимальное число нападений происходит в наиболее теплое время суток. Кровососущие комары и слепни в массе своей являются полифагами. Самки питаются кровью преимущественно на млекопитающих или птицах (ряд видов комаров может питаться на рептилиях и амфибиях). Первая кладка яиц может быть автогенной, без предварительного питания кровью, но все последующие яйцекладки имеют характер классического гонотрофического цикла.

Самки разлетаются от мест выплода на расстояние от нескольких сот метров до нескольких километров. Но отмечены перелеты отдельных видов комаров по ветру на 5–20 км. Слепни, обладающие наиболее крупными размерами тела среди других насекомых комплекса гнуса, способны перелетать на большие расстояния от мест выплода для поиска и активного преследования прокормителей (Гуцевич и др., 1970; Олсуфьев, 1977).

Согласно имеющимся данным, на территории СЗР к наиболее массовым видам кровососущих комаров относятся *Aedes (Ochlerotatus) communis* (De Geer, 1776), *A. (O.) cantans* (Mg. 1818) и *A. (O.) punctor* (Kirby, 1837). К обычным видам можно отнести *Aedes (Aedes) cinereus* Mg., 1818, *A. (O.) cataphylla* Dyar, 1916, *A. (O.) dianthaeus* Howard Dyar et Knab, 1913, *A. (O.) excrucians* (Walker, 1856), *A. (O.) intrudens* Dyar, 1919, *A. (O.) leucomelas* (Mg., 1814), *A. (O.) pullatus* (Coquillett, 1904), *Coquillettidia richiardii* (Ficalbi, 1889) и *Culex pipiens* L., 1758.

В фауне СЗР наиболее часто встречаются 12 видов кровососущих слепней: *Chrysops c. caecutiens* (L., 1758), *Ch. viduatus* F., 1794, *Ch. relictus* Mg., 1820, *Haematopota p. pluvialis* (L., 1758), *Hybomitra tarandina* (L., 1758), *H. m. montana* (Mg., 1820), *H. l. lundbecki* (Lyneborg, 1959), *H. arpadi* (Szilády, 1923), *H. muehlfieldi* (Brauer, 1880), *H. bimaculata* (Macquart, 1826), *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971), *Tabanus b. bromius* L., 1761 и *T. maculicornis* Zetterstedt, 1842.

Виды комаров могут тяготеть к открытым или закрытым стациям, могут быть представлены в обеих стациях или могут обитать в переходных стациях (например, в зарослях кустарников). Эти же стациальные особенности характерны и для слепней. Способность к большим пространственным перемещениям позволяет самкам комаров и слепней совершать значительный разлет, что затрудняет изучение биотопической приуроченности имаго, особенно в местностях с мозаичным ландшафтно-биотопическим строением.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы сбора кровососущих слепней

На территории ПО сбор материала был выполнен В.В. Агасой с 2011 по 2020 г., сборы проведены с третьей декады мая по третью декаду августа. Имаго собирали 20-минутным отловом вокруг себя с помощью энтомологического сачка или снимали с прогретой солнцем поверхности легкового автомобиля. Видовую принадлежность слепней устанавливали по определительным ключам монографий Олсуфьева (1977) и Хвалы с соавторами (Chvála et al., 1972), а также сверяли с экземплярами Фондовой коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН). Всего за период исследований было отловлено и определено до вида 25160 имаго слепней, 1093 экз. личинок и 37 куколок. В основу разделения видов слепней по степени их обилия были взяты показатели индекса доминирования, которые были предложены Скуфьиным (1973). Согласно этому индексу, при сборах от 10000 и более особей к массовым относятся виды, число особей которых в сборах превышает 8%, к многочисленным видам – от 2 до 8%, к малочисленным – от 0.5 до 2%, к редким – от 0.1 до 0.5% и к единичным – менее 0.1%.

Методы сбора кровососущих комаров

Данные собственных исследований получены на территориях НО, ЛО и РК. Обработанные данные включают около 60 000 экз. кровососущих комаров (личинок и имаго), из них 20 093 экз. с территории РК, 17166 экз. – ЛО, 21482 экз. – НО. Идентификацию видов комаров осуществляли с помощью определителей (Гуцевич, Дубицкий, 1981; Becker et al., 2003, 2010). Дополнительно были проанализированы литературные источники и коллекционные материалы ЗИН РАН, собранные за период с 1960 г. по 2023 г. Для оценки обилия имаго комаров нами использовано соотношение числа встреченных особей. Принята следующая шкала: более 10% – массовые виды, 5–10% многочисленные, 2.1–5% обычные, 1–2% редкие, менее 1% – единичные (Панюкова, Остроушко, 2017).

Относительное обилие видов комаров оценивали различными методами. Учет осуществляли по числу самок, напавших на человека за 20-минутную экспозицию на предплечье левой руки учетчика (Гуцевич и др., 1970). Питающуюся самку комара накрывали пробиркой объемом 5 мл с 70% спиртом, что позволяло избежать повреждений материала сборов. При высокой частоте нападений комаров отмечали время, затраченное на отлов 10 имаго кровососущих комаров в пересчете на 20-минутный учет. Также для сборов использовали экстаустер. Принцип работы был тот же, что и при сборе с помощью пробирки, заполненной спиртом. Отмечали время, в течение которого напало 10 имаго самок комаров на предплечье левой руки учетчика, затем рассчитывали число напавших имаго за 20 мин для сопоставления этих данных с данными отловов методом А.В. Гуцевича.

Координаты точек сбора определяли по GPS-навигатору для ненаселенных районов или осуществляли «привязку» точки сбора к ближайшему населенному пункту.

Методы статистической обработки материала

Выполнен анализ распределения по ГИЛ видов кровососущих комаров и слепней с расчетом экологических коэффициентов сходства. Были использованы индекс Шеннона (H'), коэффициенты Жаккара (K_j) и Вайнштейна (K). Для статистического анализа применяли программу PAST версии 4.04.

Индекс Шеннона характеризует разнообразие и выравненность сообщества. Его значение тем выше, чем больше в сообществе видов. Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона применяли параметрический критерий Стьюдента (t).

Анализ фаунистической общности видового состава слепней и комаров исследованных территорий проводили с использованием коэффициента Жаккара. Коэффициент рассчитывали с использованием качественных данных по формуле:

$$K_j = \frac{c}{(a + b - c)}$$

где c – число видов, общее для двух сравниваемых группировок; a – число видов в первой группировке; b – то же, во второй. Чем ближе значение коэффициента к 1, тем выше фаунистическое сходство сравниваемых территорий (Песенко, 1982).

Для оценки комбинированного сходства двух ГИЛ по обилию и видовому составу комаров и слепней применяли коэффициент биоценологического сходства Вайнштейна. Расчет коэффициента проводили по формуле:

$$K = \frac{K_n \times K_j}{100}$$

где K_n – коэффициент общности удельного обилия, K_j – коэффициент фаунистического сходства Жаккара.

Чем ближе значение коэффициента к 1, тем большим биоценологическим сходством обладают сравниваемые территории (Вайнштейн, 1967). При расчете коэффициента общности удельного обилия (K_n) использовали сумму минимальных значений удельных обилий каждого из видов:

$$K_n = \frac{\sum C_{\min} \times 100}{a + b - \sum C_{\min}}$$

где c – меньший (из двух) показатель обилия каждого вида, a – суммарное обилие всех видов в одной группировке, b – то же, в другой группировке (Наумов, 1963; Чернов, 1975).

Таким образом, удельное обилие каждого вида в каждом биоценозе – это процент числа особей данного вида от общего числа видов в биоценозе. В двух сравниваемых биоценозах удельные обилия общих видов в этих биоценозах сравниваются, отбираются меньшие величины для каждого вида и суммируются (Чернов, 1975).

Картографические материалы (карты-схемы ГИЛ) выполнены методом наложения карт (Лурье, 2004) и соотнесением их с результатами статистической обработки сборов слепней и комаров. Проведена стандартизация названий ГИЛ для всех рассматриваемых в статье регионов (ЛО, НО, ПО, РК). Графическое оформление гидроландшафтных карт-схем выполнено в программе Quantum GIS 3.34.

В данном разделе излагается методика выделения и наименования ГИЛ, а также определения других терминов и понятий, согласно задачам данного энтомологического районирования.

Определение понятия и критерии выделения гидроландшафтов

Численность и видовой состав насекомых природно-территориального комплекса (далее ПТК) определяются климатическими, ландшафтно-гидрологическими и биологическими условиями. ПТК со сходными условиями накопления и распределения влаги, обусловленными рельефом и рядом других условий среды, обозначается нами термином «гидроландшафт». Это понятие актуально для оценки условий среды на определенной территории, которые необходимы для устойчивого воспроизведения популяций массовых видов комаров и слепней. Для отнесения территории к определенному типу ГИЛ в целом необходимо учитывать сходные: 1) источники и места накопления воды, 2) рельеф и местный климат, 3) способы удаления влаги с территорий.

На первом этапе необходимо получить количественные данные о массовых и единично встречающихся видах слепней и комаров, а на основе данных о преобладающем типе растительного сообщества выделить типовые станции. Эта информация позволит установить виды-эдификаторы и виды-индикаторы. Виды-индикаторы ГИЛ наиболее чувствительны к определенным сочетаниям условий среды. Среди индикаторов выделяют группы редких и единично встречающихся видов. Виды-эдификаторы менее чувствительны к сочетаниям условий среды обитания, они относятся к категории массовых и многочисленных видов. Большинство эдификаторов относятся к экологически пластичным видам.

Цель гидроландшафтного районирования состоит в том, чтобы на основе главных экологических критериев разделить разнообразные территории по типам, объединенным общими характеристиками, влияющими на развитие, распространение и численность популяций определенной группы или групп организмов. Типологическое районирование (Арманд, 1975) имеет важное практическое значение как основа мониторинга для выявления степени устойчивости экосистем в условиях меняющихся климатических и антропогенных факторов. Кроме того, для труднодоступных районов по типу территории можно прогнозировать особенности распространения насекомых тех видов, которые имеют медицинское значение. При этом антропогенная нагрузка существенно влияет на изменение в видовом составе и распространение кровососущих насекомых, в первую очередь, на состав доминирующих видов.

Выделение ГИЛ основано не на формальном указании площади временных водоемов, рек, озер, болот, где происходит развитие кровососущих насекомых, а на комплексном взаимодействии рельефа, климата и водных ресурсов территорий. Видовой состав и численность отдельных видов меняются в зависимости от особенностей поступления, распределения, задержания и удаления влаги с территорий. Удаление влаги определяется особенностями подстилающей поверхности, которая принимает атмосферные осадки, т.е. определяется характером рельефа, наличием влагоудерживающих грунтов и типами растительных сообществ. Кроме того, необходимо учитывать, имеются ли на территории крупные водные объекты, которые обеспечивают как накопление влаги в болотах и озерах, так и ее удаление посредством крупных рек с разветвленной системой притоков.

При объединении локальных ландшафтов в ГИЛ необходимо использовать метод наложения классических карт или информационных слоев ГИС. В настоящее время данный подход к изучению биоценозов может получить существенное развитие в связи с оцифровкой картографических материалов и широким применением методов космического зондирования для оценки территорий.

Принцип составления названий гидроландшафтов

Замечено, что одни и те же типы ГИЛ повторяются в пределах СЗР и на прилегающих территориях. Так, например, наиболее характерный для территорий с густой речной сетью, низменно-междуречно-болотный ГИЛ, имеется на территории НО и РК. В ПО он был назван равнинно-междуречным типом ГИЛ (Агасой и др., 2019).

Для того чтобы исключить неоднородность в использовании названий ГИЛ, в данной работе предлагается способ их стандартизации. В наименовании ГИЛ наиболее значимый для жизнедеятельности организмов водный объект, который определяет его жизнеспособность в конкретных условиях, ставится на последнее место, а наименее значимый элемент ГИЛ – на первое. Первое слово обозначает преобладающий тип рельефа (горный, предгорный, грядовый, равнинный и низменный), второе слово – распределение (водораздельный, пойменный, зандровый, приморский), а третье слово – накопление (речной, озерный, болотный) влаги на территории ГИЛ. Составление названий из трех элементов наиболее целесообразно, так как раскрывает полноту ландшафтно-водных условий. В частности, так наиболее полно может быть отражено многообразие условий ГИЛ – рельеф местности, характер накопления и стока влаги. Составление названий из нескольких слов связано с тем, что имеются значительные различия в комбинациях условий ГИЛ, поэтому могут быть составлены и другие названия для разных территорий, основанные на этом принципе.

ОПЫТ РАЙОНИРОВАНИЯ ТЕРРИТОРИЙ СЗР

Для оценки неоднородности поверхности Земли и при учете влияния на ландшафты деятельности человека выбраны следующие критерии для выделения ГИЛ: источники и места накопления воды, рельеф, местный климат и характер движения воды по самой территории и ухода с нее влаги. Таким образом, основным экологическим фактором распространения насекомых комплекса гнуса является наличие водной среды. Общегеографические и биологические закономерности, используемые для выделения ГИЛ, позволили применить этот метод для построения гидроландшафтных карт для регионов: НО, ЛО, ПО (Медведев, Панюкова, 2005; Медведев, Айбулатов 2012, Агасой и др., 2019). На примере Тиманского края и Уральских гор РК было доказано, что данный метод можно использовать не только для равнинных, но и для горных ландшафтов (Панюкова, Канев, 2023).

Ниже описаны 14 типов ГИЛ четырех категорий: горные, возвышенные, равнинные и низменные. Представлены гидрологические характеристики ГИЛ, указаны типы водного питания территорий, характер грунтов, почв и растительности с выделенными типовыми растительными стадиями и видами кровососущих насекомых, относящимися к эдификаторам и индикаторам ГИЛ. Приведены примеры изученных территорий в пределах СЗР. Карты-схемы регионов с гидроландшафтным районированием представлены на иллюстрациях к статье (рис. 1 и 2).

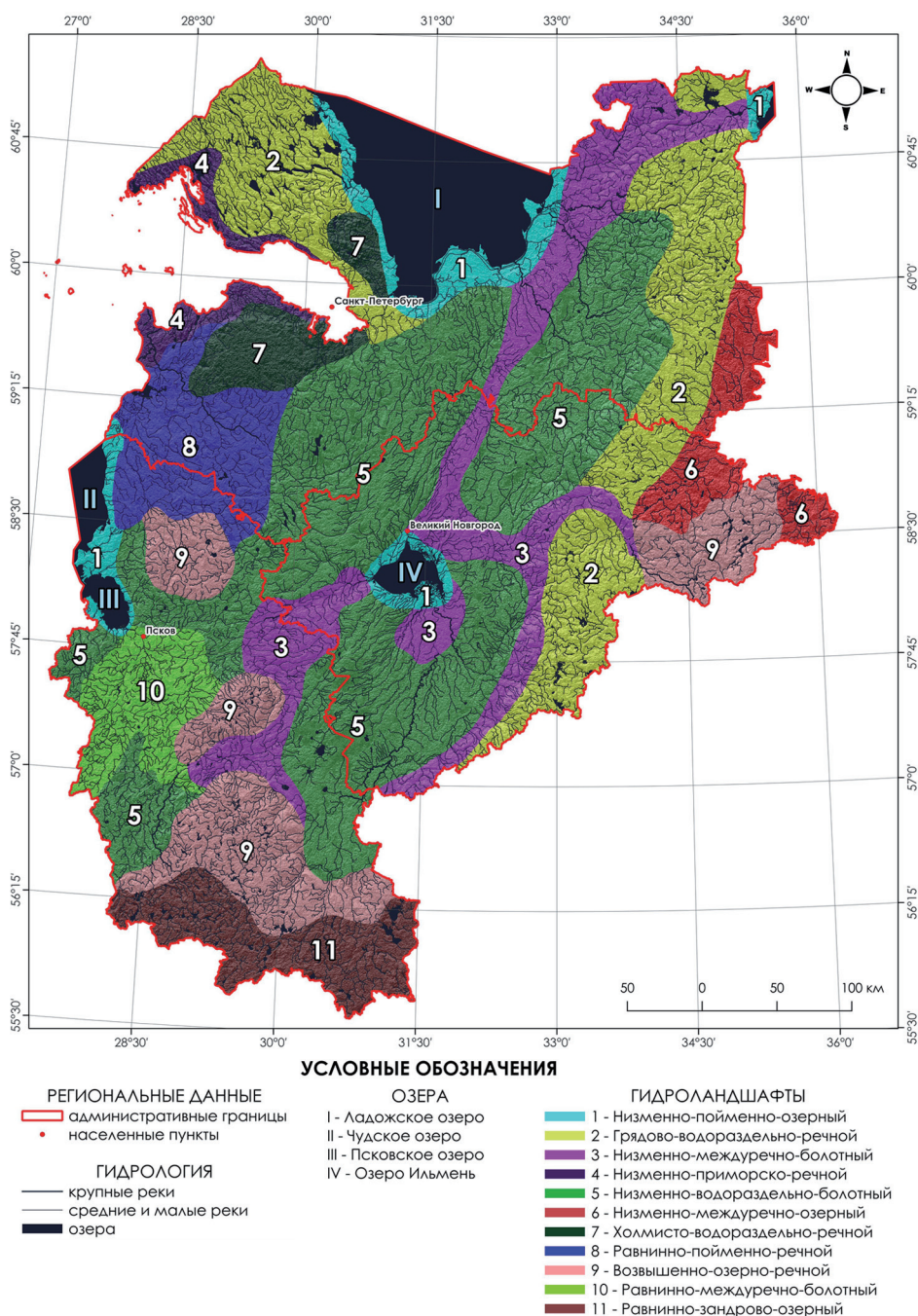


Рисунок 1. Карта-схема гидроландшафтного районирования территории Ленинградской, Псковской и Новгородской областей.

Figure 1. Scheme map of hydrolandscape zoning of the territory of the Leningrad, Pskov and Novgorod regions.

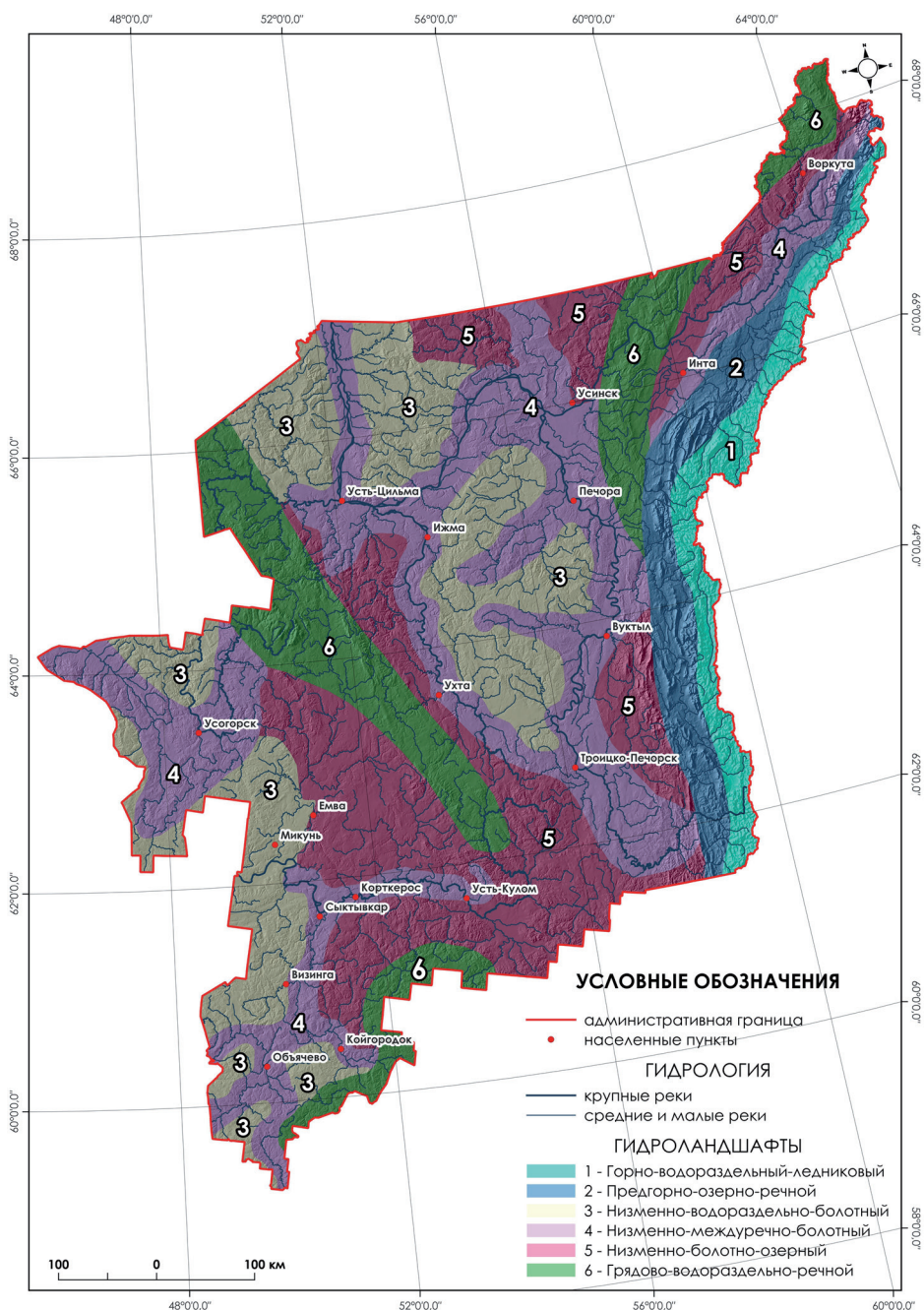


Рисунок 2. Карта-схема гидrolандшафтного райнирования территории Республики Коми.

Figure 2. Scheme map of hydrolandscape zoning of the territory of the Komi Republic

Предгорно-озерно-речные

Относятся к группе горных ГИЛ. Водные объекты, с которыми связаны амфибиотические насекомые, – реки и озера. Тип водного питания рек – смешанный (атмосферные осадки и грунтовые воды). Естественный дренаж территории средний, так как на возвышенных участках сток интенсивный, а в низинах дренаж слабый. Растительность представлена хвойными лесами (еловыми с большим участием пихты сибирской, сосны кедровой), кроме того есть относительно большие массивы болот в предгорных понижениях. Типовые станции – сосновые леса и низинные болота. Виды-эдификаторы гидроландшафта комары *Aedes communis* и *A. punctor*. Вид-индикатор комар *A. riparius* Dyar et Knab, 1907. Примеры территорий: Возвышенность Высокая Парма, Возвышенность Ыджидпарма (РК).

Горно-водораздельно-ледниковые

Характеризуются горным рельефом с хорошо выраженным естественным дренажем на горных участках, средним и слабым дренажем в межгорных понижениях, где формируются болота низинного и переходного типов. Водные объекты – горные реки и озера. Преобладающим типом водного питания данных территорий служат атмосферные осадки, грунтовые воды и ледники. Наибольшее количество осадков в виде дождя и снега выпадает на наветренных склонах. Типовая станция зависит от высоты местности. Эдификаторы в лесном поясе гор комары *A. cataphylla* и *A. intrudens*, индикатор – *A. (O.) hexodontus* Dyar, 1916. Отметим, что это наименее благоприятный для развития кровососущих комаров и слепней гидроландшафт. Примеры территорий: Северный, Приполярный и Полярный Урал (РК).

Грядово-водораздельно-речные

Относятся к группе возвышенных ГИЛ. Рельеф территории грядово-возвышенный. Дренаж хорошо выражен, грунты в основном водоупорные, что способствует интенсивному стоку. Реки полноводны с различными типами питания. Почвы разнообразные, на них произрастают леса различного состава, преимущественно еловые. В лесных фитоценозах характерно присутствие лиственницы сибирской. Типовая станция – еловый лес. Виды-эдификаторы: комары *A. communis* повсеместно, *Culex ripiens* на освоенных территориях и *A. leucomelas* на малоосвоенных участках ГИЛ. Вид-индикатор: *A. pullatus*. Примеры территорий: Валдайская возвышенность (НО), Косминский Камень, Четласский Камень, Тиманский Кряж, Гряда Чернышева, Северные Увалы (РК).

Холмисто-водораздельно-речные

Рельеф холмистый, речная сеть развита слабо. В гидрологическом режиме территории важную роль играют болота и паводковые разливы рек. Водное питание территории атмосферное и грунтовое. Почвы длительное время переувлажнены. Территория ГИЛ хорошо освоена человеком, преобладают хвойно-лиственные леса. Типовая станция – смешанные леса. Виды-эдификаторы: слепни *Hybomitra arpadi*, *H. bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi* и *H. nitidifrons confiformis*. Вид-индикатор: слепень *H. auripila* (Mg, 1820). Примеры территорий: отроги возвышенности Хаанья (ПО), Лемболовская, Ижорская и Колтушская возвышенности (ЛО).

Возвышенно-озерно-речные

Преобладает возвышенный рельеф. Основным источником водного питания рек и озер служат атмосферные осадки. Естественный дренаж преимущественно умеренный и недостаточный на слабонаклонных равнинах. Увлажнение характеризуется как

нормальное, кратковременно-избыточное, а в межхолмных понижениях – постоянно-избыточное. Типовой стацией являются массивы сосновых лесов. Виды-эдификаторы: комары *Aedes cantans*, *A. dianiaus* и *A. pullatus*, слепни *Haematopota subcylindrica* Pandelle, 1883, *H. p. pluvialis* L., 1758. Виды-индикаторы: *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906), *Aedes cyprus* (O.) Ludlow, 1920 (Edwards, 1921). Примеры территорий: восточные отроги Валдайской возвышенности (НО), Судомская и Бежаницкая возвышенности (ПО).

Равнинно-пойменно-речные

Относятся к группе равнинных ГИЛ. Рельеф представляет сложное сочетание волнистой или пологоволнистой моренной равнины с камовыми всхолмлениями. Водное питание территории атмосферное и грунтовое. Грунтовые воды связаны с верхними опесчаненными горизонтами. Здесь располагаются сравнительно крупные остаточные мелководные водоемы и небольшие озера среди болотных массивов и в межкамовых котловинах. В поймах рек откладывается супесчаный и песчаный аллювий. Обширные междуречные пространства, удаленные от главных речных долин, заняты заболоченными территориями. Болота представлены водораздельными сфагновыми торфяниками. В междуречных пространствах господствуют долгомошные и сфагновые сосновые, еловые и мелколиственные леса. Также вдоль рек произрастают березовые, березово-осиновые и осиновые травяные леса (Лесненко, 2002). Типовая стация: мелколиственные леса. Виды-эдификаторы: слепни *Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi* и *H. nitidifrons confiformis*. Вид индикатор: *Tabanus maculicornis*. Примеры территорий: Лужская возвышенность (ЛО и ПО), долины рек Луги и Плюсы (ПО).

Равнинно-междуречно-болотные

Территории представлены низменными абразионно-аккумулятивными равнинами. Водное питание территории смешанное, преобладает атмосферное. Слабый дренаж способствует интенсивному процессу заболачивания. Наиболее типичны здесь плоско-волнистые слабодренлируемые плакорные урочища на глинах или тяжелых суглинках. Почвообразующие породы характеризуются слабой водопроницаемостью. На повышенных участках формируются слабо оподзоленные почвы, которые почти сплошь распаханы. Наиболее низкие плоские части ландшафта заняты преимущественно сырыми лугами, зарослями кустарников и смешанными лесами. Встречаются неглубокие плоские заболоченные впадины с торфяниками и зарастающими реликтовыми озерами. Крупные болота, возникшие на месте озер, относятся к верховому типу. По окраинам их расположены переходные болота – сфагново-осоковые, часто с ярусом березы и ивы. Низинные болота в виде мелких участков встречаются повсеместно в понижениях и речных долинах (Лесненко, 2002). Типовая стация – пойменные заболоченные луга. ГИЛ очень благоприятен для развития и распространения кровососущих насекомых. Виды-эдификаторы: слепни *Hybomitra bimaculata* и *H. muehlfeldi*; вид-индикатор: *H. m. montana*. Пример территорий: бассейн реки Великой (ПО).

Равнинно-зандрово-озерные

Территория представляет сглаженную озерно-зандровую равнину. Основной фон создают урочища зандровых полей: волнистые, гривистые, грядовые, среди которых располагаются заболоченные ложбины, котловины и озерные впадины. Приподнятые морены и зандровые урочища хорошо дренированы и отличаются неустойчивым увлажнением. Понижения заняты низинными сфагновыми болотами. Озера расположены в обширных заболоченных озерно-ледниковых впадинах и соединены между

собой многочисленными речками и ручьями. Долины рек не разработаны, поймы – в виде небольших прерывистых участков. Преобладают дерново-подзолистые почвы. Растительность представлена мелколиственными лесами (Лесненко, 2002). Типовая станция: мелколиственный лес. Виды-эдификаторы: слепни *Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi* и *H. p. pluvialis*. Вид-индикатор: слепень *Heptatoma p. pellucens* (Fabr., 1777). Примеры территорий: южные отроги Бежаницкой возвышенности (ПО).

Низменно-водораздельно-болотные

Относятся к группе низменных ГИЛ. Широко распространены в СЗР. Характеризуются плоско-равнинным мезорельефом, преимущественно слабо выраженным естественным дренажем. При избыточном увлажнении идет процесс заболачивания. Источники водного питания территории: атмосферные осадки и подземные воды. Характерны влагонасыщенные грунты – валунные суглинки и торф, подстилаемый мореной. Грунты ГИЛ хорошо просачиваемые, мягкие, пластичные, сложенные торфяниками с толщиной торфа более 40 см (Панюкова, Канев, 2023). Преобладают торфяные почвы. На всей территории располагаются крупные болотные системы с истоками рек и реликтовыми озерами. Типовая станция – верховое болото. Виды-эдификаторы: комары *Aedes communis*, *A. excrucians*, *A. leucomelas*. К эдификаторам относятся слепни *Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi* и *H. p. pluvialis*. Вид-индикатор: комар *A. punctor*, слепень *Chrisops nigripes* Zetterstedt, 1838. Примеры территорий: Мшинское и Глебовское болота (ЛО), Дон-Ты, болото Океан (РК); Полистово-Ловатская болотная система (ПО и НО), Заилусский мох (ПО).

Низменно-междуречно-болотные

Характеризуются низменно-равнинным мезорельефом со слабо-проточным дренажем. Источник питания – грунтовые воды и атмосферные осадки. Здесь обычны равнинные реки, с хорошо развитыми речными долинами, сформированными аллювиальными (песчано-глинистыми и торфяными) отложениями. В среднем и нижнем течениях это сильно меандрирующие реки. Для них характерно образование стариц, прирусловых озер и курий. Данный тип ГИЛ наиболее благоприятен для развития кровососущих комаров и слепней. Особенно обводнен этот ГИЛ в период весеннего половодья и после спада высокой воды на реках. В этот период происходит образование припойменных временных водоемов большой площади. Характерно массовое развитие комаров родов *Aedes* и *Anopheles*. Отмечается максимальное число анофелогенных водоемов в таежной зоне. Типовая станция: еловый лес. Виды-эдификаторы: комар *Aedes communis* и слепень *Tabanus b. bromius* L., 1761. Виды-индикаторы: комар *A. nigrinus* (Eckstein, 1918) и слепень *Haematopota italica* (Mg., 1804). Примеры территорий СЗР: долины рек Шелони, Волхова, Мсты, Вычегды и Печоры.

Низменно-болотно-озерные

Характеризуются низменным рельефом. Дренаж слабый на всей территории. Питание рек смешанное (снеговое, дождевое). В тундровой зоне преобладают тундрово-глеевые почвы, по долинам рек идут интенсивные процессы торфонакопления, почвы торфяные и торфянистые мерзлотные. Распространены почвы с труднопросачиваемыми мерзлыми грунтами. В таежной зоне – почвы болотные торфянистые на хорошо просачиваемых грунтах. Растительность представлена кустарничковыми, ивняковыми, моховыми и лишайниковыми тундрами, по долинам рек на север заходят березовые и еловые редколесья. Типовая станция – кустарники. Виды-эдификаторы: *Aedes punctor*,

A. cataphylla и *Culiseta alaskaensis* (Lundlow, 1906). Вид-индикатор: комар *A. pionips* Dyar, 1919. Примеры территорий: Большеземельская и Малоземельская тундры, бассейн реки Печоры в нижнем течении (РК).

Низменно-междуречно-озерные

Территории имеют низменный рельеф, атмосферное и грунтовое водное питание. Слабый дренаж при избыточном увлажнении, что способствует заболачиванию территорий. Грунты слабопросачиваемые, почвы торфянистые. Типовая станция: переходное болото. Виды-эдификаторы: комары *Culex pipiens*, *A. diantaeus*, *A. punctor* и *A. Intrudens*. Вид-индикатор: комар *Coquillettidia richiardii*, жизнедеятельность комара связана с крупными озерами, на дне которых зимуют личинки. Примеры территорий: болотные системы на востоке ЛО и НО (Семгинское и Островское болота, Игоровские мхи и болото Тухун).

Низменно-приморско-речные

Территории располагаются вблизи побережья морей, включают устья рек, характеризуются интенсивным стоком. Источниками водного питания здесь являются атмосферные осадки. Особенностью низменно-приморско-речного типа можно назвать интенсивное использование человеком данных территорий в рекреационных целях. Типовая станция – сосновый лес. Виды-эдификаторы: комары *Aedes cinereus*, *A. excrucians* и *Culex pipiens*. Вид-индикатор: *Aedes pullatus*. Пример территории: побережье Финского залива.

Низменно-пойменно-озерные

Имеют низменный рельеф, характеризуются слабым дренажем. Постоянное избыточное увлажнение территории обусловлено чашеобразным наклоном поверхности к озерным котловинам, что способствует интенсивному стоку вод в направлении котловины озера. Источниками водного питания служат атмосферные осадки и грунтовые воды. Типовой станцией являются пойменные луга и низинные заболоченности. Виды-эдификаторы: комары *Aedes cinereus*, *Culex pipiens* и *C. torrentium*. Вид-индикатор: комар *Culiseta ochroptera* (Peus, 1935). Пример территории: поймы Ладожского и Онежского озер (ЛО), Чудского и Псковского озер (ПО) и о. Ильмень (НО).

ПРИМЕРЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГИДРОЛАНДШАФТНОГО МЕТОДА

На территории Псковской области выделены восемь типов ГИЛ. Результаты исследования фаун слепней различных ГИЛ показали, что наибольшее видовое богатство характерно для низменно-водораздельно-болотного (32 вида) и низменно-междуречно-болотного (28 видов) ГИЛ. Это связано с тем, что здесь для слепней имеются наиболее благоприятные условия и большое разнообразие мест (низинные и переходные болота, берег и заболоченная пойма реки) для развития и выплода. Наименьшее видовое богатство отмечено в равнинно-пойменно-речном (девять видов) ГИЛ (табл. 1). Во всех исследованных ГИЛ два температурных вида (*Hybomitra bimaculata* и *H. muehlfeldi*) относятся к массовым. Доминирование *H. bimaculata* и *H. muehlfeldi* обусловлено тем, что их личинки принадлежат к эвритопной группе и могут развиваться в разнообразных биотопах. Кроме того, здесь с разной частотой встречаются пять видов слепней: два бореальных (*Hybomitra arpadi* (Szilády, 1923), *H. tarandina* (L., 1758)), один температурный (*H. ciureai* (Séguy, 1937)) и два неморальных (*H. d. distinguenda* (Verrall, 1909) и *Tabanus maculicornis* Zetterstedt, 1842). Температурный вид *H. nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971) преобладает только в равнинно-пойменно-речном

ГИЛ, а в остальных ГИЛ является многочисленным видом. Поэтому в пяти ГИЛ среди доминирующих или субдоминирующих видов слепней можно выделить виды-эдификаторы. Так, в равнинно-пойменно-речном ГИЛ видом-эдификатором служит температурный вид *H. nitidifrons confiformis*, в низменно-пойменно-озерном – неморальный вид *Chrysops viduatus* Fabr., 1794, в низменно-междуречно-болотном – температурный вид *Tabanus b. bromius* L., 1758, в возвышенно-озерно-речном – температурный вид *Haematopota subcylindrica* (Pandl., 1883), в холмисто-водораздельно-речном – борео-монтанный *Hybomitra auripila* (Mg., 1820). Следует заметить, что в ряде ГИЛ можно выделить виды-индикаторы. Так, в низменно-водораздельно-болотном ГИЛ к видам-индикаторам принадлежит бореальный вид *Chrysops nigripes* Zetter., 1838, в низменно-междуречно-болотном – бореальный вид *Hybomitra nigricornis* (Zetter., 1842), в низменно-водораздельно-болотном – бореальный вид *H. lapponica* (Wahlbg., 1848), в низменно-междуречно-болотном и низменно-водораздельно-болотном – неморальный вид *Tabanus m. miki* Br., 1880, в низменно-междуречно-болотном, возвышенно-озерно-речном и низменно-водораздельно-болотном – *Haematopota italica* (Mg, 1804).

Анализ значений индекса Шеннона показал, что наибольшие показатели разнообразия и выравненности сообщества отмечены для низменно-водораздельно-болотного ($H' = 2.32$), возвышенно-озерно-речного ($H' = 2.21$) и низменно-междуречно-болотного ($H' = 2.14$), а наименьшие показатели – для равнинно-пойменно-речного ($H' = 1.22$) и равнинно-междуречно-болотного ($H' = 1.42$) ГИЛ (табл. 1).

При этом в равнинно-пойменно-речном и равнинно-междуречно-болотном ГИЛ доминируют два температурных вида – *Hybomitra bimaculata* (ИД = 62–67%) и *H. tuehlfeldi* (ИД = 8–18%). Для сопоставления разнообразия и выравненности сообществ в ГИЛ попарно рассчитывали уровни значимости различий индекса Шеннона между ГИЛ с использованием t -критерия Стьюдента. Расчеты показали, что различия между возвышенно-озерно-речным и низменно-междуречно-болотным ($t = 1.517$, $p > 0.05$), низменно-пойменно-озерным и холмисто-водораздельно-речным ($t = 1.145$, $p > 0.05$) ГИЛ недостоверны. Поэтому в дальнейшем при сопоставлении разнообразия и выравненности сообществ слепней между указанными ГИЛ эти различия не учитывались.

Анализ фаунистической общности видового состава слепней исследованных ГИЛ с использованием коэффициента Жаккара показал, что наибольшее сходство установлено между равнинно-зандрово-озерным и равнинно-междуречно-болотным ($K_j = 0.87$), низменно-водораздельно-болотным и низменно-междуречно-болотным ($K_j = 0.82$), равнинно-междуречно-болотным и низменно-междуречно-болотным ($K_j = 0.75$) ГИЛ, наименьшее сходство – между низменно-водораздельно-болотным и равнинно-пойменно-речным ($K_j = 0.28$), низменно-междуречно-болотным и равнинно-пойменно-речным ($K_j = 0.28$) ГИЛ. Анализ значений коэффициента Вайнштейна показал, что максимальное биоценологическое сходство отмечается между низменно-междуречно-болотным и равнинно-зандрово-озерным ($K = 0.23$), равнинно-междуречно-болотным и равнинно-зандрово-озерным ($K = 0.22$) ГИЛ, низменно-пойменно-озерным и равнинно-зандрово-озерным ($K = 0.21$), а минимальное сходство – между холмисто-водораздельно-речным и низменно-водораздельно-болотным ($K = 0.01$), равнинно-пойменно-речным и низменно-водораздельно-болотным ($K = 0.01$) ГИЛ (табл. 2).

Таблица 1. Видовой состав и выравненность сообществ кровососущих слепней в различных гидроландшафтах Псковской области (количество особей / индексе доминирования, %)

Table 1. Species composition and evenness of communities of horseflies in various hydrolandscapes of the Pskov region (number of individuals / dominance index, %)

Виды слепней	Гидроландшафты								
	Равнинно-речной	Низменно-пойменно-озерный	Низменно-междуречный	Возвышенно-озерно-речной	Холмисто-водораздельно-речной	Низменно-водораздельно-болотный	Равнинно-междуречный-болотный	Равнинно-зандрово-озерный	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
<i>Chrysops divaricatus</i> <i>Ch. nigripes</i> <i>Hybomitra arpadi</i> <i>H. lapponica</i> <i>H. nigricornis</i> <i>H. tarandina</i>	–	6 / 0.47	14 / 0.38	Бореальные виды 1 / 0.21	–	25 / 0.15	1 / 0.14	6 / 0.30	
	–	–	–	–	–	8 / 0.05	–	–	
	9 / 2.87	113 / 8.76	15 / 0.41	1 / 0.21	56 / 17.67	68 / 0.41	3 / 0.43	19 / 0.95	
	5 / 1.59	8 / 0.62	–	–	–	4 / 0.02	–	–	
	–	–	1 / 0.03	–	–	–	–	–	
	18 / 5.73	38 / 2.95	16 / 0.44	2 / 0.42	4 / 1.26	68 / 0.41	1 / 0.14	6 / 0.30	
<i>Hybomitra auripila</i>	–	–	–	Борео-монтанные виды –	12 / 3.79	–	–	–	
<i>Aylotus f. fulvus</i> <i>Chrysops viduatus</i> <i>Haematopota crassicornis</i> <i>H. italica</i> <i>H. p. pluvialis</i> <i>Heptatoma p. pellucens</i> <i>Hybomitra d. distinguenda</i> <i>Tabanus bovinus</i>	–	–	2 / 0.05	Неморальные виды –	–	15 / 0.09	–	–	
	–	130 / 10.08	76 / 2.09	14 / 2.96	3 / 0.95	408 / 2.48	11 / 1.56	135 / 6.78	
	–	–	4 / 0.11	–	–	40 / 0.24	10 / 1.42	1 / 0.05	
	–	–	1 / 0.03	4 / 0.85	–	22 / 0.13	–	–	
	–	–	360 / 9.90	80 / 16.91	–	3435 / 20.89	5 / 0.71	41 / 2.06	
	–	18 / 1.40	13 / 0.36	1 / 0.21	–	162 / 0.99	2 / 0.28	1 / 0.05	
	13 / 4.14	31 / 2.40	29 / 0.80	6 / 1.27	3 / 0.95	567 / 3.45	19 / 2.70	23 / 1.16	
	–	–	30 / 0.82	1 / 0.21	1 / 0.32	40 / 0.24	1 / 0.14	8 / 0.40	

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>T. cordiger</i>	–	–	–	–	–	7 / 0.04	–	–
<i>T. glaucopsis</i>	–	–	–	–	–	1 / 0.01	–	–
<i>T. maculicornis</i>	1 / 0.32	11 / 0.85	220 / 6.05	19 / 4.02	19 / 5.99	1170 / 7.12	13 / 1.85	51 / 2.56
<i>T. m. miki</i>	–	–	6 / 0.16	–	–	4 / 0.02	–	–
<i>T. s. sudeticus</i>	–	–	27 / 0.74	–	–	3 / 0.02	–	11 / 0.55
Температурные виды								
<i>Anylotus rusticus</i>	–	–	–	–	–	14 / 0.09	–	–
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	–	4 / 0.31	21 / 0.58	22 / 4.65	–	510 / 3.10	2 / 0.28	1 / 0.05
<i>Ch. relictus</i>	–	–	1 / 0.03	–	–	22 / 0.13	5 / 0.71	3 / 0.15
<i>Haematopota subcylindrica</i>	–	–	270 / 7.42	82 / 17.34	–	890 / 5.41	9 / 1.28	22 / 1.11
<i>Hybomitra bimaculata</i>	211 / 67.20	350 / 27.13	1234 / 33.93	119 / 25.16	68 / 21.45	4632 / 28.17	439 / 62.36	984 / 49.45
<i>H. ciurei</i>	3 / 0.96	24 / 1.86	123 / 3.38	7 / 1.48	5 / 1.58	252 / 1.53	19 / 2.7	63 / 3.17
<i>H. kaurii</i>	–	19 / 1.47	1 / 0.03	–	1 / 0.32	74 / 0.45	1 / 0.14	2 / 0.10
<i>H. l. lundbecki</i>	–	116 / 8.99	66 / 1.81	28 / 5.92	47 / 14.83	917 / 5.58	15 / 2.13	173 / 8.69
<i>H. lurida</i>	–	–	9 / 0.25	–	–	252 / 1.53	1 / 0.14	2 / 0.10
<i>H. m. montana</i>	–	–	2 / 0.05	–	–	11 / 0.07	3 / 0.43	–
<i>H. muelhfeldti</i>	28 / 8.92	382 / 29.61	543 / 14.93	48 / 10.15	89 / 28.08	1256 / 7.64	125 / 17.76	336 / 16.88
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	26 / 8.28	39 / 3.02	78 / 2.14	12 / 2.54	8 / 2.52	727 / 4.42	18 / 2.56	91 / 4.57
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	–	–	1 / 0.03	–	–	2 / 0.01	–	–
<i>T. b. bromius</i>	–	1 / 0.08	474 / 13.03	26 / 5.50	1 / 0.32	837 / 5.09	–	5 / 0.25
Количество особей	314	1290	3637	473	317	16443	704	1990
Количество видов	9	16	28	18	14	32	21	22
Индекс Шеннона	1.215	1.991	2.143	2.213	1.925	2.324	1.423	1.749

Прочерк – слепни не обнаружены.

Таблица 2. Значения коэффициента фаунистической общности видового состава и биоценологического сходства слепней для гидроландшафтов Псковской области

Table 2. The value of the coefficient of faunal community of species composition and biocenological similarity of horseflies for hydrolandscapes of the Pskov region

Гидроландшафты	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Равнинно-пойменно-речной		0.11*	0.02*	0.09*	0.10*	0.01*	0.10*	0.04*
2. Низменно-пойменно-озерный	0.56		0.11*	0.08*	0.12	0.03*	0.18*	0.21*
3. Низменно-междуречно-болотный	0.28	0.52		0.07	0.03*	0.15*	0.12*	0.23*
4. Возвышенно-озерно-речной	0.42	0.62	0.64		0.14*	0.02*	0.15*	0.10*
5. Холмисто-водораздельно-речной	0.53	0.67	0.45	0.60		0.01*	0.11*	0.07*
6. Низменно-водораздельно-болотный	0.28	0.50	0.82	0.56	0.39		0.03*	0.07*
7. Равнинно-междуречно-болотный	0.36	0.61	0.75	0.70	0.52	0.66		0.22*
8. Равнинно-зандрово-озерный	0.35	0.65	0.72	0.74	0.57	0.69	0.87	

Примечания. * Гидроландшафты, достоверно различающиеся по индексу Шеннона. Под диагональю – коэффициент Жаккара (K_j), над диагональю – коэффициент Вайнштейна (K).

На территории Новгородской области было выделено шесть типов ГИЛ. Наибольшее количество видов кровососущих комаров отмечено в низменно-пойменно-озерном (32 вида) и низменно-междуречно-болотном (30 видов), а наименьшее – в возвышенно-озерно-речном (19 видов). Во всех исследованных ГИЛ с разной частотой встречаются 14 видов комаров – *Aedes (Ochlerotatus) cantans*, *A. (O.) cataphylla*, *A. (Aedes) cinereus*, *A. (O.) diantaeus*, *A. flavescens* (Muller, 1764), *A. (O.) intrudens*, *A. (O.) leucomelas* (Mg., 1804), *A. (O.) pullatus*, *A. (O.) punctor*, *A. (A.) rossicus*, *A. (Aedimorphus) vexans* (Mg., 1830), *Anopheles (Anopheles) messeae*, *Coquillettidia richiardii* и *Culex pipiens*. В пяти ГИЛ отмечены *Aedes communis* и *A. excrucians*. При этом обычные виды *Aedes cataphylla* и *Anopheles messeae* характерны для всех ГИЛ. Для некоторых исследованных ГИЛ среди доминирующих видов можно выделить виды-эдификаторы. Так, в возвышенно-озерно-речном ГИЛ видами-эдификаторами служат *Aedes cantans*, *A. diantaeus* и *A. pullatus*, в низменно-пойменно-озерном – *A. cinereus*, *Culex pipiens* и *C. (C.) torrentium* Martini, 1925, в низменно-водораздельно-болотном – массовые виды *Aedes leucomelas* и *A. communis*. Выполненные расчеты индекса Шеннона показали, что наибольшие значения разнообразия и выравненности сообщества отмечены для возвышенно-озерно-речного ($H' = 2.51$), низменно-пойменно-озерного ($H' = 2.27$), низменно-междуречно-болотного ($H' = 2.21$), а наименьшие значения – для низменно-междуречно-озерного ($H' = 1.56$) ГИЛ. При этом

в низменно-междуречно-озерном ГИЛ сильно выражено доминирование *Culex pipiens* (ИД = 56.05%). Для сопоставления разнообразия и выравненности сообществ комаров в ГИЛ попарно рассчитывали уровни значимости различий индекса Шеннона между ГИЛ с использованием *t*-критерия Стьюдента. Согласно результатам расчетов, различия между всеми попарно сравниваемыми ГИЛ достоверны ($p < 0.001$ или $0.001 < p < 0.01$).

Анализ фаунистической общности видового состава комаров исследованных ГИЛ показал, что наибольшее сходство имеется между низменно-междуречно-болотным и низменно-пойменно-озерным ($K_j = 0.88$, $K = 0.37$), низменно-водораздельно-болотным и низменно-пойменно-озерным ($K_j = 0.84$, $K = 0.25$), низменно-водораздельно-болотным и низменно-междуречно-болотным ($K_j = 0.78$, $K = 0.26$). Наименьшее сходство отмечено между низменно-пойменно-озерным и холмисто-озерно-речным ($K_j = 0.55$, $K = 0.01$), низменно-болотно-междуречным и холмисто-озерно-речным ($K_j = 0.63$, $K = 0.01$), низменно-болотно-водораздельным и холмисто-озерно-речным ($K_j = 0.64$, $K = 0.03$), низменно-болотно-междуречно-озерным и низменно-пойменно-озерным ($K_j = 0.61$, $K = 0.05$) ГИЛ.

На территории РК нами было выделено шесть типов ГИЛ, с учетом единой терминологии они называются – горно-водораздельно-ледниковый, грядово-водораздельно-речной, низменно-водораздельно-болотный, низменно-болотно-междуречный, низменно-болотно-озерный и предгорно-озерно-речной. Анализ видового состава комаров в различных ГИЛ показал, что наибольшее количество видов (41) отмечено в низменно-болотно-междуречном, а наименьшее (семь видов) – в низменно-болотно-водораздельном и (девять видов) в грядово-водораздельно-речном ГИЛ. Во всех исследованных ГИЛ были отмечены комары *Aedes cataphylla*, *A. communis*, *A. diantaeus*, *A. intrudens* и *A. punctor*, в пяти из этих ГИЛ – *A. pullatus*. В пяти ГИЛ среди доминирующих или обычных видов комаров можно выделить виды-эдификаторы. Так, в грядово-водораздельно-речном ГИЛ к видам-эдификаторам принадлежат *Culex pipiens*, в низменно-болотно-водораздельном – *Aedes diantaeus* и *A. excrucians*, в низменно-междуречно-болотном – *Culex torrentium* и *Aedes (O.) dorsalis* (Mg., 1830), в низменно-болотно-озерном – *A. cantans*, в предгорно-озерно-речном – *A. communis* и *A. punctor*. При этом для горно-водораздельно-ледникового и грядово-водораздельно-речного ГИЛ отмечены общие массовые виды *A. punctor*, *A. cataphylla* и *A. intrudens*, для низменно-междуречно-болотного, низменно-болотно-озерного и предгорно-озерно-речного – *A. communis* и *A. punctor*. Установлены виды комаров, которые относятся к индикаторам ГИЛ. В низменно-междуречно-болотном ГИЛ к видам-индикаторам принадлежит *A. (O.) nigrinus* (Eckstein, 1918), в предгорно-озерно-речном – *A. (O.) riparius*. Выполненные расчеты индекса Шеннона показали, что наибольшее разнообразие и выравненность сообщества отмечены для низменно-болотно-озерного ($H' = 2.22$), низменно-междуречно-болотного ($H' = 2.12$) и горно-водораздельно-ледникового ($H' = 1.96$), а наименьшее – для низменно-водораздельно-болотного ($H' = 1.73$), грядово-водораздельно-речного ($H' = 1.80$) и предгорно-озерно-речного ($H' = 1.82$) ГИЛ.

Анализ фаунистической общности видового состава комаров и биоценологического сходства исследованных ГИЛ показал, что наибольшее сходство имеется между предгорно-озерно-речным и низменно-междуречно-болотным ($K_j = 0.57$, $K = 0.18$), грядово-водораздельно-речным и горно-водораздельно-ледниковым ($K_j = 0.46$,

$K = 0.17$) ГИЛ, а наименьшее – между низменно-междуречно-болотным и горно-водораздельно-ледниковым ($K_j = 0.24$, $K = 0.002$), низменно-междуречно-болотным и грядово-водораздельно-речным ($K_j = 0.22$, $K = 0.004$) (табл. 3).

Таблица 3. Значение коэффициента фаунистической общности видового состава и биоценологического сходства комаров для гидроландшафтов Республики Коми

Table 3. The value of the coefficient of faunal community of species composition and biocenological similarity of mosquitoes for hydrolandscapes of the Komi Republic

Гидроландшафты	1	2	3	4	5	6
1. Горно-водораздельно-ледниковый		0.17*	0.02	0.002*	0.09*	0.01*
2. Грядово-водораздельно-речной	0.46		0.01	0.004*	0.05*	0.01
3. Низменно-водораздельно-болотный	0.42	0.45		0.0002	0.03*	0.001
4. Низменно-междуречно-болотный	0.24	0.22	0.17		0.01	0.18*
5. Низменно-болотно-озерный	0.42	0.37	0.41	0.41		0.01*
6. Предгорно-озерно-речной	0.40	0.21	0.28	0.57	0.40	

Примечания. * Гидроландшафты, достоверно различающиеся по индексу Шеннона. Под диагональю – коэффициент Жаккара (K_j), над диагональю – коэффициент Вайнштейна (K).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прогноз колебаний численности амфибиотических насекомых требует учитывать степень увлажнения не только локальных мест развития преимагинальных стадий, но и более обширных территорий расселения имаго комаров и слепней. Характер влагонакопления и интенсивность поверхностного стока обусловлены региональными особенностями рельефа, водных объектов, растительного и почвенного покрова. Согласно результатам комплексного районирования, выполненного на примере Новгородской, Ленинградской, Псковской областей, а также Республики Коми, составлены гидроландшафтные карты-схемы для мониторинга видового состава и численности насекомых «комплекса гнуса». Гидроландшафты этих регионов по составу видов-эдификаторов и видов-индикаторов слепней и комаров различаются незначительно. Однако расчеты экологических коэффициентов Ванштейна, Шеннона и Жаккара показывают, что различия между ГИЛ достоверны. Эти территории также заметно различаются по относительной численности отдельных видов слепней и комаров. Относительная численность вида-индикатора верховых болот комара *Aedes punctor*

наиболее низка в низменно-водораздельно-болотном ГИЛ, где типовой стацией являются верховые болота. На других территориях он повсеместно относится к массовым видам, уступая по численности только видам-эдификаторам верховых болот: *A. communis*, *A. excrucians*, *A. diantaeus* и *A. leucomelas*. В этом же ГИЛ отмечено максимальное фаунистическое разнообразие слепней. Среди 32 видов, выявленных в низменно-водораздельно-болотном ГИЛ, к видам-эдификаторам относятся слепни *Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi* и *Haematopota p. pluvialis*, а *Chrisops nigripes* является здесь видом-индикатором. Другой вид слепня *Tabanus bromius* – вид-эдификатор низменно-междуречно-болотного ГИЛ, только здесь вид достигает максимальной относительной численности популяций (более 8%). На территориях других ГИЛ *T. bromius* не встречается или встречается редко или единично. Он составляет в сборах до 0.5% в холмисто-водораздельно-речных и равнинно-зандрово-озерных гидроландшафтах и менее 0.1% в низменно-пойменно-озерном. Таким образом, разнообразие и частота встречаемости ряда видов комаров и слепней обусловлены территориальными особенностями влагооборота.

Методы космического зондирования земной поверхности позволяют получить количественную оценку тех факторов среды (например, запасов воды в снежном покрове), которые определяют распространение популяций комаров и слепней (Василевич, Щанов, 2023; Чурюлин и др., 2018). Однако интерпретация этих показателей едва ли возможна без районирования территорий, т.е. применения типологического подхода в целях обобщения разноаспектной информации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим коллег-диптерологов А.В. Халина и С.В. Айбулатова за помощь в сборе и определении материала с территории ЛО и Санкт-Петербурга, а также В.В. Буканова, А.А. Снесареву и С.А. Коузова за сборы имаго кровососущих комаров в Кингисеппском р-не ЛО. Благодарим А.Ю. Боровлева за помощь в изготовлении карт-схем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), согласно задачам темы отдела экологии животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» (Гос. регистрационный номер: 122040600025–2), а также лаборатории по изучению паразитических членистоногих «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер 122031100263-1) Министерства науки и высшего образования.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агасой В.В., Прокофьев В.В., Медведев С.Г. 2019. Биологические особенности слепней (Diptera, Tabanidae) и ландшафтное зонирование Псковской области. *Паразитология* 53 (5): 379–398. [Agasoj V.V., Prokofev V.V., Medvedev S.G. 2019. Biologicheskie osobennosti slepnej (Diptera, Tabanidae) i landshaftnoe zonirovaniye Pskovskoj oblasti. *Parazitologiya* 53 (5): 379–398. (In Russian)].
- Арманд Д.Л. 1975. Наука о ландшафте. Основа теории и логико-математические методы. М., Мысль, 287 с. [Armand D.L. 1975. *Nauka o landshafte. Osnova teorii i logiko-matematicheskie metody*. M., Mysl', 287 s. (In Russian)].
- Беклемишев В.И. 1947. Проблемы типизации малярийных очагов и ландшафтного зонирования территории. Зоологический вестник Академии наук СССР, Л., 231–240. [Beklemishev V.I. 1947. Problemy tipizacii malyarijnyh ochagov i landshaftnogo zonirovaniya territorii. *Zoologicheskij vestnik Akademii nauk SSSR*, L., 231–240. (In Russian)].
- Вайнштейн Б.А. 1967. О некоторых методах оценки сходства биоценозов. Зоологический журнал 46 (7): 981–986. [Vajnshtejn B.A. 1967. O nekotoryh metodah ocenki skhodstva biocenozov. *Zoologicheskij zhurnal* 46 (7): 981–986. (In Russian)].
- Василевич М.И., Щанов В.М. 2023. Пространственная и временная дифференциация параметров снежного покрова в таежной зоне Европейского северо-востока России. *Криосфера Земли* 27 (2): 45–54. [Vasilevich M.I., Shchanov V.M. 2023. Prostranstvennaya i vremennaya differenciaciya parametrov snezhnogo pokrova v taezhnoj zone Evropejskogo severo-vostoka Rossii. *Kriosfera Zemli* 27(2): 45–54. (In Russian)]. Режим доступа: DOI: 10.15372/KZ20230205
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Комары (Семейство Culicidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука. Т. 3 (4). 384 с. [Gucevich A.V., Monchadskij A.S., Shtakel'berg A.A. 1970. *Komary (Semejstvo Culicidae)*. Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye. L.: Nauka. T. 3 (4). 384 s. (In Russian)].
- Гуцевич А.В., Дубицкий А.М. 1981. Новые виды комаров фауны Советского Союза. Паразитологический сборник Зоологического института РАН 30: 97–165. [Gucevich A.V., Dubickij A.M. 1981. Nove vidy komarov fauny Sovetskogo Soyuza. *Parazitologicheskij sbornik Zoologicheskogo instituta RAN* 30: 97–165. (In Russian)].
- Исаченко А.Г. 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование: Учеб. пособие. М., Высш. шк., 366 с. [Isachenko A.G. 1991. *Landscape science and physical-geographical zoning: Textbook*. Allowance. M., Higher. School, 366 pp. (In Russian)].
- Исаченко А.Г. 2006. Ландшафтоведение вчера и сегодня. Известия РГО 13 (5): 1–20. [Isachenko A.G. 2006. *Landshaftovedenie vchera i segodnya*. *Izvestiya RGO* 13(5): 1–20. (In Russian)].
- Лесненко В.К. 2002. Природные ресурсы Псковской области, их рациональное использование. Псков, ПГПИ, 1–136. [Lesnenko V.K. 2002. *Prirodnye resursy Pskovskoj oblasti, ih racional'noe ispol'zovanie*. Pskov, PGPI, 1–136. (In Russian)].
- Лурье И.К. 2004. Основы геоинформационного картографирования. М., Изд-во МГУ, 120 с. [Lur'e I.K. 2004. *Osnovy geoinformacionnogo kartografirovaniya*. M., Izd-vo MGU, 120 s. (In Russian)].
- Медведев С.Г. 2009. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов. Энтомологическое обозрение 88 (1): 83–98. [Medvedev S.G. 2009. The Fauna of Bloodsucking Insects of Northwestern Russia. Characteristics of the Ranges. *Entomological Review* 89 (1): 56–68. (In Russian)].
- Медведев С.Г. 2011. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. Анализ распространения. Энтомологическое обозрение 90 (3): 527–547. [Medvedev S.G. 2011. The Fauna of Bloodsucking Insects of the Gnus Complex (Diptera) of Northwest Russia. Analysis of Distribution. *Entomological Review* 91 (9): 1092–1107. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Лобанов А.Л. 1999. Информационно-аналитическая система по мировой фауне блох (Siphonaptera) (итоги и перспективы развития). Энтомологическое обозрение 78 (3): 732–748. [Medvedev S.G., Lobanov A.L. 1999. Information-analytic system on the world fauna of fleas (Siphonaptera): results and prospects of development. *Entomological Review* 79 (6): 654–665. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Лобанов А.Л., Лянгузов И.А., Кункова Е.В. 2004. Обработка информации средствами баз данных в фаунистических и таксономических исследованиях. Энтомологическое обозрение 83 (4): 924–936. [Medvedev S.G., Lobanov A.L., Lyanguzov I.A., Kunkova E.V. 2004. Obrabotka informacii sredstvami baz dannyh v faunisticheskikh i taksonomicheskikh issledovaniyah. *Entomologicheskoe obozrenie* 83 (4): 924–936. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Панюкова Е.В. 2005. Ландшафтные особенности распространения комаров сем. Culicidae (Diptera) в Новгородской области. Энтомологическое обозрение 84 (4): 798–827. [Medvedev S.G., Panyukova E.V. 2005. Landshaftnye osobennosti rasprostraneniya komarov sem. Culicidae (Diptera) v Novgorodskoj oblasti. *Entomologicheskoe obozrenie* 84 (4): 798–827. (In Russian)].

- Медведев С.Г., Айбулатов С.В., Беспятова Л.А., Бродская Н.К., Паниюкова Е.В., Халин А.В., Янковский А.В. 2007. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. I. Общая характеристика фауны. Энтомологическое обозрение 86 (4): 827–844. [Medvedev S.G., Aibulatova S.V., Bespyatova L.A., Brodskaya N.K., Panyukova E.V., Khalin A.V., Yankovsky A.V. 2007. Bloodsucking Dipteran Insects (Diptera) Attacking Humans and Animals (the “Gnus” Complex) in Northwestern Russia: I. General Characteristics of the Fauna. Entomological Review 87 (9): 1218–1231. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Айбулатов С.В. 2012. Районирование территории Ленинградской обл. и Санкт-Петербурга в связи с особенностями распространения кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera). Энтомологическое обозрение 91 (3): 624–639. [Medvedev S.G., Aibulatov S.V. 2013. Regionalization of the Territory of St. Petersburg and Leningrad Province in Connection with the Distribution of Blood-Sucking Dipterans. Entomological Review 93 (5): 608–619. (In Russian)].
- Наумов Н.П. 1963. Экология животных. М., Изд-во Высшая школа, 618 с. [Naumov N.P. 1963. Ekologiya zhivotnyh. M., Izd-vo Vysshaya shkola, 618 s. (In Russian)].
- Олсуфьев Н.Г. 1937. Слепни (Tabanidae). Фауна СССР. М.–Л., Изд-во Академии наук СССР, 7(2), 433 с. [Olsuf'ev N.G. 1937. Slepni (Tabanidae). Fauna SSSR. M.–L., Izd-vo Akademii nauk SSSR, 7(2), 433 s. (In Russian)].
- Олсуфьев Н.Г. 1977. Слепни Семейства Tabanidae. Фауна СССР. Двукрылые насекомые 7(2). М.–Л., Наука, 436 с. [Olsuf'ev N.G. 1977. Slepni Semejstva Tabanidae. Fauna SSSR. Dvukrylye nasekomye 7(2). M.–L., Nauka, 436 s. (In Russian)].
- Паниюкова Е.В., Канев В.А. 2023. Ландшафтные особенности распространения кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в Республике Коми. Принципы экологии 2 (48): 78–93. [Panyukova E.V., Kanev V.A. 2023. Landshaftnye osobennosti rasprostraneniya krovososushchih komarov (Diptera, Culicidae) v Respublike Komi. Principy ekologii 2 (48): 78–93. (In Russian)]. Режим доступа: DOI: 10.15393/jl.art.2023.13602. <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=13602>
- Паниюкова Е.В., Остроушко Т.С. 2017. Кровососущие комары (Diptera: Culicidae). М., 1–209. (Фауна европейского северо-востока России. Кровососущие комары 9 (2)). [Panyukova E.V., Ostroushko T.S. 2017. Krovososushchie komary (Diptera: Culicidae). M., 209 s. (Fauna evropejskogo severo-vostoka Rossii. Krovososushchie komary 9 (2): 209. (In Russian)].
- Паниюкова Е.В., Пестов С.В., Мад Е.Г. 2014. Информационная система по насекомым комплекса гнуса Северо-Востока Европейской части России. Паразитология 48 (1): 71–75. [Panyukova E.V., Pestov S.V., Madi E.G. 2014. Informacionnaya sistema po nasekomym kompleksa gnusa Severo-Vostoka Evropejskoj chasti Rossii. Parazitologiya 48 (1): 71–75. (In Russian)].
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., Наука, 287 с. [Pesenko Yu.A. 1982. Principy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyah. M., Nauka, 287 s. (In Russian)].
- Румш Л.Т. 1948. Комары Севера СССР. Паразитологический сборник ЗИН АН СССР 10: 87–95. [Rumsh L.T. 1948. Komary Severa SSSR. Parazitologicheskij sbornik ZIN AN SSSR 10: 87–95. (In Russian)].
- Сазонова О.Н. 1959. Комары рода *Aedes* Рыбинского водохранилища и обзор фауны рода *Aedes* лесной зоны Европейской части РСФСР. Труды Дарвинского гос. заповедника, Вологда, 5: 209–303. [Sazonova O.N. 1959. Komary roda *Aedes* Rybinskogo vodohranilishcha i obzor fauny roda *Aedes* lesnoj zony Evropejskoj chasti RSFSR. Trudy Darvinskogo gos. zapovednika, Vologda, 5: 209–303. (In Russian)].
- Скуфьин К.В. 1973. Методы сбора и изучения слепней. Л., Наука, 104 с. [Skuf'in K.V. 1973. Metody sbora i izucheniya slepnej. L., Nauka, 104 s. (In Russian)].
- Тютюнник Ю.Г. 2009. Ландшафтная энтомология: предмет исследования, становление. Известия РАН. Серия географическая 5: 34–43. [Tyutyunnik Yu.G. 2009. Landshaftnaya entomologiya: predmet issledovaniya, stanovlenie. Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya 5: 34–43. (In Russian)].
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М., Мысль, 222 с. [Chernov Yu.I. 1975. Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyj mir sushi. M., Mysl', 222 s. (In Russian)].
- Чурюлин Е.В., Копейкин В.В., Розинкина И.А., Фролова Н.Л., Чурюлина А.Г. 2018. Анализ характеристик снежного покрова по спутниковым и модельным данным для различных водосборов на европейской территории Российской Федерации. Гидрометеорологические исследования и прогнозы 2 (368): 120–143. [Churyulin E.V., Kopejkin V.V., Rozinkina I.A., Frolova N.L., Churyulina A.G. 2018. Analiz harakteristik snezhnogo pokrova po sputnikovym i model'nym dannym dlya razlichnyh vodosborov na evropejskoj territorii Rossijskoj Federacii. Gidrometeorol. issled. i prognozy 2 (368): 120–143. (In Russian)].
- Шарков А.А., Лобкова М.П., Усова З.В. 1984. Кровососущие комары (сем. Culicidae) и мошки (сем. Simuliidae) Европейского Севера СССР. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 152 с.

- [Sharkov A.A., Lobkova M.P., Usova Z.V. 1984. Krovososushchie komary (sem. Culicidae) i moshki (sem. Simuliidae) Evropejskogo Severa SSSR. Petrozavodsk, Karel'skij filial AN SSSR, 152 s. (In Russian)].
- Ярошенко В.А. 1997. Экология насекомых. Учебное пособие. Краснодар: Изд-во Кубанского государственного университета, 144 с. [Yaroshenko V.A. 1997. *Ekologiya nasekomyh*. Uchebnoe posobie. Krasnodar: Izd-vo Kubanskogo gosudarstvennogo universiteta, 144 s. (In Russian)].
- Яхонтов В.В. 1964. Экология насекомых. Учебное пособие. М., Высшая школа, 457 с. [Yahontov V.V. 1964. *Ekologiya nasekomyh*. Uchebnoe posobie. M., Vysshaya shkola, 457 s. (In Russian)].
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Lane J., Kaiser A. 2003. Mosquitoes and their control. Kluwer Academic. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, Plenum Publishers, 498 pp.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg, Dordrecht, London, New York, Springer, 577 pp.
- Chvála M., Lyneborg L., Moucha J. 1972. The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae). The Entomological Society of Copenhagen, Copenhagen, 508 p.
- Kholodilov I.S., Belova O.A., Morozkin E.S. et al. Geographical and Tick-Dependent Distribution of Flavi-Like Alongshan and Yanggou Tick Viruses in Russia. 2021. *Viruses* 13 (3): 458. Режим доступа: DOI: 10.3390/v13030458. URL: <https://www.mdpi.com/1999-4915/13/3/458>

HYDROLANDSCAPE METHOD OF TERRITORY ZONING: CONCEPT AND APPLICATION EXPERIENCE

E. V. Panyukova, V. V. Agasoi, S. G. Medvedev

Keywords: mosquitoes, horseflies, landscapes, hydrolandscapes, entomological zoning, classification, North-West Russia

SUMMARY

The paper describes the method and algorithm for creating the sketch-maps of hydrolandscapes to solve practical tasks of forecasting and controlling the number of mass species of blood-sucking insects such as gadflies and mosquitoes. The hydrolandscape method consists in dividing the regions into zones by content, distribution and conservation of moisture as the most important ecosystemic component. The method evaluates the influence of insufficient or excessive moisture content on the life activity of amphibiotic insects. Landscapes similar by moisture content, relief, mesoclimate, soils, vegetation and groups of blood-sucking insects are combined into hydrolandscapes. This method has been applied for different regions of the North-West of Russia (the Novgorod, Leningrad and Pskov Regions), as well as for the Komi Republic. The paper illustrates this experience. Using the hydrolandscape method, the specialists can forecast the species composition and relative abundance of blood-sucking insects in remote areas before they get developed by humans.

УДК 576.895.775:598.2

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) ПЕСЧАНОК НА КАВКАЗЕ

© 2024 г. Б. К. Котти^{a, b, *}, А. Л. Иванов^a

^a ФГАОУ ВО «Северо-Кавказский федеральный университет»,
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^b ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора,
ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

* e-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила в редакцию 10.03.2024 г.

После доработки 25.03.2024 г.

Принята к публикации 01.04.2024 г.

Подсемейство песчанковые, или песчанки (Gerbillinae), – основные компоненты биоценозов пустынь и полупустынь. Именно они служат хозяевами многих видов блох и основными носителями возбудителя этой болезни в ряде природных очагов чумы.

Проанализированы таксономическое разнообразие, характер распространения и паразито-хозяйинные связи видов блох, отмеченных в качестве паразитов песчанок на территории Кавказа. Песчанки и их блохи проникли на Кавказ из Передней Азии в плиоцене параллельно с миграцией флористических псаммофильных комплексов. В голоцене в Предкавказье с северо-востока шло вселение полупустынных и пустынных туранских видов растений, а фауна песчанок и их блох пополнилась несколькими видами и подвидами. В соответствии с расселением носителей и переносчиков, песчаночьи природные очаги чумы в Закавказье могли существовать уже в плиоцене, а в Предкавказье сформировались не ранее голоцена.

Ключевые слова: блохи, песчанки, специфичность, распространение, Кавказ, пути формирования фауны

DOI: 10.31857/S0031184724030049; **EDN:** CVHCKQ

Подсемейство песчанки представлено 17 родами, распространенными в полупустынях, пустынях и саваннах Азии и Африки. Специфическими для песчанок являются блохи 94 видов 12 родов. Они паразитируют у песчанок практически всех родов. Песчаночьи природные очаги чумы на Кавказе известны более ста лет (Дятлов и др., 2001; Онищенко, Кутырев, 2004; Кутырев, Попова, 2016). Значительное разнообразие видов блох, в том числе паразитов песчанок, от которых в природе был выделен возбудитель заболевания, их способность передавать чуму показывают возможности трансмиссии микроба (Medvedev et al., 2019, 2020, 2023; Medvedev, Verzhutsky, 2020).

Эта статья является очередной в серии публикаций, посвященных выявлению особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов блох на Кавказе и сопредельных территориях. Предыдущие работы (Котти и др., 2019, 2020, 2021;

Котти, Стахеев, 2022) были направлены на анализ видового состава, распространения, паразито-хозяйственных связей блох млекопитающих и птиц западной и восточной части Большого Кавказа, Степного Подонья, Юга России. В настоящем сообщении рассмотрены результаты многолетних исследований фауны и эпизоотического значения блох песчанок на Кавказе.

Территория, заселенная песчанками на Кавказе, включает полупустыни Терско-Кумской, Кура-Араксинской и Ленкоранской низменностей, Талыша, Приараксинских хребтов и котловин. В Предкавказье обитают тамарисковая и полуденная, в Закавказье – краснохвостая, персидская, малоазийская, полуденная песчанки, песчанки Виноградова и Даля.

В административном отношении это Российская Федерация (Ставропольский край, Республика Дагестан), Азербайджанская Республика, Республика Армения, Республика Грузия.

В Предкавказье находится Прикаспийский песчаный, в Закавказье – Закавказский равнинно-предгорный и Приараксинский низкогорный песчаночьи природные очаги чумы.

Сведения о песчанках, обитающих на территории Кавказа, изложены нами (табл. 1) на основании материалов ряда публикаций (Темботов, 1972; Шидловский, 1976; Эйгелис, 1980; Дятлов, Аванян, 1987; Павлинов и др., 1990; Тарасов, 2002; Темботова, 2015).

Таблица 1. Распределение видов песчанок на территории Кавказа

Table 1. Distribution of gerbil species in the territory of the Caucasus

Виды грызунов	Территория	Биотоп	Высотный пояс, м над ур. м.
Тамарисковая песчанка – <i>Meriones tamariscinus</i> (Pallas)	Восточное Предкавказье	Закрепленные пески	0–250
Полуденная песчанка – <i>M. meridianus</i> (Pallas)	Восточное Предкавказье, Среднеараксинская котловина	Песчаные массивы, слабо закрепленные пески	0–150, 800–900
Персидская песчанка – <i>M. persicus</i> Blanford	Малый Кавказ и Талыш	Травянистые и каменистые участки	250–2300
Краснохвостая песчанка – <i>M. libycus</i> Lichtenschtein	Кура-Араксинская низменность, предгорья Большого и Малого Кавказа	Травянистые участки	0–800
Песчанка Виноградова – <i>M. vinogradovi</i> Heptner	Среднеараксинская котловина	Травянистые участки	1500–2000
Малоазийская песчанка – <i>M. tristrami</i> Thomas	Вдоль долин Куры и Аракса	Травянистые участки	0–2000
Песчанка Даля – <i>M. dahli</i> Shidlovski	Приараксинские хребты	Бугристые полузакрепленные пески	1000–1600

В основу работы положены материалы, полученные автором во время экспедиций и стационарных наблюдений с 1983 по 2020 г. в различных районах обитания песчанок на Кавказе. Это Восточное Предкавказье, Кура-Араксинская низменность, Приараксинские хребты.

Насекомых собирали с грызунов, из их нор и гнезд, пользуясь обычными методами. Ряд сведений получили при работе с коллекциями и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, а также Армянской, Грузинской, Азербайджанской, Дагестанской противочумных станций, Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ.

Идентифицированы блохи, полученные в те же сроки от Г.А. Аветисяна, Н.С. Агаевой, Л.А. Белик, В.С. Гончарова, К.П. Кадацкой, Т.И. Казаковой, Л.И. Климовой, П.Н. Коржова, А.Н. Талыбова, В.С. Ткаченко, Г.В. Труфанова, Ш.Г. Цихистави. В общей сложности была определена видовая принадлежность свыше 45 тысяч экз. блох, собранных с песчанок, из ходов их нор и гнезд.

Среди блох по степени специфичности паразитов в выборе хозяев различали моноксенные, или ультраспецифичные виды (связаны с одним видом хозяина), олигоксенные виды (паразиты нескольких видов хозяев одного рода), плеيوксенные виды (связаны с основными хозяевами из нескольких родов одного семейства) и поликсенные виды (связаны с хозяевами, принадлежащими к разным семействам) (Балашов, 2009).

Полностью использованы материалы публикаций, перечисленных в следующем разделе. В итоге мы располагаем данными о видовом разнообразии блох всех видов песчанок фауны Кавказа. Названия грызунов приведены по: И.Я. Павлинов и др. (1990, 1995), по: А.А. Лисовский и др. (2019).

ПАЗАРИТО-ХОЗЯИНСКИЕ СВЯЗИ БЛОХ ПЕСЧАНОК НА КАВКАЗЕ

На Кавказе песчанки служат основными хозяевами для блох 12 видов (табл. 2). Ниже приведены данные об основных хозяевах, ареалах и распространении на Кавказе всех специфических и основных видов блох песчанок.

Xenopsylla conformis (Wagner, 1903). Паразит малых песчанок в Северной Африке, Передней и Центральной Азии, на Кавказе, в Нижнем Поволжье и Казахстане. На Кавказе обитает в Кура-Араксинской низменности, южных предгорьях Большого Кавказа и северных предгорьях Малого Кавказа. персидской, краснохвостой, малоазийской, полуденной песчанок, песчанки Виноградова (Савенко, 1950; Аветисян, 1959, 1970; Абесадзе и др., 1970; Куницкий, 1970; Исаева, 1971, 1983; Кадацкий, Киреева, 1971; Киреева, Кадацкий, 1971; Котти, Артюшина, 2020). Обнаружен в северо-восточной части Предкавказья (Хасаев и др., 2008).

Coptopsylla bairamaliensis Wagner, 1928. Блоха песчанок рода *Meriones* в Центральной и Передней Азии, Казахстане, Прикаспийской низменности. На Кавказе заселяет Восточное Предкавказье. Паразит полуденной и тамарисковой песчанок (Иофф, Тифлов, 1954; Бакеев и др., 1956; Тифлов и др., 1977; Чумакова, 1992; Котти, 2016; Котти, Стахеев, 2022).

C. caucasica Isayeva-Gurvich, 1950. Паразит краснохвостой, малоазийской и персидской песчанок в Куринской впадине (Исаева, 1956, 1971, 1983; Ралль и др., 1958; Емельянов и др., 1978; Котти и др., 1999).

Таблица 2. Песчанки (*Meriones*) – специфические и основные хозяева блох на территории Кавказа

Table 2. Gerbils (*Meriones*) – specific and normal hosts of fleas in the territory of the Caucasus

Вид хозяина	Виды блох
Тамарисковая песчанка	<i>Xenopsylla conformis</i> , <i>Coptopsylla bairamaliensis</i> , <i>Nosopsyllus laeviceps</i> , <i>Rhadinopsylla ucrainica</i> , <i>Stenoponia vlasovi</i>
Полуденная песчанка (Восточное Предкавказье)	<i>X. conformis</i> , <i>C. bairamaliensis</i> , <i>N. laeviceps</i> , <i>S. vlasovi</i>
Полуденная песчанка (Среднеараксинская котловина)	<i>X. conformis</i> , <i>N. iranusi</i> , <i>S. tripectinata</i>
Персидская песчанка	<i>X. conformis</i> , <i>C. lamellifer</i> , <i>N. iranusi</i> , <i>R. cecestis</i> , <i>S. tripectinata</i>
Краснохвостая песчанка	<i>X. conformis</i> , <i>C. caucasica</i> , <i>N. laeviceps</i> , <i>N. iranusi</i> , <i>Paradoxopsyllus gussevi</i> , <i>R. ucrainica</i> , <i>S. tripectinata</i>
Песчанка Виноградова	<i>X. conformis</i> , <i>C. lamellifer</i> , <i>N. iranusi</i> , <i>R. cecestis</i> , <i>S. tripectinata</i>
Малоазийская песчанка	<i>X. conformis</i> , <i>C. lamellifer</i> , <i>N. laeviceps</i> , <i>N. iranusi</i> , <i>R. cecestis</i> , <i>R. ucrainica</i> , <i>S. tripectinata</i>
Песчанка Даля	<i>X. conformis</i> , <i>N. iranusi</i>

C. lamellifer (Wagner, 1895). Центральная и Передняя Азия, Прикаспий, Кавказ. Образует ряд подвидов. На Приараксинских хребтах, в котловинах и прилегающей территории встречается *C. l. arax* Isayeva-Gurvich, 1950. Это паразит персидской, малоазийской, полуденной песчанок и песчанки Виноградова (Исаева, 1956, 1971, 1983; Аветисян, 1959, 1970). В Нижнем Поволжье обитает подвид *C. l. dubinini* Ioff, 1950.

Nosopsyllus (Gerbillophilus) laeviceps (Wagner, 1909). Ареал вида протянулся от Кавказа, Передней Азии и Нижнего Поволжья до Казахстана, Центральной Азии и Восточного Китая. На Кавказе вместе с тамарисковой и полуденной песчанками *N. l. nogaicus* Goncharov, 2011 заселяет Восточное Предкавказье (Бакеев и др., 1956; Мирзоева, 1956; Чумакова, 1992; Котти, 2016; Котти, Стахеев, 2022), а *N. l. laeviceps* обитает на краснохвостой и малоазийской песчанках в Кура-Араксинской низменности до среднего течения р. Аракс (Wagner, Argyropulo, 1934; Савенко, 1950; Куницкий, Куницкая, 1962; Куницкий, 1970; Абесадзе и др., 1970; Исаева, 1971, 1983; Емельянов и др., 1978; Котти и др., 1992)

N. (G.) iranusi Wagner, Argyropulo, 1934. Армянское и Иранское нагорья, Приараксинские возвышенности и низменности, Восточное Средиземноморье. На Кавказе обитает подвид *N. i. iranusi*. Ареал ограничен Армянским и Иранским нагорьями, Приараксинскими возвышенностями и низменностями. На северо-востоке ареала встречается совместно с *N. laeviceps*. Паразит персидской, краснохвостой, малоазийской песчанок, песчанок Виноградова и Даля (Wagner, Argyropulo, 1934; Аргиропуло, 1935; Иофф, Иванова, 1956; Smit, 1960; Куницкий, Куницкая, 1962; Klein

et al., 1963; Аветисян, 1970; Куницкий, 1970; Исаева, 1971; Фаранг-Азад, 1972; Lewis, Lewis, 1990; Ravasan et al., 2017; Keskin et al., 2018).

N. (N.) mikulini (Kunitsky et Kunitskaya, 1961). Кура-Араксинская низменность и Иранское нагорье. Находки на полуденной и персидской песчанках, других грызунах (Куницкий, Куницкая, 1962; Фаранг-Азад, 1972).

Paradoxopsyllus gussevi Mirzoyeva, 1954. Блоха грызунов в горах и предгорьях восточной части Большого Кавказа; на южных склонах паразитирует на краснохвостой песчанке (Мирзоева, 1956; Ралль и др., 1958; Бакеев и др., 1962; Исаева, 1971; Тифлов и др., 1977; Котти, 1997).

Rhadinopsylla (Rh.) cedestis Rothschild, 1913. Блоха песчанок на Кавказе, в Казахстане и Центральной Азии. На Кавказе вид распространен на Армянском нагорье, Приараксинских хребтах и котловинах на персидской, малоазийской песчанках и песчанке Виноградова (Аветисян, 1970; Исаева, 1971, 1983; Тифлов и др., 1977).

R. (Rh.) ucrainica Wagner et Argyropulo, 1934. Блоха грызунов (песчанок и полевков) в полупустынных и степных ландшафтах Восточной Европы, Кавказа, Передней и Центральной Азии. В пределах Кавказа ареал *R. u. ucrainica* занимает Предкавказье, Кура-Араксинскую низменность, предгорья Большого и Малого Кавказа. В Закавказье это паразит тамарисковой, краснохвостой, малоазийской песчанок (Wagner, Argyropulo, 1934; Аргиропуло, 1935; Иофф, Тифлов, 1954; Савенко, 1950; Ралль и др., 1958; Сырвачева, 1964; Абесадзе и др., 1970; Аветисян, 1970; Куницкий, 1970; Исаева, 1971, 1983; Киреева, Кадацкий, 1971; Емельянов и др., 1978; Шевченко и др., 1983; Котти и др., 1999; Ravasan et al., 2017; Котти, Стахеев, 2022).

Stenoponia tripectinata (Tiraboschi, 1902). Блоха песчанок, лесных и полевых мышей в Северной Африке, Южной Европе, Передней и Малой Азии. На Кавказе *S. t. insperata* Weiss, 1930 связана с персидской, краснохвостой, малоазийской песчанками, песчанкой Виноградова, на территории Кура-Араксинской низменности, в прилежащих предгорьях Большого Кавказа и на Приараксинских хребтах. В Восточном Предкавказье обнаружена на перелетных птицах (Wagner, Argyropulo, 1934; Аргиропуло, 1935; Иофф, Иванова, 1956; Ралль и др., 1958; Куницкий, Куницкая, 1962; Абесадзе и др., 1970; Аветисян, 1970; Исаева, 1971, 1983; Киреева, Кадацкий, 1971; Емельянов и др., 1978; Котти и др., 1999; Ravasan et al., 2017; Lewis, Lewis, 1990; Keskin et al., 2018).

S. vlasovi Ioff et Tiflov, 1934. Паразит тамарисковой и полуденной песчанок в Восточном Предкавказье, Нижнем Поволжье, Казахстане, Передней и Центральной Азии (Тифлов и др., 1977; Чумакова, 1992; Ravasan et al., 2017; Котти, Стахеев, 2022).

На территории Кавказа песчанки 7 видов (7% от всех видов млекопитающих Кавказа, обследованных на наличие блох) являются специфическими или основными хозяевами для блох 12 видов.

Среди рассмотренных нет ни одного моноксенного вида блох. В пределах ареала каждый вид паразита живет на всех доступных видах песчанок, т.е. является олигоксенным. Будучи, как и другие блохи, временными паразитами, песчаночьи блохи имеют ареалы, не совпадающие с ареалами хозяев. Яркий пример этого – распространение *Coptopsylla caucasica*, ограниченное песчанками в Куринской впадине. *Stenoponia tripectinata* в Закавказье обитает практически всюду, где живут основные хозяева. Поликсенные паразиты *Nosopsyllus mikulini*, *Paradoxopsyllus gussevi*, *Rhadinopsylla ucrainica* не являются специфическими для песчанок.

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ БЛОХ ПЕСЧАНОК КАВКАЗА

Неогеновый период

Согласно палеогеографическим данным, в эпоху верхнего миоцена, около 7 млн. лет назад, образовался Кавказский полуостров. Фауна была тропической (Беккер-Мегдисова, 1965; Габуния, 1973).

Гнездово-норовый паразитизм блох получил широкое распространение при образовании в неогеновом периоде обширной территории открытых, безлесных ландшафтов, населенной грызунами-норниками (Дятлов, 1989).

Поскольку песчанки преимущественно растительноядные животные, питающиеся семенами и наземными частями растений, окружающих места их обитания, то их миграция на Кавказ проходила синхронно с миграцией флористических псаммофильных элементов и комплексов из средиземноморского и среднеазиатского центров видообразования растений. Возможность таких миграционных потоков предопределяется возникшим к тому времени Альпийско-Гималайским поясом из покровно-складчатых горных сооружений на южном берегу Тетиса, простиравшихся от Гибралтара до Гималаев (Хаин, 2001; Иванов, 2022). Неоген стал начальным этапом становления ксерофильной флоры и фауны Кавказа на миграционной основе. Часть мигрировавших на Кавказ видов псаммофитов, например *Senecio schischkinianus* Sof. и *Asperula diminuta* Klok. (сем. Rubiaceae), *Isatis sabulosa* Steven ex Ledeb. (Brassicaceae) и некоторые другие, в процессе эволюции стала эндемичной, что свидетельствует о древности начала миграционных процессов.

В плиоцене начинает формироваться современная фауна млекопитающих. В частности, в отложениях плиоценового периода, наряду с костными останками вымерших, обнаруживаются и останки представителей современных родов зверей (Верещагин, 1954; Алексеева, Швырева, 1986; Тесаков, 2004; Тесаков, Письменная, 2005; Титов, 2008).

В раннем плиоцене в Евразии и Северной Африке появляются грызуны, похожие на песчанок или идентичные им (Агаджанян, 2009). Род *Meriones* рассматривается как переднеазиатский (в широком смысле) автохтон, освоивший пустыни Турана и Северной Африки (Павлинов и др., 1990).

Смена видового и родового составов фауны региона в плиоцене отмечается и среди представителей других групп животных: наземных брюхоногих моллюсков, скорпионов, прямокрылых, жуков, сетчатокрылых и двукрылых насекомых (Исаков и др., 1966; Стеклов, 1966). В плиоцене получает свое развитие сухопутная связь Кавказского региона с Южной Европой, с одной стороны, с Малой и Передней Азией, с другой. Теплый и влажный климат этого периода создает условия для обитания на Кавказе мезофильных видов, характерных для современной фауны млекопитающих и их эктопаразитов – блох.

К плиоценовым сухотлюбивым видам восточносредиземноморского (переднеазиатского) происхождения на Кавказе относятся краснохвостая, персидская, малоазийская, полуденная песчанки, песчанки Виноградова и Даля (Верещагин, 1959), а также их блохи *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus l. laeviceps*, *N. iran*, *Coptopsylla lamellifer arax*, *Rhadinopsylla cedestis*, *Stenoponia tripectinata*, а также *Rhadinopsylla ucrainica*. Большой Кавказ оказался непреодолимой преградой для расселения песчанок и их блох на север.

Четвертичный период

Четвертичный период характеризуется сменой гляциальных и ксеротермических периодов (Синицын, 1980). В периоды межледниковий Восточное Предкавказье, прикаспийская часть Дагестана и Азербайджана насыщались многочисленными полупустынными и пустынными туранскими псаммофильными флористическими элементами, такими как *Secale cereale*, *Leymus racemosus*, *Stipa caspia* (сем. Gramineae), *Eremosparton aphyllum*, *Astragalus longipetalus*, *A. karakugensis* (сем. Роaceae), *Centaurea arenaria* (сем. Asteraceae) и многими другими, а фауна грызунов пополнилась полуденной (вторично) и тамарисковой песчанками (Верещагин, 1959) и их блохами *X. conformis*, *N. Inogaicus*, *C. bairamaliensis* и *S. vlasovi*. Костные останки большой, полуденной и тамарисковой песчанок, датируемые возрастом от 9 до 5 тыс. лет тому назад, были обнаружены в Восточном Предкавказье (Мялковский, 1983).

На территории Сахаро-Гобийской биогеографической области известны активные природные очаги чумы песчаночьего типа. На всем этом пространстве многочисленны факты обнаружения чумы у грызунов и случаи заболеваний людей. Природная очаговость чумы установлена в Северной Африке в пределах пустынь Сахары, в Прикаспии, на Кавказе, в Казахстане, Передней и Центральной Азии. Специфические блохи основных носителей чумы, обитающие в этих областях, принадлежат к родам *Xenopsylla*, *Coptosylla*, *Nosopsyllus*, *Paradoxopsyllus*, *Stenoponia*, и *Rhadinopsylla*.

Блохи поражают на Кавказе песчанок всех видов. Большинство паразитов проникло сюда из Передней Азии в плиоцене параллельно с миграцией флористических псаммофильных комплексов. В голоцене в Предкавказье вместе с песколюбивыми растениями с северо-востока идет вселение таких полупустынных туранских видов, как полуденная (вторично), тамарисковая песчанки и их блохи.

В песчаночьих очагах чумы Кавказа гнездово-норовый тип паразитизма блох песчанок обеспечивает широкое распространение возбудителя чумы среди грызунов; роль основного переносчика принадлежит блохам рода *Xenopsylla* в соответствии с их высокой численностью, длительным периодом паразитирования на основном носителе и выявленной в эксперименте способностью активно передавать чуму.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на базе коллекции блох ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абесадзе Н.М., Чхеидзе Г.С., Масхарашвили П.А. и др. 1970. О природной очаговости чумы в полупустынной зоне Восточной Грузии. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 1: 7–10. [Abesadze N.M., Chedze G.S., Mascharashvili P.A. et al. 1970. O prirodnoy ochagovosti chumy v polupustinnoy zone Vostochnoy Gruzii. Osobo opasniye infekcii na Kavkaze, Stavropol, 1: 7 + 10. (in Russian)].
- Аветисян Г.А. 1959. Фауна и экология блох песчанок левобережья среднего течения р. Аракс на территории Армении. Труды Юбилейной научной конференции Азербайджанской противочумной станции. Баку, 2: 125–131. [Avetisyan G.A. 1959. Fauna I ekologiya bloch peschanok levoberezhya srednego techeniya

- r. Araks n territorii Armenii. Trudy yubileynoy nauchnoy konferencii Azerbaidzhanskoy protivochumnoy stancii, Baku, 2: 125–131. (In Russian)].
- Аветисян Г.А. 1970. Обзор фауны блох Армянской ССР. Зоологический сборник. Ереван: Издательство АН Армянской ССР, 15: 12–49. [Avetisyan H.A. 1969. A survey of the flea fauna of Armenian SSR. Zoological Papers 15: 12–49. (In Russian)].
- Агаджанян А.К. 2009. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины. М., Наука, 676 с. [Agadjanyan A.K. 2009. Melkiye mlekopitayushie pkbjwtn-pleystocena Russkoy ravnini. M., Nauka, 676 s. (In Russian)].
- Алексеева Л.И., Швырева А.К. 1986. Косякинский карьер – кладовая верхнеплиоценовой териофауны. В кн.: Федоров П. В. (ред.). Континентальный верхний плиоцен Черноморско-Каспийской области. М., Издательство АН СССР, 121–138. [Alexeeva L.I., Shwyreva A.K. 1986. Kosykinsky karier –kladovaya verchneplyocenovoy teriofauny. In: Fedorov P.V. (red.). Kontinentalnyi verchniy pliocen Chernomorsko-Kaspiyskoy oblasti. M., Izdatelstvo AN SSSR, 121–138. (In Russian)].
- Аргиропуло А.И. 1935. Блохи (Aphaniptera) Закавказья. Определительные таблицы. Труды Азербайджанского института микробиологии и эпидемиологии. Баку, 5 (1): 119–216. [Argyropulo A.I. 1935. Die Flöhe Transkaukasiens. Bestimmungstabellen. Zeitschrift des Azerbeidschaner Institut für Microbiologie 5 (1): 119–216. (In Russian)].
- Бакеев Н.Н., Карандина Р.С., Беседина К.П. 1956. Эктопаразиты гребенщиковых и полуденных песчанок Восточного Предкавказья. Труды Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, 1: 125–147. [Bakeev N.N., Karandina R.S., Besedyna K.P. 1956. Ektoparazity grebenchikovy I poludennyh peschanok Vostochnogo Predkavkazy. Trudy Nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo instituta Kavkaza I Zakavkazy. Stavropol, 1: 125–147. (In Russian)].
- Бакеев Н.Н., Дарская Н.Ф., Куницкая Н.Т., Кадацкий Н.Г., Кадацкая К.П. 1962. Норы краснохвостой песчанки Азербайджанской ССР и размещение в них блох. Труды Азербайджанской противочумной станции. Баку, 3: 205–227. [Bakeev N.N., Darskaya N.F., Kunitskaya N.T., Kadazkiy N.G., Kadazkaya K.P. 1962. Nory krasnochvostoy peschanky Azerbaidzhanskoy SSR I razmecheniye v nich bloch. Trudy Azerbaidzhanskoi protivochumnoy stanzii. Baku, 3: 205–227. (In Russian)].
- Беккер-Мегдисова Е.Э. 1965. Третичные равнокрылые Ставрополя. М., Наука, 118 с. [Bekker-Megdysova E.E. 1965. Tretichniye rovnokrylye Staropolya. M., Nauka, 118 s. (In Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с. [Balashov Ju.S. 2009. Parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. SPb., Nauka, 357 pp. (In Russian)].
- Верещагин Н.К. 1954. К истории фауны позвоночных и развития ландшафтов Ставрополя в неогене. В кн.: Материалы по изучению Ставропольского края. Ставрополь, Ставропольское книжное изд-во, 6: 169–176. [Vereschagin N.K. 1954. To the history of vertebrate fauna and development of Stavropol landscapes in Neogene. Matherials on the investigation of Stavropol Region. Stavropol. Stavropol Book Publishing House, 6: 169–176. (In Russian)].
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.–Л., Издательство АН СССР, 704 с. [Vereschagin N.K. 1959. Mammals of the Caucasus. M.–L., USSR Academia of Science Publishing House, 704 pp. (In Russian)].
- Габуния Л.К. 1973. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных. Тбилиси, Мецниереба, 138 с. [Gabuniya L.K. 1973. Belomecheskaya fauna iskorpayemyh pozvonochnyh. Tbilisi, Mezhniereba, 138 s. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф., Брюханова Л.В., Куницкая Н.Т. 1965. К методике изучения размножения блох грызунов. Работы по паразитофауне юго – запада СССР, Кишинев, 43–47. [Darskaya N.F., Bryuchanova L.V., Kunitskaya N.T. 1965. K metodike isucheniya razmnogheniya bloch gryzunov. Raboty po parazitofaune yugo-zapada SSSR, Kishinev, 43–47. (In Russian)].
- Дятлов А.И. 1989. Эволюционные аспекты в природной очаговости чумы. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 197 с. [Dyatlov A.I. 1989. Evolutsionniye aspect priridnoy ochagivosti chumi. Stavropol, Stavropolskoye knizhnoye izdatelstvo, 197 s. (In Russian)].
- Дятлов А.И., Антоненко А.Д., Гризбековский Г.М., Лабунец Н.Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь, 345 с. [Dyatlov A.I., Antonenko A.D., Grizhebovskiy G.M., Labunets N.F. 2001. Natural plague focality in the Caucasus. Stavropol, 345 pp. (In Russian)].
- Дятлов А.И., Аванян Л.А. 1987. Обоснование видового ранга для двух подвидов полуденной песчанки (*Meriones*, Rodentia, Cricetidae). Зоологический журнал 66 (7): 1069–1074. [Dyatlov A.I., Avanyan L.A. 1987. Substantiation of the species rank for two subspecies of gerbils (*Meriones*, Cricetidae, Rodentia). Zoologicheskyy zhurnal 66 (7): 1069–1074. (In Russian)].
- Емельянов П.Ф., Шашникова Н.В., Джебраилов Д.Д. 1978. О биоценотической структуре мезоочага чумы в Северо – Западном Азербайджане. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 34–36.

- [Emelyanov P.F., Shashnikova N.V., Djebrailov D.D. 1978. O biocenoticheskoy structure mezoochaga chumy v Severo-Zapadnom Azerbaidzhane. Osobo opasniye infekcii na Kavkaze. Stavropol, 34–36. (In Russian)].
- Иванов А.Л., 2022. Эндемики флоры Российского Кавказа и модель флорогенеза. Ставрополь, Издательств СКФУ, 144 с. [Ivanov A.L. 2022. Endemiki flory Rossiyskogo Kavkaza I model florogeneza. Stavropol Izdatelstvo SKFU, 144 s. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Иванова М.А. 1956. Aphaniptera Армении. Зоологический сборник. Ереван, изд-во АН Арм. ССР, 9: 21–31. [Ioff I.G., Ivanova M.A. 1956. Aphaniptera Armenii. Zoologicheskii sbornik. Erevan, izd-vo AN Arm. SSR, 9: 21–31. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Тифлов В.Е., 1954. Определитель блох (Suctoria – Aphaniptera) Юго-Востока СССР. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 201 с. [Ioff I.G., Tiflov V.E. 1954. Key to identification of fleas (Suctoria – Aphaniptera) of South-East of the USSR. Stavropol, Stavropolskoe knizhnoe izdatelstvo, 201 pp. (In Russian)].
- Исаева Э.В. 1956. Материалы к изучению блох краснохвостой песчанки в Азербайджане. Труды Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, 1: 167–177. [Isayeva E.V. 1956. Materyaly k isucheniyu bloch krasnochvostoy peschanki v Azerbaidjane. Trudy Nauchno-Issledovatel'skogo protivochumnogo instituta Kavkaza i Zakavkazya. Stavropol, 1: 167–177. (In Russian)].
- Исаева Э.В. 1971. Обзор фауны блох (Siphonaptera) Азербайджана. Проблемы особо опасных инфекций 1(17): 177–195. [Isayeva E.V. 1971. Obzor fauny bloch (Siphonaptera) Azerbaydjana. Problemy osobo opasnykh infekziy 1(17): 177–195. (In Russian)].
- Исаева Э.В. 1983. Блохи (Siphonaptera) грызунов и некоторых других животных Азербайджана. Ставрополь. Деп. в ВИНТИ АН СССР 17.08.1983. № 4764. 42 с. [Isayeva E.V. 1983. Blochi gryzunov I nekotorykh drugih zhivotnykh Azerbadzhana. Stavropol. Dep. v VINITI AN SSSR 17.08.1983. № 4764. 42 pp. (In Russian)].
- Исаков Ю.А., Зими́на Р.П., Панфилов Д.В. 1966. Животный мир. Кавказ. М., Наука, 256–304. [Isakov Yu.A., Zimina R.P., Panfilov D.V. 1966. Zhivotniy mir. Kavkaz. M., Nauka, 256–304 (In Russian)].
- Кадацкий Н.Г., Киреева А.М. 1971. Ландшафтное распределение и численность блох полевков и песчанок в Талыше и Ленкоранской низменности. Проблемы особо опасных инфекций 6 (22): 85–93. [Kadazkiy N.G., Kireeva A.M. 1971. Landshaftnoye raspredeleniye I chislennost bloch polevok I peschanok v Talyshe I Lenkoranskoj nzennosti. Problemy osobo opasnykh infekziy 6 (22): 85–93. (In Russian)].
- Киреева А.М., Кадацкий Н.Г. 1971. Фауна блох Талыша и Ленкоранской низменности. Проблемы особо опасных инфекций. 6 (22): 77–84. [Kireeva A.M., Kadazkiy N.G. 1971. Fauna bloch Talysha I Lenkoranskoj nizmennosti. Problemy osobo opasnykh infekziy 6 (22): 77–84. (In Russian)].
- Котти Б.К. 1997. Интересные находки блох на Кавказе. Фауна Ставрополя. Ставрополь, 8: 38–40. [Kotti B.K. 1997. Interesniye nachdki bloch na Kavkaze. Fauna Stavropolya. Stavropol, 8: 38–40. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2014. Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа. Ставрополь, СКФУ, 132 с. [Kotti B.K. 2014. Species diversity of fleas (Siphonaptera) in the Caucasus. Stavropol, NCFU, 132 pp. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2015. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Большом Кавказе. Паразитология 49 (4): 289–303. [Kotti B.K. 2015. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Great Caucasus. Parazitologiya 49 (4): 289–303. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2016. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц в Предкавказье. Паразитология 50 (6): 460–470. [Kotti B.K. 2016. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Ciscaucasia. Parazitologiya 50 (6): 460–470. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2018. Распространение и специфичность паразито-хозяйинных связей блох (Siphonaptera) на Центральном Кавказе. Паразитология 52 (6): 463–475. [Kotti B.K. 2018. Distribution and host-parasite relations of fleas (Siphonaptera) in the Central Caucasus. Parazitologiya 52 (6): 463–475. (In Russian)].
- Котти Б.К., Агаева Н.С., Ткаченко В.С. 1992. Биотопическое распределение блох краснохвостой песчанки на Восточном Апшероне. Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики. Алма-Ата, 2: 352–355. [Kotti B.K., Agayeva N.S., Tkachenko V.S. 1992. Biotoicheskoye raspredeleniye bloch krasnochvostoy peschanki na vostochnom Apsherone. Organizatsiya eidnadzora pri chume i mery eyo profilaktiki. Ama-Ata, 2: 352–355. (In Russian)].
- Котти Б.К., Агаева Н.С., Мамедов О.М. 1999. Блохи краснохвостой песчанки в Восточной Джебйранчели. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 31–32. [Kotti B.K., Agayeva N.S., Mamedov O.M. 1999. Blochi krasnochvostoy peschanki v Vostochnoy Dzheirancheli. Medicinskaya parazitologiya i parazitarniye bolezni 3: 31–32. (In Russian)].
- Котти Б.К., Артюшина Ю.С. 2020. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Восточном Кавказе. Паразитология 54 (5): 430–440. [Kotti B.K., Artyushina J.S. 2020. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Eastern Caucasus. Parazitologiya 54 (5): 430–440. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S123456780605006>

- Котти Б.К., Забашта А.В. 2018. К изучению фауны блох птиц и млекопитающих Ростовской области. Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества: материалы XI международной научно-практической интернет-конференции «Актуальные вопросы энтомологии» (22 октября 2018 г.). 14. Ставрополь, Параграф, 95–98. [Kotti B.K., Zhabashta A.V. 2018. Materials for studying of the birds and mammals flea fauna in Rostov region. Works of the Stavropol department of Russian entomological society: Materials of XI International practical-science internet-conference «The present-day problems of entomology» (22.10.2018). Iss. 14. Stavropol, Paragraph, 95–98. (In Russian)].
- Котти Б.К., Стахеев В.В., Жильцова М.В. 2019. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих лесного пояса Западного Кавказа. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 30–36. [Kotti B.K., Stakheev V.V., Zhiltsova M.V. 2019. Fleas (Siphonaptera) of small mammals in the forest altitudinal belt of Western Caucasus. Medical parasitology and parasitic diseases 2: 30–36. (In Russian)]. <https://doi.org/10.33092/0025-8326>
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 504–514. [Kotti B.K., Zhiltsova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. Parazitologiya 53 (6): 504–514. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719060061>
- Котти Б.К., Стахеев В.В., Забашта А.В. 2020. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих степного Подонья. Наука. Инновации. Технологии 4: 7–14. [Kotti B.K., Stakheev V.V., Zhabashta A.V. 2020. Fleas (Siphonaptera) of small mammals in steppe of Don region. Science. Innovations. Technologies 4: 7–14. (In Russian)].
- Котти Б.К., Климова Л.И., Ермолова Н.В., Артюшина Ю.С., Бамматов Д.М. 2021. Блохи (Siphonaptera) грызунов Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Паразитология 55 (5): 398–407. [Kotti B.K., Klimova L.I., Ermolova N.V., Artyushina J.S., Bammатов D.M. 2021. Fleas (Siphonaptera) of rodents in the East Caucasus highland natural plague focus. Parazitologiya 55 (5): 398–407. (In Russian)].
- Котти Б.К., Стахеев В.В. 2022. Блохи (Siphonaptera) на Юге России. Паразитология 56 (4): 282–293. [Kotti B.K., Stakheev V.V. 2022. Fleas (Siphonaptera) in the South of Russia. Parazitologiya 56 (4): 282–293. (In Russian)].
- Куницкий В.Н. 1970. Очерк сравнительной экологии блох песчанок Юго-Западного Азербайджана. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 153–227. [Kunickii V.N. 1970. Ocherk sravnitel'noj ekologii bloh peschanok Yugo-Zapadnogo Azerbajdzhana. Perenoschiki osobo opasnyh infekcij i bor'ba s nimi. Stavropol', 153–227. (In Russian)].
- Куницкий В.Н., Куницкая Н.Т. 1962. Блохи Юго-Западного Азербайджана. Труды Азербайджанской противочумной станции. Баку, 3: 156–159. [Kunickii V.N., Kunitskaya N.T. 1962. Blokhi Yugo-Zapadnogo Azerbajdzhana. Trudi Azerbajdzhanskoi protivochumnoi stantsii. Baku, 3: 156–159. (in Russian)].
- Кутырев В.В., Попова А.Ю. 2016. Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья. Саратов, Амирит, 248 с. [Kutyrev V.V., Popova A.Yu. 2016. Inventory of epidemic and epizootic manifestations of plague on the territory of the Russian Federation and neighboring countries. Saratov, Amirit, 248 pp. (In Russian)].
- Кучерук В.В., Дарская Н.Ф. 1981. Блохи песчанок: хозяева, распространение, родственные связи. Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 198–203. [Kucheruk V.V., Darskaya N.F. 1981. Blochi peschanok: chozyaeva, rasprostraneniye, rodstvenniye svyazi. Ekologiya imedizinkoye znachenije peschanok fauny SSSR. M., 198–203. (In Russian)].
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России. Список видов и прикладные аспекты. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 193 с. [Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glazov D.M. 2019. Mammals of Russia. Species list and applied issues. Moscow, KMK Scientific Press, 193 pp. (In Russian)].
- Мирзоева М.Н. 1956. Материалы по фауне блох Грозненской области. Труды Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, 1: 148–157. [Mirzoeva M.N. 1956. Materialy po faune bloh Groznenskoy oblasti. Trudy Nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo instituta Kavkaza i Zakavkaz'ya. Stavropol', 1: 148–157. (In Russian)].
- Миронов Н.П., Карпузиди К.С., Климченко И.З. и др. 1965. Источники и переносчики чумы и туляремии. М., Медицина, 195 с. [Mironov N.P., Karpuzidi K.S., Klimchenko I.Z. et al. 1965. Sources and vectors of plague and tularemia. M., Medicine, 195 pp. (In Russian)].
- Мялковский В.А. 1983. К оценке видового состава и динамики фауны мелких млекопитающих Терско-Кумского междуречья в голоцене. История и эволюция современной фауны грызунов. М., Наука, 237–255. [Myalkovskij V.A. 1983. K ocenke vidovogo sostava i dinamiki fauny melkih mlekopitayushchih Tersko-Kumskogo mezhdurech'ya v golocene. Istoriya i evolyuciya sovremennoj fauny gryzunov. M., Nauka, 237–255. (In Russian)].

- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с. [Onischenko G.G., Kutyrev V.V. 2004. Natural plague foci of the Caucasus, the Caspian Sea, Central Asia and Siberia M., Meditsina, 192 pp. (In Russian)].
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. М., Наука, 368 с. [Pavlinov I.Ya., Dubrovskij Yu.A., Rossolimo O.L., Potapova E.G. 1990. Peschanki mirovoj fauny. M., Nauka, 368 s. (In Russian)].
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia M., Изд-во Московского университета, 239 с. [Pavlinov I.Ya., Yahontov E.L., Agadzhanian A.K. 1995. Mlekopitayushchie Evrazii. I. Rodentia M., Izd-vo Moskovskogo universiteta, 239 s. (In Russian)].
- Ралль Ю.М., Косминский Р.Б., Карандина Р.С. 1958. Очерк низкогогорного хребта Боздаг как природного очага чумы. Ставрополь, Изд-во газеты «Ставропольская правда». 63 с. [Rall' Ya.M., Kosminskij R.B., Karandina R.S. 1958. Ocherk nizkogornogo hrebta Bozdag kak prirodnogo ochaga chumy. Stavropol', Izd-vo gazety «Stavropol'skaya pravda», 63 s. (In Russian)].
- Савенко Р.Ф. 1950. Материалы к фауне блох (Aphaniptera) Грузии. Труды Института зоол. АН ГССР. Тбилиси, 9: 103–116. [Savenko R.F. 1950. Materialy k faune bloch (Aphaniptera) Gruzii. Trudy Instituta zool. AN GSSR. Tbilisi, 9: 103–116. (In Russian)].
- Синицын В.М. 1980. Введение в палеоклиматологию. Л., Недра, 248 с. [Sinicyn V.M. 1980. Vvedenie v paleoklimatologiyu. L., Nedra, 248 s. (In Russian)].
- Стеклов А.А. 1966. Наземные моллюски неогена Предкавказья и их стратиграфическое значение. М., Наука, 261 с. [Steklov A.A. 1966. Nazemnye mollyuski neogena Predkavkaz'ya i ih stratigraficheskoe znachenie. M., Nauka, 261 s. (In Russian)].
- Сырвачева Н.Г. 1964. Материалы к фауне блох Кабардино-Балкарской АССР. Труды Армянской противочумной станции. Ереван, 3: 389–405. [Syrvacheva N.G. 1964. Materialy k faune bloh Kabardino-Balkarskoj ASSR. Trudy Armyanskoj protivochumnoj stancii. Erevan, 3: 389–405. (In Russian)].
- Тарасов М.П. 2002. Определитель грызунов и зайцеобразных Северного Кавказа. Ставрополь, издательство Ставропольского института им. В.Д. Чурсина, 81 с. [Tarasov M.P. 2002. Opredelitel gryzunov i зайцеобразных Severnogo Kavkaza. Stavropol, Stavropol institute im. V.D. Chursina, 81 pp. (In Russian)].
- Темботов А.К. 1972. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, Эльбрус, 245 с. [Tembotov A.K. 1972. Geografiya mlekopitayushchih Severnogo Kavkaza. Nal'chik, El'brus, 245 s. (In Russian)].
- Темботова Ф.А. 2015. Млекопитающие Кавказа и омывающих его морей. М., Товарищество научных изданий КМК, 352 с. [Tembotova F.A. 2015. Mlekopitayushchie Kavkaza i omyvayushchih ego morej. M., Товарищество научных изданий КМК, 352 s. (In Russian)].
- Тесаков А.С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М., Наука, 247 с. [Tesakov A.S. 2004. Biostratigraphy of middle Pliocene – Eopleistocene of Eastern Europe. Moscow, Nauka, 247 p. (In Russian)].
- Тесаков А.С., Письменская Г.А. 2005. Новые данные по ископаемым млекопитающим из верхнеплиоценовых отложений Восточного Ставрополя. В кн.: Подобина В.М. (ред.). Эволюция жизни на Земле. Томск, Издательство Томского государственного университета, 309–314. [Tesakov A.S., Pis'menskaya G.A. 2005. Novye dannye po iskopaemyim mlekopitayushchim iz verhnepliocenovykh otlozhenij Vostochnogo Stavropol'ya. V kn.: Podobina V.M. (red.). Evolyuciya zhizni na Zemle. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, 309–314. (In Russian)].
- Титов В.В. 2008. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону, Издательство ЮНЦ РАН, 264 с. [Titov V.V. 2008. Krupnye mlekopitayushchie pozdnego pliocena Severo-Vostochnogo Priazov'ya. Rostov-na-Donu, Izdatel'stvo YuNC RAN, 264 s. (In Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 278 с. [Tiflov V.E., Scalon O.I., Rostigayev B.A. 1977. Opredelitel blokh Kavkaza. Stavropol, Stavropolskoye knizhnoye izdatelstvo, 278 pp. (In Russian)].
- Фаранг-Азад А. 1972. Материалы по фауне блох Ирана. Паразитология 6 (6): 513–521. [Farhang-Azad A. 1972. Materialy po faune bloh Irana. Parazitologiya 6 (6) 513–521. (In Russian)].
- Хаин В.Е., 2001. Тектоника континентов и океанов (год 2000). М., Научный мир, 606 с. [Hain V.E., 2001. Tektonika kontinentov i okeanov (god 2000). M., Nauchnyj mir, 606 s. (In Russian)].
- Хасаев С.М., Бацына Т.Ф., Умалатов У.М. и др. 2008. О расширении ареала блохи Xenopsylla conformis в Прикаспийском (Северо-Западном) песчаном очаге чумы. Современные технологии в реализации глобальной стратегии борьбы с инфекционными болезнями. Волгоград, 300–301. [Hasaev S.M., Vasyuna T.F., Umalatrov U.M. i dr. 2008. O rasshirenii areala blohi Xenopsylla conformis v Prikaspijskom (Severo-Zapadnom) peschanom ochage chumy. Sovremennye tekhnologiiiv realizacii global'noj strategii bor'by s infekcionnymi boleznyami. Volgograd, 300–301. (In Russian)].
- Чумакова И.В. 1992. Блохи песчанок Ногайской степи. Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики. Алма-Ата? 3: 428–430. [Chumakova I.V. 1992. Blohi peschanok Nogajskoj stepi. Organizaciya epidnadzora pri chume i mery ee profilaktiki. Alma-Ata? 3: 428–430. (In Russian)].

- Шевченко З.Г., Петрова Л.Р., Стриханова Е.В., Сухинин Н.С. 1983. Материалы к изучению фауны блох Краснодарского края. Эпидемиология и профилактика чумы и холеры. Саратов? 83–86. [Shevchenko Z.G., Petrova L.R., Strihanova E.V., Suhinin N.S. 1983. Materialy k izucheniyu fauny bloh Krasnodarskogo kraya. Epidemiologiya i profilaktika chumy i holery. Saratov, 83–86. (In Russian)].
- Шевырева Н.С. 1983. Грызуны (Rodentia, Mammalia) неогена Евразии и Северной Африки – эволюционная основа плейстоценовой и современной фауны грызунов Палеарктики. История и эволюция современной фауны грызунов. М., Наука, 9–145. [Shevyreva N.S. 1983. Gryzuny (Rodentia, Mammalia) neogena Evrazii i Severnoj Afriki – evolyucionnaya osnova plejstocenovoj i soremennoj fauny gryzunov Palearktiki. Istoriya i evolyuciya sovremennoj fauny gryzunov. M., Nauka, 9–145. (in Russian)].
- Шидловский М.В. 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси, Мецниереба, 255 с. [Shidlovskij M.V. 1976. Opredelitel' gryzunov Zakavkaz'ya. Tbilisi, Mecniereba, 255 s. (In Russian)].
- Эйгелис Ю.К. 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов, Изд-во Саратовского университета, 262 с. [Ejgelis Yu.K. 1980. Gryzuny Vostochnogo Zakavkaz'ya i problema ozdorovleniya mestnyh ochagov chumy. Saratov, Izd-vo Saratovskogo universiteta, 262 s. (In Russian)].
- Keskin A., Hastriter W., Beaucournu J.-C. 2018. Fleas (Siphonaptera) of Turkey: species composition, geographical distribution and host associations. Zootaxa 2: 211–228.
- Klein J., Mofidi C., Chamsa M., Karimi Y., Bahmanyar M., Seydian B. 1963. Les puces (Insecta, Siphonaptera) de l'Iran. Bull. Soc. Path. Exotique 56 (3): 533–550.
- Lewis R.E., Lewis J.H. 1990. An annotated checklist of the fleas (Siphonaptera) of the Middle East. Fauna of Saudi Arabia 11: 251–276.
- Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of plague pathogens: the flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1): 45–57.
- Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera), Vectors of plague pathogens: the flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a parasite of ground squirrels of the genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5): 565–579.
- Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of vectors of plague pathogens: polyhostal parasites, fleas of the genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrihopsyllidae). Entomological Review 100 (9): 1218–1235. DOI: 10.31857/S1234567806030037
- Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2023. Palaearctic flea species of the genus *Xenopsylla* (Siphonaptera: Pulicidae) parasitic on gerbils (*Rhombomys*, *Meriones*) and their role in natural plague foci. Entomological Review 103 (7): 401–421.
- Ravasan N.M., Fard S.S., Beaucournu J.-C., Laudisoit A., Mostafavi E.. 2017. The fleas (Siphonaptera) of Iran: diversity, host range and medical importance. PloS neglected tropical diseases. 11(1): 1–24.
- Smit F.G.A.M. 1960. New Siphonaptera from Eastern Mediterranean countries. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomology 8 (8): 335–366.
- Wagner J., Argyropulo A. 1934. Aphanipterenfauna des Aserbeidschan (östlicher Teil Transkaukasiens) nebst Bemerkungen über die Gattung *Nosopsyllus* Jord.. Zeitschrift für Parasitenkunde 7 (2): 217–232.

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF GERBILS IN THE CAUCASUS

B. K. Kotti, A. L. Ivanov

Keywords: fleas, gerbils, host specificity, distribution, Caucasus, fauna formation

SUMMARY

Representatives of the gerbil subfamily (Gerbillinae) are the main components of biocenoses in deserts and semi-deserts. They are the hosts of many flea species and the main vectors of the causative plague agent in a number of natural plague foci.

The taxonomic diversity, distribution pattern and host-parasite relationships of flea species noted as parasites of gerbils in the Caucasus are analyzed. Gerbils and their fleas entered the Caucasus from southwest Asia in the Pliocene in parallel to the migration of floral psammophilic complexes. In the Holocene, semi-desert and desert Turanian plants were introduced from the northeast to the Pre-Caucasus, and the fauna of gerbils and their fleas was replenished with several species and subspecies. In accordance with the settlement of carriers and vectors, sandy natural plague foci in Transcaucasia could have existed already in the Pliocene, and in the Pre-Caucasus they were formed no earlier than the Holocene.

УДК 595.773.4

ВОЗБУДИТЕЛИ ГАСТРОФИЛЕЗА НЕПАРНОКОПЫТНЫХ В СТЕПНОМ СТАЦИОНАРЕ «ОРЕНБУРГСКАЯ ТАРПАНИЯ»

© 2024 г. Е. Н. Кузьмина^{а, *}, Д. А. Грудинин^{а, **}

^аИнститут степи ОФИЦ УрО РАН,
Пионерская 11, Оренбург, 460000 Россия

* e-mail: 2001_vet@mail.ru

** e-mail: grudininda@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.12.2023 г.

После доработки 19.02.2024 г.

Принята к публикации 21.02.2024 г.

Исследована фауна гастрофилид на материале сборов яиц и личинок 1–3 стадии развития оводов семейства Gasterophilidae от киянки и лошадей Пржевальского научного степного стационара «Оренбургская Тарпания» и домашних лошадей, содержащихся на территории поселка Сазан.

В Оренбургской области обитают *G. haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *G. inermis* (Brauer, 1858), *G. intestinalis* (De Geer, 1776), *G. nasalis* (Linnaeus, 1758) and *G. pecorum* (Fabricius, 1794). Авторами выполнены определения *G. intestinalis* и *G. nasalis*. Выявлено, что *G. intestinalis* является наиболее часто встречающимся видом, паразитирующим у непарнокопытных. Интенсивность инвазии лошадей Пржевальского и киянки оказалась невысокой. Экстенсивность инвазии лошадей Пржевальского составила 100%.

Ключевые слова: Оренбургская Тарпания, лошадь Пржевальского, киянка, желудочный овод, гастрофилез, Gasterophilidae

DOI: 10.31857/S0031184724030050; **EDN:** CVAJYR

Оводные мухи имеют эпизоотологическое и эпидемиологическое значение, поскольку не только представляют собой часть синантропного комплекса, но и принимают участие в процессах трансмиссивной передачи возбудителей инфекционных агентов человека и животных (Трухачев, 2011).

В настоящее время уделяется особое внимание вопросам распространения желудочных оводов, их идентификации, особенностям течения миазов, интенсивности заражения и терапии животных. Остаются малоизученными видовой состав, ареал, биология, популяционная экология, фенология, онтогенез и функционирование системы «паразит – хозяин» при гастрофилезе непарнокопытных (Ibrayev et al., 2015; Li et al., 2019b).

Для территории европейской части, в том числе в Италии, отмечены снижение биоразнообразия и риски исчезновения популяций Gasterophilidae. Среди основных причин – применение антипаразитарных средств широкого спектра действия и снижение поголовья непарнокопытных.

Сохранение диких животных, увеличение их численности и обогащение видового состава является одной из задач стационара «Оренбургская Тарпаниа». Интродукция степных копытных в регионе обуславливает расширение и накопление паразитарных очагов в природных биотопах. Инвазии диких животных могут оказывать существенное влияние на их численность в природе, так как во многих случаях могут приводить к массовому поражению и гибели.

Копытные животные были завезены в научный стационар для восполнения утраченного компонента экологических систем степей Оренбургской области. Реинтродуцированные животные проходили акклиматизацию к совокупности факторов среды обитания, в том числе к воздействию новых паразитических агентов, характерных для данной местности.

Представители сем. *Gasterophilidae* исключительно на личиночной стадии онтогенеза являются облигатными высокоспецифичными паразитами млекопитающих (Грунин, 1953; Zumpt, 1965; Li et al., 2019a). Эти паразитические мухи, исключая *G. pecorum*, откладывают яйца на разных участках тела хозяина, имеющих волосной покров. Зрелые личинки 1-й стадии развития самостоятельно выходят из яиц и внедряются в неповрежденные участки кожи и слизистой оболочки непарнокопытных, вызывая миазы (Zumpt, 1965; Colwell, 2006; Huang et al., 2016; Сивкова, Федорова, 2018). Мигрирующие личинки паразитируют в органах желудочно-кишечного тракта хозяина около 9-11 месяцев, вызывая механические повреждения этих органов (Грунин, 1953, 1955; Zumpt, 1965; Li et al., 2019a; Jose et al., 2016; Zhang K. et al., 2021; Kuzmina, Grudin, 2021). Если личинок немного, они не наносят большого вреда здоровью хозяина. При сильном заражении наблюдаются гингивит, перитонит, сильные желудочные кровотечения, анемия, тяжелое истощение и закупорка вплоть до прободения желудочно-кишечного тракта (Грунин, 1955; Li et al., 2019b). Созревшие личинки 3-й стадии развития эвакуируются с каловыми массами для последующего окукливания.

Выявлена статистически значимая зависимость между количеством личинок, находящихся в слизистой оболочке желудка, и степенью тяжести вторичного изъязвления слизистой оболочки желудка (Грунин, 1955; Zumpt, 1965; Jose et al., 2016). Язвы, ежегодно возникающие на одних и тех же участках слизистой оболочки желудка, нередко приводят к развитию злокачественных новообразований. При высокой интенсивности инвазии (1000–1800 ед.) продвижение пищевых масс затруднено, что вызывает дилатацию желудка и, как следствие, колики (Грунин, 1955; Zumpt, 1965).

На сегодняшний день в мире описаны девять видов семейства *Gasterophilidae* (табл. 1) (Li et al., 2019a, b; Huang et al., 2016; Zhang et al., 2021). Очевидно, что всеветное распространение семейства стало возможным благодаря переходу на домашних непарнокопытных (Zhang et al., 2018). Основными хозяевами *G. nasalis* являются зебра (*E. quagga burchellii*), домашняя лошадь (*E. ferus caballus*), осел (*E. africanus asinus*), монгольский дикий осел (*E. hemionus hemionus*) и лошадь Пржевальского (*E. ferus przewalskii*). *G. intestinalis* является паразитом для домашней лошади, осла, монгольского дикого осла (*E. hemionus hemionus*) и лошади Пржевальского (Li et al., 2019a, b; Jose et al., 2016).

В Китае обнаружены популяции *G. haemorrhoidalis*, *G. inermis*, *G. intestinalis*, *G. nasalis*, *G. nigricornis* и *G. pecorum*, причем последний вид является самым многочисленным. Вероятно, это связано с более высоким биоразнообразием непарнокопытных хозяев паразитов (лошади Пржевальского, монгольские дикие лошади, домашние

лошади и ослы) и меньшим использованием антипаразитарных препаратов, нежели в Европе (Huang et al., 2016; Li et al., 2019b). У реинтродуцированных лошадей Пржевальского, в отличие от диких монгольских ослов, отмечена значительно более высокая интенсивность инвазии *Gasterophilus* spp., что может указывать и на их более высокую чувствительность к паразитам (Huang et al., 2016).

Таблица 1. Перечень видов *Gasterophilus* мировой фауны и территории Оренбургской области

Table 1. List of *Gasterophilus* species of the world fauna and those found in the Orenburg Province

Мировая фауна	Фауна Оренбуржья
<i>G. haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	+
<i>G. inermis</i> (Brauer, 1858)	+
<i>G. intestinalis</i> (De Geer, 1776)	+
<i>G. nasalis</i> (Linnaeus, 1758)	+
<i>G. pecorum</i> (Fabricius, 1794)	+
<i>G. ternicinctus</i> (Gedoelst, 1912)	–
<i>G. flavipes</i> (Oliver, 1811)	–
<i>G. meridionalis</i> (Pillers & Evans, 1926)	–
<i>G. nigricornis</i> (Loew, 1863)	–

На территории Казахстана описаны *G. intestinalis*, *G. haemorrhoidalis*, *G. nasalis* и *G. pecorum* (Ibrayev et al., 2015).

На территории Российской Федерации видовое распространение желудочных оводов следующее. Установлено, что в центральной Якутии обитают *G. intestinalis*, *G. veterinus*, *G. haemorrhoidalis*, *G. nigricornis*, *G. pecorum* (Reshetnikov et al., 2014; Барашкова, 2019). На территории Чеченской Республики для непарнокопытных характерны *G. intestinalis* и *G. veterinus* (Вацаев и др., 2018). В Алтайском крае выявлены шесть видов, из которых доминирующим видом является *G. intestinalis*, а субдоминирующим – *G. haemorrhoidalis*; представлены также виды *G. veterinus*, *G. nigricornis*, *G. inermis* и *G. pecorum* (Понамарев и др., 2016).

Ландшафтные и климатические особенности (континентальная суровость, жаркое сухое лето, морозная и малоснежная зима и скудное количество осадков) Оренбургской области являются ключевыми факторами, обуславливающими разнообразие энтомофауны (Ни, 2005). При этом отряд Diptera в Оренбургской области является наименее изученным (Немков, 2011).

Фауна желудочных оводов в Оренбургской, ранее Чкаловской, области описана в монографиях Грунина (1953, 1955), определен видовой состав: *G. intestinalis*, *G. pecorum*, *G. veterinus*, *G. haemorrhoidalis*, *G. inermis*. Ссылки на эти данные приведены в работе Непоклонова с соавторами,(1980).

В Оренбургской области находится единственный степной заповедник «Оренбургский» с первозданным природным наследием. Именно на этих территориях находится центр реинтродукции лошади Пржевальского, который создан специально для реализации программы по восстановлению и сохранению лошадей Пржевальского в степях Оренбуржья. У этих животных были обнаружены желудочные оводы *Gastrophilus* spp. (Христиановский, 2019; Zharkikh et al., 2019; Zvegintsova, 2019).

По официальным данным министерства сельского хозяйства, торговли, пищевой и перерабатывающей промышленности Оренбургской области, специалисты ветеринарной службы в регионе систематически проводят диагностические исследования и лечебно-профилактические обработки с использованием препаратов широкого спектра действия против возбудителей инвазионных заболеваний продуктивных животных. В 2019 г. были обработаны 374 лошади от гастрофилеза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

«Оренбургская Тарпания» является местом обитания коллекции степных копытных животных Института степи. Лошади Пржевальского (*Equus ferus przewalskii*) и двугорбые верблюды (*Camelus bactrianus*) для этой территории не являются традиционными видами копытных, вместе они составляют центральноазиатский фаунистический комплекс. Кроме того, разводятся кианги (*Equus kiang*), или полуослы, которые являются разновидностью куланов, и яки домашние (*Bos grunniens*) как представители тибетского фаунистического комплекса (Христиановский, 2021). Из аборигенных для данной территории представителей содержатся пуховые козы (*Capra hircus*).

В период 2020–2022 г. были проведены исследования преимагинальных фаз развития паразитических насекомых сем. *Gasterophilidae*.

В этой работе приведены данные о видах паразитов *Gasterophilus haemorrhoidalis*, *G. inermis*, *G. intestinalis*, *G. nasalis* (= *veterinus*), *G. nigricornis* и *G. pecorum*.

Были собраны яйца оводов с лошадей Пржевальского и домашних лошадей (шея, грудная клетка, передние конечности) поселка Сазан в период 2020–2022 г. с августа по октябрь. С участков тела каждой домашней лошади собирали по 90–100 яиц. В отличие от них, животные стационара дикие и находятся в стационаре на полувольном содержании. Поэтому от каждой лошади Пржевальского собрали 10–20 яиц. На шерстом покрове лошадей Пржевальского яйца плохо различимы – цвет яиц схож с цветом шерсти животного. По киангам нет данных по обсемененности, так как животные очень пугливы.

В течение летнего периода наблюдали отхождение личинок сем. *Gasterophilidae* 3-й стадии развития у непарнокопытных. Вышедшие на окукливание личинки определены по морфологическим признакам (Грунин, 1953, 1955).

В период 2020–2022 г. проведены патологоанатомические вскрытия трех лошадей Пржевальского и одного кианга. Количественная характеристика вскрытых животных и полученных личинок сем. *Gasterophilidae* отражена в табл. 2. Причиной смерти животных оводовые инвазии не являлись. Полученные личинки 2-го и 3-го возрастов были зафиксированы в этаноле.

Рассчитывали интенсивность инвазии как среднее количество паразитов у одной особи и экстенсивность инвазии как количество особей вида, зараженных гельминтами, по отношению ко всему числу исследованных особей.

Таблица 2. Результаты вскрытия павших животных

Table 2. Autopsy results of the dead animals

Вид, пол, возраст животного	Дата вскрытия	Причина гибели	Локализация личинок	Вид, количество и возраст личинок
1	2	3	4	5
Лошадь Пржевальского, кобыла, 2 года	2020	Разрыв брюшной стенки, выход и разрыв петель ободочной кишки	Двенадцатиперстная кишка	<i>G. nasalis</i> , 1 личинка, 2 стадия 1 личинка, 3 стадия

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continuation

1	2	3	4	5
Кианг, самка, 9 лет	Май, 2021	Укус степной гадюки и интоксикация ядом	Пилорическая часть желудка	<i>G. intestinalis</i> , 172 личинки, 3 стадии
Лошадь Пржевальского, кобыла, 6 лет	Январь, 2022	Асфиксия, аспирация жидкости в дыхательные пути	Пилорическая часть желудка	<i>G. intestinalis</i> , 77 личинок, 2 и 3 стадии
Лошадь Пржевальского, кобыла, 9 лет	Январь, 2022	Асфиксия, аспирация жидкости в дыхательные пути	Пилорическая часть желудка	<i>G. intestinalis</i> , 165 личинок, 2 и 3 стадии

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оводы являются существенным компонентом экологических систем степей Оренбургской области. Численность популяций оводов высокая, их присутствие в биогеоценозе регистрируют в течение всего весенне-летнего периода.

Климатические условия Оренбургской области, наличие непарнокопытных хозяев (животные стационара, обитатели центра реинтродукции лошадей Пржевальского и домашние лошади жителей поселка Сазан), отсутствие антипаразитарных обработок в стационаре создают благоприятные условия для повышения численности особей сем. *Gasterophilidae*.

В Оренбургской области паразитируют пять видов сем. *Gasterophilidae* (табл. 1). Установлено, что у лошадей Пржевальского и киангов стационара оводовые мухи *G. intestinalis* откладывают яйца на кроющие волосы в области морды, холки, лопаток и грудных конечностей. У домашних лошадей поселка Сазан отмечены аналогичные топографические области яйцекладки. Сроки лёта желудочных оводов и обсеменения шерстного покрова яйцами оводов растянуты во времени и наблюдались с августа по октябрь. Все собранные яйца принадлежали *G. intestinalis*. Цвет яиц желтоватый, размер достигал 1.25 мм. У домашних лошадей яйца паразита видны невооруженным глазом. На стержнях волос у лошадей Пржевальского яйца расположены преимущественно одиночно в середине или у верхушек. Также встречены попарно отложенные яйца. Всего на каждом волосяном стержне отмечено от одного до шести яиц (рис. 1).

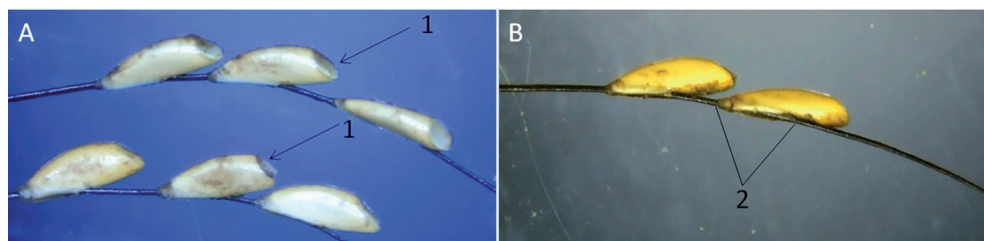


Рисунок 1. *G. intestinalis*, яйца на волосяных стержнях: А – высокая интенсивность инвазии домашней лошади. Стрелками указаны крышечки яиц (1); В – пластины прикрепительного придатка (2) охватывают волосяной стержень частично.

Figure 1. *G. intestinalis*, eggs on the hair shafts of ungulates: А – high infestation intensity in the domestic horse. The arrows indicate the egg lids (1); В – the plates of the attachment appendage (2) partially cover the hair shaft.

Поверхность яйца со структурными поперечными бороздками. На свободном конце яйцо косо срезано и слегка расширено, снабжено овальной крышечкой, отпадающей при выходе личинки 1-й стадии развития.

Прикрепительный придаток яиц состоит из двух плоских пластин, которые расположены на брюшной поверхности яйца и длина каждой из которых составляет около половины длины яйца. После откладки самкой яиц на воздухе эти пластины высыхают и скручиваются внутрь. Прикрепительный придаток охватывает стержень волоса частично, что хорошо заметно на волосах черного цвета (рис. 1).

У домашних лошадей поселка Сазан отмечена более высокая интенсивность обсемененности. На одном волосяном стержне встречались часто по 1–2, иногда 4, редко 3, 5 или 6 кладок яиц.

Из собранных яиц *G. intestinalis* выведены молодые личинки 1-й стадии развития *in vitro* (рис. 2).

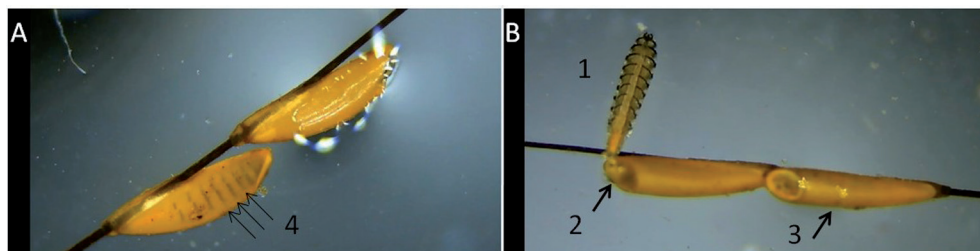


Рисунок 2. *G. intestinalis*, выход из яйца личинки 1-й стадии развития: А – через увлажненную оболочку яйца видна подвижная членистая личинка. Стрелками указаны ряды шипов (4). Псевдоцефал направлен в сторону крышечки; В – выход личинки 1-й стадии развития (1) после открытия крышечки (2). Соседняя личинка находится в яйце (3).

Figure 2. *G. intestinalis*, larva of the 1st stage of development hatching: А – a mobile segmented larva can be seen through the moistened shell of the egg, the arrows indicate the rows of spikes (4). The pseudocephalus is directed towards the lid: В – emergence of the larva of the 1st stage of development (1) after opening the lid (2). The neighboring larva is in the egg (3).

Личинка 1-й стадии развития имеет специфические морфологические признаки, которые позволяют ей выполнить основную задачу – внедриться в тело млекопитающего. Тело личинки веретеновидное, личинка членистая и покрыта шипами. Ротовые крючки и шипы 1-го грудного членика формируют опору для продвижения личинки вперед в тканях хозяина. Трахейные стволы с задними дыхальцами выступают на вершине последнего брюшного членика.

У только что вышедшей молодой личинки 1-й стадии развития отчетливо просматривается так называемое «красное пятно», или «красный орган». Личинка очень подвижная (рис. 3).

Личинки *G. intestinalis* и *G. nasalis* занимают различное топографическое положение в желудке хозяина и имеют разную окраску. Личинки *G. intestinalis* окрашены в бурый цвет и паразитируют в слизистой оболочке желудка, а желтоватые личинки *G. nasalis* занимают пилорическую область слизистой оболочки желудка и проксимальную часть двенадцатиперстной кишки (рис. 4).

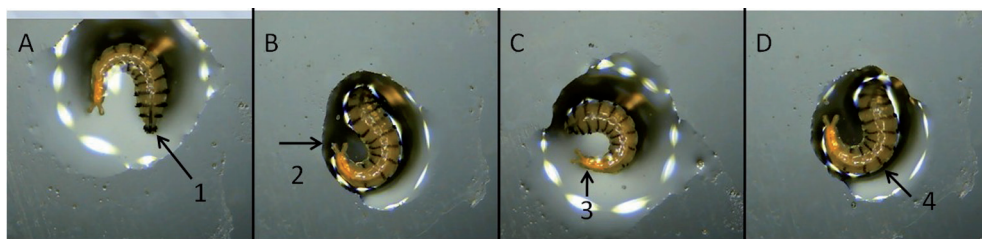


Рисунок 3. *G. intestinalis*, необычайная подвижность личинки 1-й стадии развития:

A – ротовые крючки и вооружение шипами первого грудного членика (1); B – трахейные стволы и задние дыхальца далеко выступают за пределы последнего брюшного членика (2); C – «красное пятно» (3); D – ряды шипов на члениках личинки (4).

Figure 3. *G. intestinalis*, extraordinary mobility of the larva of the 1st stage of development.

A – oral hooks and the first dorsal segment armed with spikes (1); B – the tracheal trunks and posterior spiracles protrude far beyond the last abdominal segment (2); C – ‘red spot’ (3); D – rows of spikes on the segments of the larva (4).

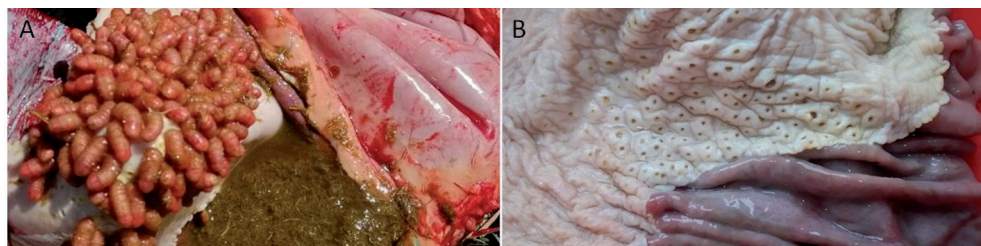


Рисунок 4. Паразитирующие личинки *G. intestinalis* 3-й стадии развития в полости желудка непарнокопытных: A – личинки в желудке кiangа; B – места прикрепления личинок к слизистой оболочке желудка лошади Пржевальского.

Figure 4. *G. intestinalis* parasitic larvae of the 3rd stage of development in the stomach cavity of ungulates: A – larvae in kiang's stomach; B – attachment points of the larvae of the Przewalski's horse stomach.

Личинки мух *G. nasalis* и *G. intestinalis* 2-й и 3-й стадии развития червеобразные, членистые, безногие и безголовые. Наблюдались цилиндрические и овальные личинки. Личинка головным концом надежно фиксируется на стенке трубчатых органов пищеварительного канала при помощи пары крючьев. Личинки совершают перистальтические движения.

На головном членике расположены сенсорные органы, ротовые крючки и плоские пластинки (рис. 5, 6).

У личинки *G. intestinalis* между сенсорными органами и ротовыми крючками расположены две боковые группы мелких пигментированных шипов, что является видовым признаком.

После головного членика располагаются три грудных и восемь брюшных сегментов, покрытых крупными шипами. Форма, размер и расположение шипов являются видовыми признаками. Первый грудной членик вооружен мелкими шипами, которые расположены в несколько рядков и служат для передвижения личинок (рис. 5, 6).

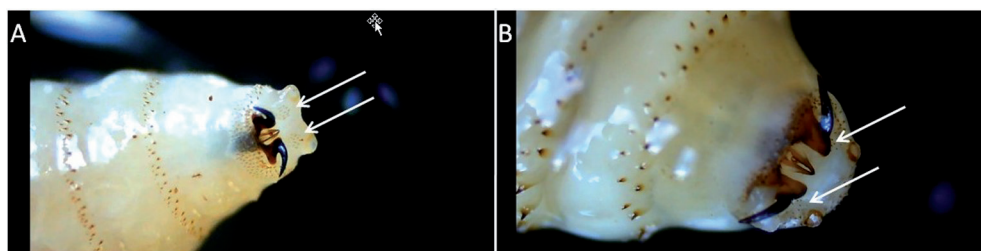


Рисунок 5. *G. intestinalis*, личинки. На псевдоцефале между сенсорными органами и ротовыми крючками расположены две боковые группы мелких пигментированных шипов (указаны стрелками): А – личинка 2-й стадии развития; В – личинка 3-й стадии развития.

Figure 5. *G. intestinalis*, larvae. On the pseudocephalus, two lateral groups of small pigmented spikes are located between the sensory organs and the oral hooks (indicated by arrows): А – larva of the 2nd stage of development; В – larva of the 3rd stage of development.

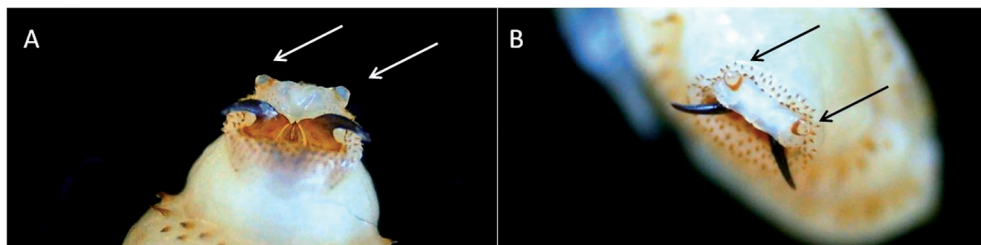


Рисунок 6. *G. intestinalis*, псевдоцефал личинки 3-й стадии развития. Стрелки указывают на сенсорные органы: А – вид сосочков снизу; В – вид сосочков сверху – латеральные поверхности сильно пигментированы, хорошо видны по паре сенсорных органов на каждом сосочке.

Figure 6. *G. intestinalis*, pseudocephalic larvae of the 3rd stage of development. Arrows point to sensory organs: А – view of the papillae from below; В – view of the papillae from above – the lateral surfaces are highly pigmented, and a pair of sensory organs on each papillae are clearly visible.

Шипы на члениках *G. intestinalis* 3-й стадии развития пигментированы и располагаются в два ряда в шахматном порядке. Верхушки их тупые и апикально расширены (рис. 7А–7С). На рис. 7D видно, что шипы на члениках личинок *G. nasalis* 3-й стадии развития располагаются в один ряд. Верхушки шипов острые и пигментированы.

У домашних лошадей личинки 3-й стадии развития нередко повисали, зафиксировавшись в области заднепроходного отверстия. У лошадей Пржевальского и киангов такое явление не наблюдалось. У лошадей Пржевальского на стадии выхода личинки из яйца для окукливания отмечались как живые, так и нежизнеспособные личинки.

Задние дыхальца 3-й стадии развития *G. intestinalis* и *G. nasalis* представляют собой дыхательные щели, которые расположены на дне дыхальцевой полости. Дыхальцевая полость снабжена двумя горизонтальными заслонками, которые при смыкании защищают задние дыхальца личинки от попадания химуса и желудочного сока. Отмечено, что у обоих видов *G. intestinalis* и *G. nasalis* 2-го и 3-го возрастов на верхней горизонтальной заслонке хорошо развиты боковые бородавки (рис. 8).

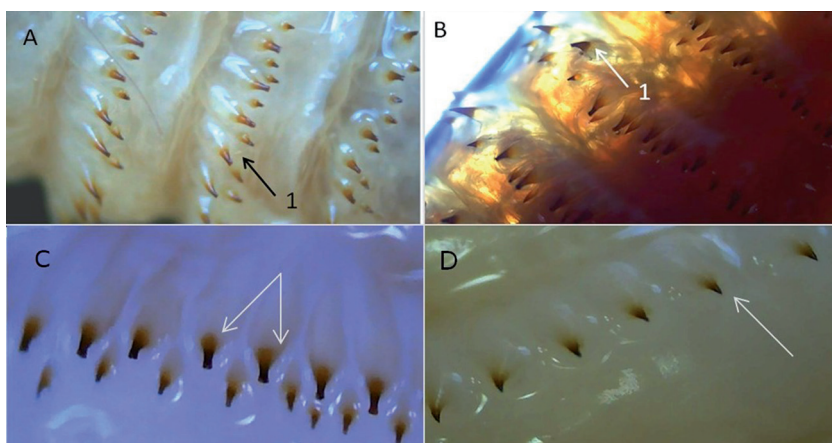


Рисунок 7. Вооружение личинок семейства Gasterophilidae 3-й стадии развития, стрелками указаны шипы: А–С – *G. intestinalis* – два ряда хорошо развитых шипов с пигментированной тупой вершиной расположены в шахматном порядке (1), шипы второго ряда гораздо мельче; В – *G. nasalis* – один ряд острых пигментированных шипов.

Figure 7. Armament of larvae of the 3rd stage of development pertaining to the family Gasterophilidae, the arrows indicate the spikes А–С – *G. intestinalis* – two rows of well-developed spines with a pigmented blunt tip are arranged in chessboard order (1), the spikes of the second row are much smaller; В – *G. nasalis* – one row of sharp pigmented spikes.

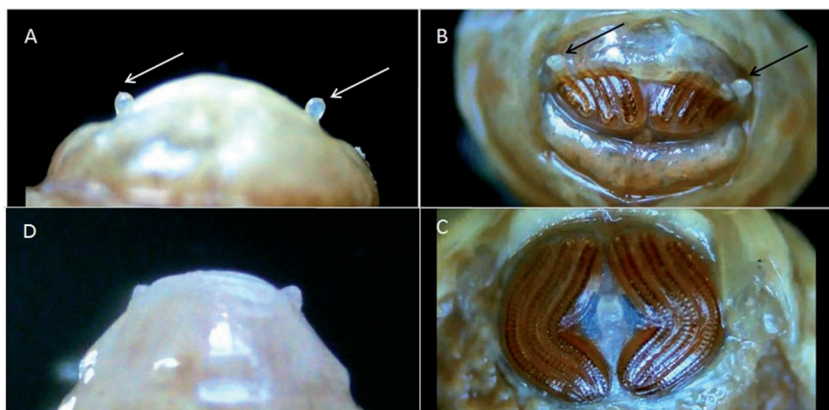


Рисунок 8. Задние дыхальца личинок *G. intestinalis* и *G. nasalis*: А – *G. intestinalis*, 3-я стадия развития, вид сверху – хорошо развитые боковые бородавки нижней заслонки дыхательной полости (указаны стрелками); В – *G. intestinalis*, 3-я стадия развития, вид сзади – боковые бородавки (указаны стрелками); С – *G. intestinalis*, 3-я стадия развития, вид сзади (горизонтальные заслонки отпрепарированы) – задние дыхальца и дыхательные щели; D – *G. nasalis*, 2-я стадия развития, вид сверху, боковые бородавки.

Figure 8. The posterior spiracles in the larvae *G. intestinalis* and *G. nasalis*: А – *G. intestinalis*, the 3rd stage of development, view from above – well-developed lateral warts on the lower flap of the respiratory cavity (indicated by arrows); В – *G. intestinalis*, the 3rd stage of development, rear view – lateral warts (indicated by arrows); С – *G. intestinalis* the 3rd stage of development, rear view (the horizontal flaps are prepared) – posterior spiracles and respiratory slits; D – *G. nasalis* 2nd stage of development, view from above, lateral warts.

Интенсивность инвазии составила у лошадей Пржевальского 2, 77 и 165 личинок, у киянга – 172. Экстенсивность инвазии у лошадей Пржевальского составила 100%.

Клинические проявления гастрофилеза у киянгов и лошадей Пржевальского степного стационара не наблюдались.

ОБСУЖДЕНИЕ

Топографические данные о расположении яиц *G. intestinalis* у лошадей Пржевальского и домашних лошадей поселка Сазан аналогичны тем, что описаны Pilo et al. (2009) и Барашковой (2019).

Данные о морфологии яиц *G. intestinalis* и личиночных стадий *G. intestinalis*, *G. nasalis* аналогичны данным, полученным Груниным (1953, 1955).

Термины «красный орган», используемый Груниным (1955), и «красное пятно», используемое Нарчук (2003), считаем синонимами. По нашим данным, личинка 1-й стадии имеет образование и оно связано с задними дыхальцами. Грунин (1955) и Нарчук (2003) установили, что «красный орган» содержит гемоглобин и принимает участие в дыхательном обмене личинки.

Согласно результатам наших исследований и на основе анализа литературных источников, наиболее многочисленным видом на территории стационара является *G. intestinalis*. Полученные данные аналогичны данным (Ibrayev et al., 2015; Понамарев и др., 2016; Zhang et al., 2021).

Личинки *G. intestinalis* и *G. nasalis* занимают различное топографическое положение в желудке хозяина и имеют разную окраску. Личинки *G. intestinalis* бурого цвета и паразитируют в слизистой оболочке желудка, а желтоватые личинки *G. nasalis* занимают пилорическую область слизистой оболочки желудка и проксимальную часть двенадцатиперстной кишки.

У домашних лошадей поселка Сазан отмечена более высокая интенсивность обсемененности. Кладки яиц на одном волосяном стержне встречались часто по 1–2, иногда 4, редко 3, 5 или 6.

У лошадей Пржевальского вышедшие для окукливания личинки были как живыми, так и нежизнеспособными, что может свидетельствовать о более высокой резистентности к паразитическим агентам.

Экстенсивность инвазии исследуемых лошадей Пржевальского составила 100%, что согласуется с другими данными (Ibrayev et al., 2015; Reshetnikov et al., 2014; Huang et al., 2016; Вацаев и др., 2018; Zhang et al., 2021).

Интенсивность инвазии составила у лошадей Пржевальского 2, 77 и 165 личинок, у киянга – 172. Мы рассматриваем эти показатели как незначительную зараженность, не вызывающую сильного расстройства здоровья хозяина. У лошадей Пржевальского и киянгов клинические признаки гастрофилеза не наблюдались.

Экстенсивность инвазии лошадей Пржевальского исследуемых животных составила 100%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сем. Gasterophilidae Оренбургской области представлено пятью видами – *G. haemorrhoidalis* (L., 1758), *G. inermis* (Brauer, 1858), *G. intestinalis* (De Geer, 1776), *G. nasalis* (L., 1758) и *G. pecorum* (Fabricius, 1794).

На территории научного степного стационара «Оренбургская Тарпания» лошади Пржевальского и киянги были заражены видами *G. intestinalis* и *G. nasalis* (= *veterinus*)

(L., 1758). Наиболее распространенным видом является *G. intestinalis*. Интенсивность инвазии лошадей Пржевальского и киянгов оказалась невысокой, а клинические признаки гастрофилеоза отсутствовали. Экстенсивность инвазии лошадей Пржевальского составила 100%. Домашние лошади поселка Сазан были в большей степени инвазированы личинками сем. *Gasterophilidae*, чем лошади степного стационара Пржевальского. У лошадей Пржевальского отмечена более высокая резистентность к личинкам желудочных оводов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено по теме Государственного задания Института степи АААА-А21-121011190016-1 «Проблемы степного природопользования в условиях современных вызовов: оптимизация взаимодействия природных и социально-экономических систем» на базе стационара Института степи ОФИЦ УрО РАН «Оренбургская Тарпаниа».

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института степи ОФИЦ УрО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барашкова А.И. 2019. Динамика обсемененности шерстного покрова лошадей яйцами желудочных оводов (*Gasterophilidae*) в Центральной Якутии. Тенденции развития науки и образования 47 (5): 77–78. DOI 10.18411/lj-02-2019-108. [Barashkova A.I. 2019. Dinamika obsemenennosti sherstnogo pokrova loshadej yajcami zheludochnykh ovodov (*Gasterophilidae*) v Central'noj Yakutii. Tendencii razvitiya nauki i obrazovaniya 47 (5): 77–78. DOI 10.18411/lj-02-2019-108. (in Russian)].
- Вацаев Ш.В., Черных О.Ю., Лысенко А.А. и др. 2018. Микст инвазии лошадей и меры борьбы с ними в Чеченской Республике. Всероссийская научно-практическая конференция студентов, молодых ученых и аспирантов «наука и молодежь», Грозный, 29–30 ноября 2018 года, Чеченский государственный университет, 225–229. [Vacaev Sh.V., Chernykh O.Yu., Lysenko A.A. i dr. 2018. Mikst invazii loshadej i mery bor'by s nimi v Chechenskoj Respublike. Vserossijskaya nauchno-prakticheskaya konferenciya studentov, molodyh uchennyh i aspirantov «nauka i molodezh'», Groznyj, 29–30 noyabrya 2018 goda, Chechenskij gosudarstvennyj universitet, 225–229. (in Russian)].
- Грунин К.Я. 1953. Личинки оводов домашних животных СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 124 с. [Grunin K.Ya. 1953. Gdly larvae of domestic animals in USSR. Moscow-Leningrad, 124 s. (in Russian)].
- Грунин К.Я. 1955. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. XVII, вып. 1. Желудочные оводы (*Gasterophilidae*). М.-Л., Изд-во АН СССР, 96 с. [Grunin K.Ya. 1955. Fauna of the USSR. Dipteran Insects. *Gasterophilidae*. Moscow, Nauka, 96 s. (in Russian)].
- Нарчук Э.П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны). Труды Зоологического института РАН, 250 с. [Nartchuk E.P. 2003. A Key to families of dipteran insects (Insecta: Diptera) of the fauna of Russia and adjacent countries (with a brief review of families of the world fauna. Trudy ZIN RAS, 250 s. (in Russian)].
- Немков В.А. 2011. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М., Университетская книга, 316 с. [Nemkov V.A. 2011. Entomofauna stepnogo Priural'ya

- (istoriya formirovaniya i izucheniya, sostav, izmeneniya, ohrana). M., Universitetskaya kniga, 316 s. (in Russian)].
- Непоклонов А.А., Хипе Т., Шплистезер Х., Дорж Ц. 1980. Болезни животных, вызываемые оводами. М., Колос, 256 с. [Nepoklonov A.A., Xipe T., Shplistezer H., Dopzh C. 1980. Bolezni zhivotnyh, vyzyvayemye ovodami. M., Kolos, 256 s. (in Russian)].
- Ни Г.В., Быстров И.В., Подшивалов А.А. 2005. Факторы паразитарного загрязнения окружающей среды в степных зонах Южного Урала и перспективы его изучения // Известия Оренбургского государственного аграрного университета 3 (7): 91–93. [Ni G.V., Bystrov I.V., Podshivalov A.A. 2005. Faktory parazitarnogo zagryazneniya okruzhayushchej sredy v stepnyh zonah Yuzhnogo Urala i perspektivy ego izucheniya. // Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agramogo universiteta 3 (7): 91–93. (in Russian)].
- Понамарев Н.М., Некрасов В.Д., Тихая Н.В. 2016. Экология желудочных оводов у лошадей на Юге Западной Сибири // Вестник Алтайского государственного аграрного университета 3 (137): 118–121. [Ponamarev N.M., Nekrasov V.D., Tikhaya N.V. 2016. Ecologiya zheludochnykh ovodov u loshadei na Yuge Zapadnoi Sibiri // Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agramogo universiteta 3 (137): 118–121. (in Russian)].
- Сивкова Е.И., Федорова О.А. 2018. Вклад исследователей в изучение желудочных оводов (сем. Gasterophilidae.) Азиатской части России. Эпоха науки 15: 161–165. [Sivkova E.I., Fedorova O.A. 2018. Vklad issledovatelei v izuchenii zheludochnykh ovodov (fam. Gasterophilidae) Aziatskoi chasti Rossii. Epokha nauki 15: 161–165. (in Russian)].
- Трухачев В.И., Толоконников В.П., Лысенко И.О., Балега А.А. 2011. Оводовые болезни животных. Ставрополь, Издательство «АГРУС», 168 с. [Truhachev V.I., Tolokonnikov V.P., Lysenko I.O., Balega A.A. 2011. Ovodovye bolezni zhivotnyh. Stavropol', Izdatel'stvo "AGRUS", 168 s. (in Russian)].
- Христиановский П.И., Жарких Т.Л., Платонов С.А. 2019. Гельминтозы лошадей Пржевальского в Оренбургском государственном заповеднике. Перспективные аграрные и пищевые инновации: Материалы Международной научно-практической конференции, Волгоград, 06–07 июня 2019 года. Под общей редакцией И.Ф. Горлова. Том . Ч. I. Волгоград, Общество с ограниченной ответственностью «СФЕРА», 166–171. [Hristianovskij P.I., Zharkih T.L., Platonov S.A. 2019. Gel'mintozy loshadej Przheval'skogo v Orenburgskom gosudarstvennom zapovednike. Perspektivnye agrarnye i pishchevye innovacii: Materialy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii, Volgograd, 06–07 iyunya 2019 goda. Pod obshchej redakciej I.F. Gorlova. Tom . Ch. I. Volgograd, Obshchestvo s ogranichennoj otvetstvennost'yu "SFERA", 166–171. (in Russian)].
- Христиановский П.И., Платонов С.А., Грудинин Д.А., Мальцев С.С. 2021. Формирование паразитоценоза травоядных в центре разведения степных животных в Оренбургской области. Труды Всероссийского НИИ экспериментальной ветеринарии им. Я.Р. Коваленко. 82: 116–122. DOI 10.31016/viev-2021-18-19. [Hristianovskij P.I., Platonov S.A., Grudin D.A., Mal'cev S.S. 2021. Formirovanie parazitocenoza travoyadnyh v centre razvedeniya stepnyh zhivotnyh v Orenburgskoj oblasti. Trudy Vserossijskogo NII eksperimental'noj veterinarii im. Ya.R. Kovalenko. 82: 116–122. DOI 10.31016/viev-2021-18-19. (in Russian)].
- Colwell D.D. 2006. The oestrid flies: biology, host-parasite relationships, impact and management. London, Oxford University Press, 67–77.
- Ibrayev B., Lider L., Bauer C. 2015. *Gasterophilus* spp. infections in horses from northern and central Kazakhstan. Veterinary Parasitology 207 (1–2): 94–98. DOI: 10.1016/j.vetpar.2014.11.015
- Jose A., Cardona A., Alejandra Alvarez Z. 2016. Occurrence of equine cavitary myiasis (*Gasterophilus* spp.) and its relation with secondary gastric ulcers of the squamous mucosa in Temuco, Chile. Biología Entomológica; Enrique Paredes H. Revista CES Medicina Veterinaria y Zootecnia ISSN: 1900–9607. 11. 1
- Huang H., Zhang B., Chu H., Zhang D., Li K. 2016. *Gasterophilus* (Diptera, Gasterophilidae) infestation of equids in the Kalamaili Nature Reserve, China, Parasite 23: 36. DOI: 0.1051/parasite/2016036 <https://doi.org/10.1051/parasite/2016036>
- Kuzmina E.N., Grudin D.A. 2021. Analysis of the spread of arachnoentomosis pathogens as an environmental risk in the implementation of acclimatization programs for large phytophages in the steppe biome (a case study of steppe research station "Orenburg Tarpania") IOP Conference Series: Earth and Environmental Science 9, Orenburg, 012054. DOI 10.1088/1755-1315/817/1/012054
- Li X.-Y., Pape T., Zhang D. 2019a. Taxonomic review of *Gasterophilus* (Oestridae, Gasterophilinae) of the world, with updated nomenclature, keys, biological notes, and distributions. ZooKeys 891: 119–156. <https://zoobooks.pensoft.net/article/38560/>
- Li X., Pape T., Zhang D. 2019b. *Gasterophilus flavipes* (Oestridae: Gasterophilinae): A horse stomach bot fly brought back from oblivion with morphological and molecular evidence. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220820>

- Pilo C., Altea A., Fois M.P., Scala A. 2009. Equine *Gasterophilosis* in Sardinia: annual trend of bot eggs laying in different topographic regions of the horse. *Vet Res* 33: 149–S151 DOI 10.1007/s11259-009-9261-0
- Reshetnikov A.D., Barashkova A.I., Prokopyev Z.S. 2014. Infestation of horses by the causative agents of gasterophilosis (Diptera: Gasterophilidae): The species composition and the north-eastern border of the area in the Republic (Sakha) of Yakutia of the Russian Federation. *Life Science Journal* 11: 587–590.
- Zharkikh T.L., Khristianovsky P.I., Bakirova R.T. [et al.] 2019. Dynamics of intestinal parasite infection in Przewalski's Horses reintroduced to Pre-Urals Steppe, Orenburg State Nature Reserve (Russia). *Nature Conservation Research* 4 (S2): 23–30. DOI 10.24189/ncr.2019.027
- Zhang B., Huang H., Wang H., Zhang D., Chu H., Ma X., Ge Y., Ente M., Li K. 2018. Genetic diversity of common *Gasterophilus* spp. from distinct habitats in China. *Parasites and Vectors* 11: 474. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3042-y>
- Zhang K., Huang H., Zhou R., Zhang B., Wang C., Ente M., Li B., Zhang D., Li K. 2021. The impact of temperature on the life cycle of *Gasterophilus pecorum* in northwest China. *Parasites and Vectors* 14: 129. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04623-7>
- Zumpt F. 1965. Myiasis in man and animals in the old world: a textbook for physicians. London, Veterinarians and Zoologists, 267 pp.
- Zvegintsova N.S. 2019. Parasites of Przewalski's horses (*Equus ferus przewalskii*) in Askania Nova biosphere reserve (Ukraine) and Orenburg state nature reserve (Russia). N.S. Zvegintsova, T.L. Zharkikh, T.A. Kuzmina. *Nature Conservation Research* 4 (S2): 83–88. DOI 10.24189/ncr.2019.030

GASTROPHYLOSIS PATOGENS IN UNGULATES KEPT IN THE STEPPE RESEARCH FIELD STATION “ORENBURG TARPANIA”

E. N. Kuzmina, D. A. Grudinin

Keywords: Orenburg Tarpania, Przhevalsky horses, kiang, stomach bot fly, gasterophilosis, Gasterophilidae

SUMMARY

The fauna of gastrophylids was studied based on the collection of eggs and larvae of the 1st-3rd stages of development of bot fly of the family Gasterophilidae from kiang and horses of the Przhevalsk steppe scientific station “Orenburg Tarpania” and domestic horses of the village of Sazan.

The Orenburg Province is inhabited by *G. haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *G. inermis* (Brauer, 1858), *G. intestinalis* (De Geer, 1776), *G. nasalis* (Linnaeus, 1758) and *G. pecorum* (Fabricius, 1794). We found *G. intestinalis* and *G. nasalis*. *G. intestinalis* is the most common species parasitizing solidungulate host animals. The infestation intensity for Przewalski horses and kiangs was low, the prevalence was 100%.

Morphological features of the preimaginal forms in parasitic flies *G. intestinalis* and *G. nasalis* were caused by extreme conditions in the mammalian digestive tract.