

ISSN 0031-1847

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 58

2024

ВЫПУСК 6



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 58, № 6, 2024

Molecular and morphological description of <i>Diplostomum spathaceum</i> metacercariae from <i>Abramis brama</i> L. of Lake Syamozero (north-west Russia)	457
<i>Lebedeva D. I., Sukhovskaya I. V., Kochneva A. A., Lysenko L. A., Kantserova N. P., Zaitsev D. O., Milyanchuk N. P., Ieshko E. P.</i>	
Фауна блох (Insecta, Siphonaptera) Республики Карелии	470
<i>Медведев С. Г., Лютикова Н. А., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В.</i>	
Видовой состав и особенности экологии мух-паучниц (Diptera, Nycteribiidae) – паразитов летучих мышей (Vespertilionidae, Chiroptera) в центре европейской части России (Владимирская область)	487
<i>Павлов А. В., Быков Ю. А.</i>	
Блохи (Siphonaptera) насекомоядных на Кавказе	497
<i>Котти Б. К., Иванов А. Л.</i>	
Иксодовые клещи (Parasitiformes, Ixodidae) красной полевки (<i>Myodes rutilus</i> Pallas, 1779) Западно-Сибирской равнины	508
<i>Стариков В. П., Сарапульцева Е. С., Левых А. Ю.</i>	
История изучения кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Саратовской области (литературный обзор)	520
<i>Кондратьев Е. Н., Корнеев М. Г., Поршаков А. М.</i>	
Применение тигля Гуча при изготовлении тотальных препаратов из трематод	531
<i>Ромашов Б. В., Ромашова Н. Б., Семенов С. Н., Бахтина А. В.</i>	
Профессор Кирилл Владимирович Галактионов. К 70-летию исследователя-паразитолога	535
<i>Редакционная коллегия журнала «Паразитология», Межрегиональная общественная организация Паразитологическое общество (Паразитологическое общество при РАН)</i>	

CONTENTS

Vol. 58, № 6, 2024

Molecular and morphological description of <i>Diplostomum spathaceum</i> metacercariae from <i>Abramis brama</i> L. of Lake Syamozero (north-west Russia)	457
<i>Lebedeva D. I., Sukhovskaya I. V., Kochneva A. A., Lysenko L. A., Kantserova N. P., Zaitsev D. O., Milyanchuk N. P., Ieshko E. P.</i>	
The fauna of fleas (Insecta, Siphonaptera) of the Republic of Karelia	470
<i>Medvedev S. G., Lyutikova N. A., Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V.</i>	
Species composition and ecological features of bat flies (Nycteribiidae, Diptera), parasites of bats (Vespertilionidae, Chiroptera) in the center of the european part of Russia (Vladimir Province)	487
<i>Pavlov A. V., Bykov Y. A.</i>	
Fleas (Siphonaptera) of Eulipotyphla in the Caucasus	497
<i>Kotti B. K., Ivanov A. L.</i>	
Ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae) of the northern red-backed vole (<i>Myodes rutilus</i> Pallas, 1779) in the West Siberian Plain	508
<i>Starikov V. P., Sarapultseva E. S., Levykh A. Yu.</i>	
History of the study of blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) in Saratov Province (literary review)	520
<i>Kondratev E. N., Korneev M. G., Porshakov A. M.</i>	
Gooch crucible used for making total preparations of trematodes	531
<i>Romashov B. V., Romashova N. B., Semenov S. N., Bakhtina A. V.</i>	
Professor Kirill Vladimirovich Galaktionov. To the 70th anniversary of the researcher-parasitologist	535
<i>Editorial Board of «Parazitologia», Society of Parasitologists belongs to the Russian Academy of Sciences</i>	

УДК 597.556.331.1:576.895.122 (282.247.211.6)

**MOLECULAR AND MORPHOLOGICAL DESCRIPTION
OF *DIPLOSTOMUM SPATHACEUM* METACERCARIAE
FROM *ABRAMIS BRAMA* L. OF LAKE SYAMOZERO
(NORTH-WEST RUSSIA)**

© 2024 D. I. Lebedeva ^{a,*}, I. V. Sukhovskaya ^{a,b}, A. A. Kochneva ^a,
L. A. Lysenko ^a, N. P. Kantserova ^a, D. O. Zaitsev ^b,
N. P. Milyanchuk ^a, E. P. Ieshko ^a

^a Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, 185910 Russia

^b Petrozavodsk State University,
33 Lenin Ave., Petrozavodsk, 185910 Russia

* e-mail: daryal78@gmail.com

Received October 16.2024

Revised November 08.2024

Accepted November 12.2024

Trematodes *Diplostomum* von Nordmann, 1832 are widely distributed parasites with complex life cycles involving freshwater snails as the first intermediate hosts, various fish species as the second intermediate hosts, and fish-eating birds as definitive hosts. Metacercariae of *Diplostomum* spp. are important fish pathogens with problematic morphological identification. The present research of *Diplostomum* larvae in the eyes of the freshwater bream *Abramis brama* was carried out within the framework of the long-term parasitological monitoring of fish in Lake Syamozero. The study has provided molecular and morphological characterization of *Diplostomum spathaceum* metacercariae from the lens of the freshwater bream. The partial cox1 mtDNA sequences used for molecular identification of the isolates were identical with those obtained previously, but morphological features of the metacercariae matched the literature data only in part. Comparison of different dimensions of parasites by discriminant analysis suggests that *Diplostomum rutili* is a junior synonym of *Diplostomum spathaceum*. New and archival data on diplostomids from bream's eyes demonstrate a long-term increase in the infection prevalence.

Keywords: trematoda, cox1, freshwater bream, eye lens, Karelia

DOI: 10.31857/S0031184724060012, **EDN:** VJZGUE

Lake Syamozero (Baltic Sea drainage basin), located in South Karelia, has long been a unique water body for studying the dynamics of ecosystem eutrophication. Lake Syamozero is the third largest water body in South Karelia (Lake Onego drainage basin, Shuya River catchment). Its area including islands is 270.3 km². The lake is mesotrophic. It is a relatively shallow reservoir with a slight decrease in oxygen concentration in the bottom layers. The lake has abundant zooplankton, and the benthic fauna is relatively

rich, with a predominance of chironomids. The fauna of molluscs and insect larvae is also diverse. The ichthyofauna of the lake includes 24 species of fish, among which Cyprinids prevail (Novokhatskaya, 2008).

Various aspects of the lake ecosystem functioning, such as the fish fauna, hydrological parameters, fish parasites, have been studied by staff of the Karelian Research Centre RAS since the 1950s. Long-term multidisciplinary studies have shown that increased anthropogenic pressure in the 1970s–1980s has significantly altered the Syamozero ecosystem (Reshetnikov et al., 1982). In the 1990s, the lake has partly recovered ecologically as the anthropogenic pressure decreased (Sterligova et al., 2016).

Research on fish parasites in Syamozero has been underway for more than 50 years (Shulman, 1962; Shulman et al., 1974; Malakhova, Ieshko, 1977; Ieshko, Malakhova, 1982; Novokhatskaya, 2008; Novokhatskaya et al., 2008; etc.). The variations observed in the diversity and prevalence of parasites indicate the extreme lability of parasitic systems, which are responsive to any changes in the hydrological and hydrobiological conditions (Rumyantsev, 1996).

However, for an accurate overview of the changes in the parasite fauna of fish it is necessary to accurately identify these parasites, which is not always easy. For example, larvae of the genus *Diplostomum* von Nordmann, 1832 are difficult to identify morphologically. This is a large genus of widely distributed trematodes. Their life cycles involve freshwater snails as the first intermediate hosts, various fish species as the second intermediate hosts, and fish-eating birds as definitive hosts (Shigin, 1986).

Since the advance of the molecular methods, the systematics of many parasite species, including *Diplostomum* spp., has been revisited, and molecular analysis is now essential for the identification of metacercariae (Astrin et al., 2013; Faltýnková et al., 2014, 2022; Lebedeva et al., 2022; Sokolov et al., 2023; etc.).

The objective of our study is to provide a morphological and molecular description of *Diplostomum* metacercariae from the eyes of the freshwater bream *Abramis brama* L., 1758 in Lake Syamozero as an integral part of investigating the parasite composition in the bream and long-term monitoring of changes in its parasite fauna.

MATERIALS AND METHODS

Sample collection

The work is based on the parasitological studies of bream from the south-western part of Lake Syamozero (Syargilahta Bay). Syargilahta Bay (Fig. 1) is a sheltered bay with small sparse aquatic vegetation and shares all of the abovementioned features with the lake.

Breams *Abramis brama* (20 specimens) were examined by complete parasitological dissection according to the method of Bykhovskaya-Pavlovskaya (1985). Fish aged from 4+ to 9+ years were caught with 30–60 mm mesh nets in June 2024. *Diplostomum* metacercariae were found in the eyes, removed under a preparation stereomicroscope, washed in distilled water and counted. Some larvae were immediately fixed in 96% ethanol and some stained with acetic acid carmine. We used definitions for vouchers in a molecular context proposed by Astrin et al. (2013). Metacercaria paragonophores (morphological voucher) stained with acetic acid carmine were mounted in Canadian balsam for the morphological investigation (Sudarikov, Shigin, 1965). Ten hologenophores (molecular voucher), each from an individual host, fixed in ethanol were used for the molecular studies. They are metacercariae with different body shapes corresponding to those of paragonophores.

The ecological metrics of fish infection, prevalence (E) and mean abundance (M), were calculated according to Bush et al. (1997).



Figure 1. Sampling location: Lake Syamozero. Syargilahta Bay is marked with a black circle.

Morphological examination

Photomicrographs of paragenophores of metacercariae were made with a Levenhuk C1400 NG digital camera attached to Olympus BX-53 microscope using LevenhukToupView image analysis software (V 3.5) at the Core Facility of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia. The morphology of 40 metacercariae from the eye lens of *A. brama* was investigated. Thirteen morphological characteristics according to Shigin (1986) were scored (in μm): body length (BL), body width (BW), oral sucker length (OSL), oral sucker width (OSW), ventral sucker length (VSL), ventral sucker width (VSW), holdfast organ length (HL), holdfast organ width (HW), pseudosucker length (PSL), pharynx length (PHL), pharynx width (PHW), distance from center of ventral sucker to anterior end of body (O), and number of excretory bodies. Six indices of the relative values of these parameters were used: $\text{BW} \times \text{BL}/\text{HW} \times \text{HL}$, $\text{BW} \times \text{BL}/\text{VSW} \times \text{VSL}$, $\text{OSW} \times \text{OSL}/\text{VSW} \times \text{VSL}$, $\text{HW} \times \text{HL}/\text{VSW} \times \text{VSL}$, BW/BL (%), O/BL (%).

Morphological characteristics of the parasites were assessed by means of discriminant analysis in PAST v. 4.05 (Hammer et al., 2001). Values of ten morphometric parameters of metacercariae of different *Diplostomum* species were chosen for the canonical discriminant analysis (BL, BW, OSL, OSW, VSL, VSW, HOL, HOW). The choice was based on the availability of published data and their relevance for our study. We used average measurements of *D. spathaceum* metacercariae from *Abramis brama* (Shigin, 1986), *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, *Salvelinus alpinus* Linnaeus, 1758 (Faltýnková et al., 2014), *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Niewiadomska, 2010; Pérez-del-Olmo et al., 2014), multiple hosts: *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758; *Abramis brama* Linnaeus, 1758; *Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758; *Chondrostoma nasus* Linnaeus, 1758; *Leuciscus aspius* Linnaeus, 1758; *Rutilus pigus* (Lacépède, 1804); *Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758; *Vimba vimba*

Linnaeus, 1758; *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 (Kudlai et al., 2017); and average measurements of *D. rutili* Razmashkin, 1969 (Shigin, 1986) metacercaria from the lens of *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) to determine their ordination in the canonical axes.

The taxonomy and nomenclature of *Diplostomum* spp. followed the latest studies by Schwelm et al. (2021), Achatz et al. (2022), Faltýnková et al. (2022) and Sokolov et al. (2023).

Slides of paragenophore specimens (DspAb1-DspAb6) of the parasites are deposited in the Helminthological Collections of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Karelia, Russia).

Molecular and phylogenetic analysis

Genomic DNA was isolated from 10 ethanol-fixed specimens using the DNA-Extran kits (Synthol, Moscow, Russia).

For each of these larvae, we amplified a fragment of the mtDNA *cox1* gene using the primers Cox1_schist_5' (5'-TCTTTR GAT CAT AAG CG-3') and Cox1_schist_3' (5'-TAA TGC ATM GGA AAA AAA CA-3') of Lockyer et al. (2003). The PCR assay was carried in 20 µl of reaction mixture containing 5XScreenMix (Evrogen, Moscow Russia), 1.5 pmol of each primer, an 2 µl of DNA; an annealing temperature of 50°C was used for the amplification. PCR products were purified using the Cleanup Standard Extraction Kit (Evrogen, Moscow, Russia) following the manufacturer's instructions and then sequenced directly with the automatic sequencing system ABI PRISM 3100-Avant (Applied Biosystems Inc., Foster City, CA, USA). Consensus sequences were assembled within MEGA v. 10 (Kumar et al., 2018) to the 1170 bp length and deposited in GenBank under the accession numbers PQ461127 – PQ461136.

The identity of the newly generated sequences was checked with the Basic Local Alignment Search Tool (BLASTn) (www.ncbi.nih.gov/BLAST/, accessed on 10 October 2024). In total, the novel sequences were aligned with those of 32 representatives of the genus *Diplostomum* in MEGA v. 10 and trimmed to the shortest length, 384 nt. Blasting of the sequences showed a more than 99% match with a large number of sequences of *Diplostomum spathaceum*. However, we used only 15 of them for the phylogenetic analysis. In this case, we used specimens of the species *D. spathaceum*, for which both molecular and morphological data are available, especially from bream, as well as specimens of this species in different development phases from different geographical locations (Georgieva et al., 2013; Blasco-Costa et al., 2014; Faltýnková et al., 2014; Pérez-del-Olmo et al., 2014; Locke et al., 2015; Kudlai et al., 2017; Achatz et al., 2022; Lebedeva et al., 2023; Diaz-Suarez et al., 2024). We also applied some sequences of *Diplostomum* spp. of “non-lens” localization (Achatz et al., 2022).

The *cox1* sequence JX986909 of *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832) was used as an outgroup.

To assess the phylogenetic relationships of the newly found *Diplostomum* metacercariae, we applied Bayesian inference analysis (BI) and Maximum Likelihood (ML). ML analyses of HKY+G+I parameter distances were carried out using MEGA v10; nodal support was estimated using 1000 bootstrap resamplings. The best-fitting model for BI was identified as TVM + G + I with jModelTest v2.1.2 (Darriba et al., 2012). Bayesian inference analyses were conducted using MrBayes (v3.2.3) (Ronquist et al., 2012). Markov chain Monte Carlo (MCMC) simulations were run for 3,000,000 generations, log-likelihood scores were plotted, and only the final 75% of trees were used to produce the consensus tree. Posterior probability was calculated to estimate nodal support. FigTree v1.4 (Rambaut, 2012) was used to visualize the tree.

Distance matrices (*p*-distance) were calculated with MEGA v. 10 (Kumar et al., 2018). The *cox1* haplotypes of *Diplostomum* spp. from the lens of the freshwater bream, *Abramis brama*, collected in the present study and previous study in Slovakia (Kudlai et al., 2017) countries were identified with DnaSP v. 6 (Rozas et al., 2017). The haplotype network was reconstructed using the Median-Joining method in PopART software v 1.7 (Population Analysis with Reticulate Trees, <http://popart.otago.ac.nz>).

RESULTS

We investigated different eye tissues of bream, and *Diplostomum* metacercariae were found only in the lens. Prevalence was 100%, mean abundance 25.3 specimens per fish, intensity from 1 to 51 specimens.

Phylogenetic analysis included ten metacercariae taken from the eyes of different bream specimens fish and indicated that their partial sequences of the *cox 1* gene were identical to the published ones of the species *D. spathaceum* (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876 (Fig. 2).

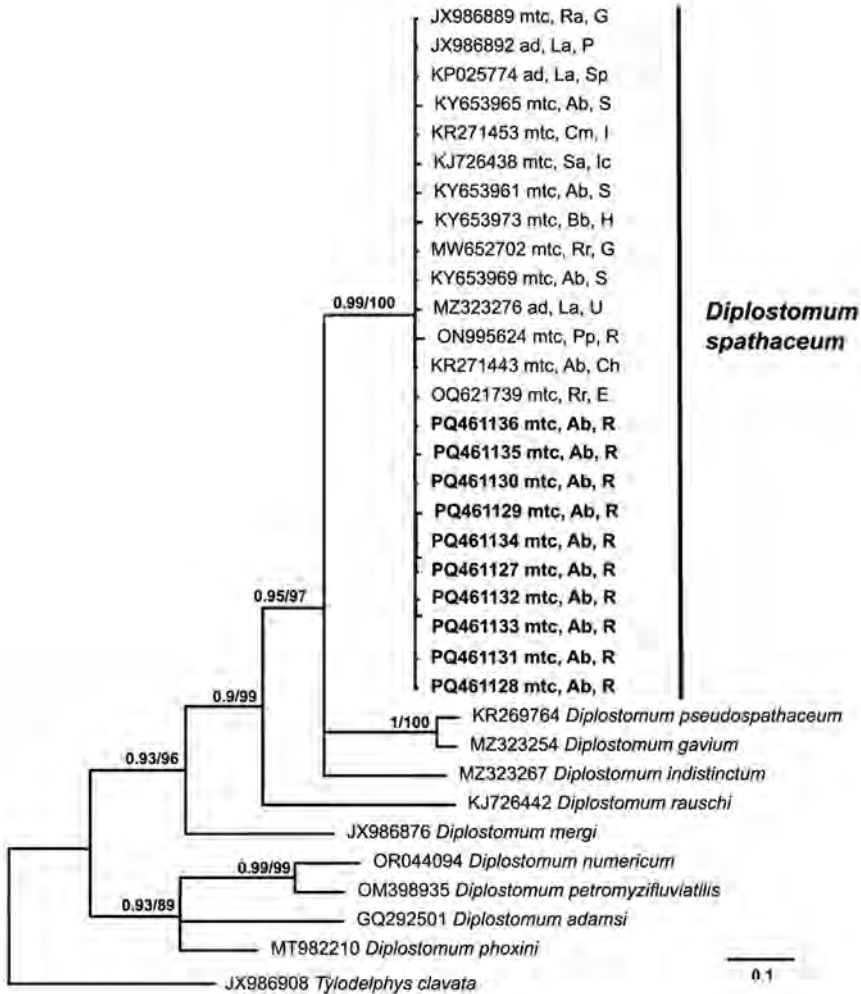


Figure 2. Bayesian inference (BI) and maximum likelihood (ML) analyses tree for *Diplostomum* spp. based on the partial *cox1* mtDNA sequences (384 bp). Nodal supports from both analyses are indicated as BI/ML. The scale bar indicates the expected number of substitutions per site. Only significant values of the posterior probabilities (≥ 0.5) are indicated. Newly obtained sequences are in bold. Abbreviations: ad – adult, mtc – metacercariae, Ab – *Abramis brama*, Bb – *Blicca bjoerkna*, Cm – *Cyprinion macrostomum*, La – *Larus argentatus*, Pp – *Pungitius pungitius*, Rr – *Rutilus rutilus*, Sa – *Salvelinus alpinus*, Ch – China, E – Estonia, G – Germany, H – Hungary, I – Iraq, Ic – Iceland, R – Russia, S – Slovakia, Sp – Spain.

The metacercariae we studied joined in a clade with representatives of *D. spathaceum* at different developmental stages and from different countries, confirming a wide distribution and occurrence in different host species worldwide (Fig. 2). The *p*-distance between ten investigated parasites from Syamozero was 0.08 – 1%. And *p*-distances among samples of *D. spathaceum* were 0.03 – 1.5%.

There were seven haplotypes (Fig. 3) among the larvae from bream, with haplotype diversity at 0.93. Four of the sequences each had its own haplotype (PQ461127, PQ461129, PQ461130, PQ461134), and three more haplotypes were represented by two specimens each (PQ461132 and PQ461133; PQ461135 and PQ461136; PQ461128 and PQ461131, respectively).

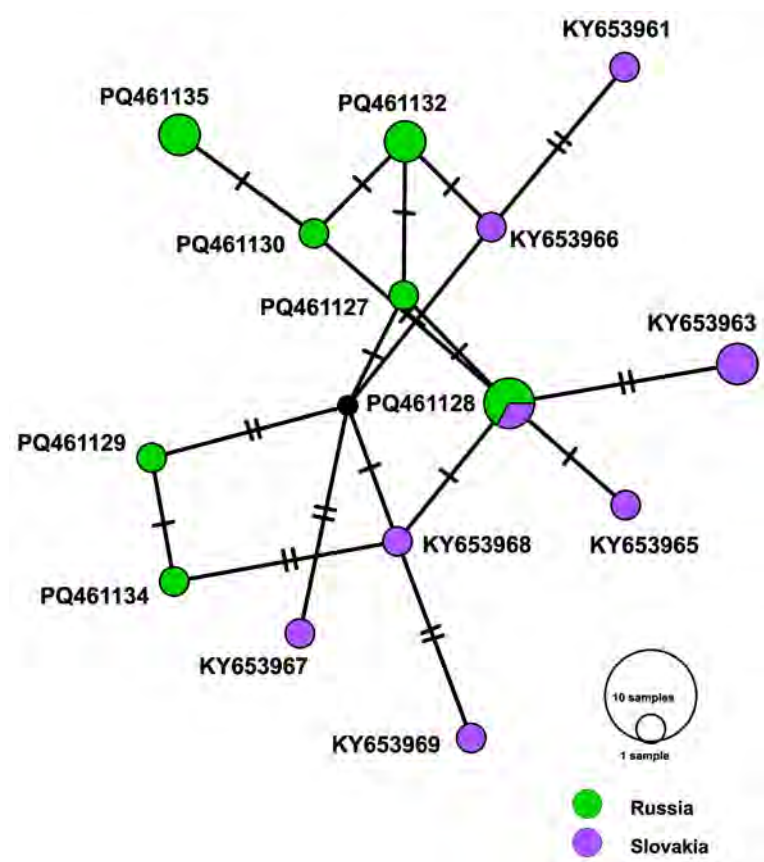


Figure 3. Haplotype network for *Diplostomum spathaceum* based on novel and published partial *cox1* mtDNA sequences of Kudlai et al. (2017). Unsampld intermediate haplotype is represented by a short intersecting line; each branch corresponds to a single mutational difference and connective lines represent one mutational step. Circle size is proportional to the number of isolates sharing a haplotype; black circles indicate transitive haplotypes that have not been found.

Comparison against the only available *cox1* mtDNA sequences of *D. spathaceum* metacercariae from breams from Slovakia (Kudlai et al., 2017) showed that only one haplotype was shared between two Karelian metacercariae (PQ461128, PQ461131) and one Slovakian metacercaria (KY653964).

Along with the phylogenetic analysis, paragenophores (taken from the same host individuals as the larvae taken for the molecular studies) were examined morphologically (Fig. 4).



Figure 4. Metacercariae of *Diplostomum spathaceum* with different shape of body from the lens of *Abramis brama* in Lake Syamozero. Scales: 100 μ m.

Thirteen morphological attributes of 40 newly found *D. spathaceum* metacercariae and six ratios of attributes were obtained.

Body elongate-oval, 296–499 $\times$ 194–313 (403 $\times$ 243), with maximum width just anterior to ventral sucker. Oral sucker elongate-oval, 33–70 $\times$ 36–61 (54 $\times$ 46). Pseudosuckers strongly muscular, mostly prominent, ear-like, 40 – 75 (58) long. Pharynx elongate-oval, 25–39 $\times$ 18–28 (34 $\times$ 20); oesophagus short, bifurcates closely posterior to pharynx; caeca long, narrow, reaching posterior to holdfast organ. Ventral sucker transversely oval, 32–59 $\times$ 40–75 (47 $\times$ 53), smaller or larger than oral sucker [sucker width ratio 1:0.92 0.96 (1:1.02)],

slightly posterior to mid-body length. Distance from anterior extremity of body to ventral sucker 154 294 (242). Holdfast organ relatively small, transversely oval, bipartite, contiguous with ventral sucker, 57–119 × 61–146 (78 × 82). Excretory vesicle small, V-shaped; reserve excretory system of diplostomid type; excretory concretions small, 177–380 (259) in number. Ratios are BW × BL/HW × HL 9–16 (15); BW × BL/VSW × VSL 35–44 (40); OSW × OSL/VSW × VSL 0.92–0.96 (1); HW × HL/VSW × VSL 2.6–3.9 (2.5); BW/BL (%) 60–66 (63); O/BL (%) 52–60 (59).

Metacercariae from different host specimens did not significantly differ in the number of excretory granules ($p > 0.05$). The parasites' dimensions also were not significantly different ($p > 0.05$). The morphological attributes of metacercariae were also similar, except for the shape of body and pseudosucker (Fig. 4). The body shape of metacercariae from bream's eye lens varied from rounded to elongated oval. A specific feature of the larvae was the morphology of pseudosuckers, which in a majority of metacercariae protruded forward beyond the anterior part of the body and oral suckers.

Discriminant analysis of the newly obtained and previously published data on the mean dimensions of *Diplostomum* spp. metacercariae parasitizing the lens was conducted (Fig. 5). The metacercariae of *D. spathaceum* from Lake Syamozero fell within a single cohort with a 95% confidence interval (large ellipse in Fig. 5).

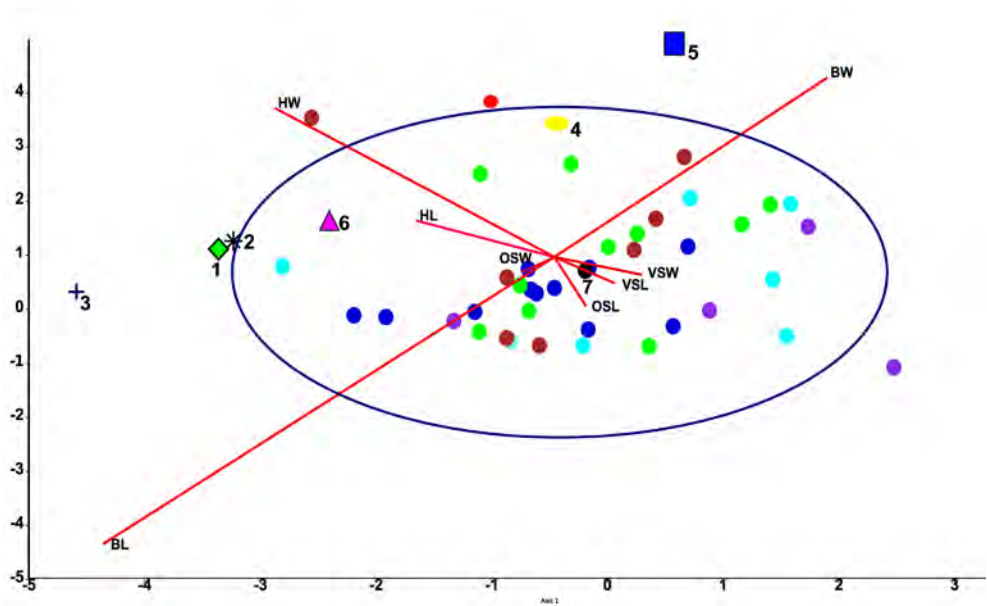


Figure 5. Ordination of the traits of *Diplostomum spathaceum* and *D. rutili* metacercariae by discriminant analysis. The mean values of nine traits, including morphometry, from the present study and the literature were involved: 1 – green rhombus: *D. spathaceum* (Shigin, 1986); 2 – black asterisk: *D. spathaceum* (Niewiadomska, 2010); 3 – blue cross: *D. spathaceum* (Faltýnková et al., 2014); 4 – yellow oval: *D. spathaceum* (Pérez-del-Olmo et al., 2014); 5 – navy square: *D. spathaceum* (Kudlai et al., 2017); 6 – pink triangle: *D. rutili* (Shigin, 1986); 7 – black circle: means of dimensions of *D. spathaceum* from Lake Syamozero (the coloured points – red, light blue, dark blue, green, brown, purple – represent the specimens taken from different host individuals).

Only three individuals from different hosts did not fit into the size group. The most significant contribution to the divergence of the species included in the analysis was from the metacercariae body length and width (BL and BW) on both axes. The length and width of the holdfast organ (HL and HW) were the most significant on the first canonical axis, while OSL, VSL and VSW were the most significant on the second canonical axis. The confidence ellipse includes both data on the dimensions of *D. spathaceum* from the present study and from *Cyprinus carpio* (Pérez-del-Olmo et al., 2014) as well as on *D. rutili* from *Hypophthalmichthys molitrix* (Shigin, 1986). Metacercariae of *D. spathaceum* from *Abramis brama* of Shigin (1986) were the most similar in mean dimensions to the larvae found in *Cyprinus carpio* (Niewiadomska, 2010). While neither of these samples fit within the confidence zone of the Lake Syamozero sample, they proved to be very close to it. Average dimensions of *D. spathaceum* from *G. aculeatus* and *S. alpinus* (Faltýnková et al., 2014) and from multiple hosts (Kudlai et al., 2017) were far both from the confidence ellipse of the Lake Syamozero sample and from each other (Fig. 5).

DISCUSSION

The data we obtained demonstrate that the species *D. spathaceum* parasitizes the lens of freshwater breams in Lake Syamozero. Previously, this species was recorded by researchers either as *Diplostomum* sp. (Shulman, 1962; Ieshko, Malakhova, 1982) or as *D. chromatophorum* (Brown, 1931) Shigin, 1986 (Novokhatskaya et al., 2008). This identification is solely due to the alteration in the systematics of the genus, when different authors tried to distinguish species only on the basis of morphological data and host specificity (Sudarikov et al., 2002; Niewiadomska, 2010). However, owing to the use of molecular methods, the situation with identification and description of diplostomids tends to improve. The partial *cox1* mtDNA sequences of the newly found parasites matched numerous previously published sequences for the species *D. spathaceum*, noted not only at the metacercariae stage in different fish species (Faltýnková et al., 2014; Kudlai et al., 2017), but also at the adult stage (Pérez-del-Olmo et al., 2014).

We identified seven haplotypes in ten metacercariae retrieved from bream from Lake Syamozero. Among the 14 cyprinid species in Danube River in the study by Kudlai et al. (2017), *A. brama* had the largest haplotype diversity (8 haplotypes). In total, our data and the above-mentioned report by Kudlai et al. (2017) revealed 14 haplotypes in *Diplostomum spathaceum* metacercariae from bream, with haplotype diversity (Hd) of 0.96.

Our integrated approach (molecular and morphological features) also enabled a detailed analysis of the morphological attributes of *D. spathaceum* larvae (Fig. 5).

The morphology of *D. spathaceum* metacercariae in our study (Fig. 5) is not in full agreement with the descriptions by other authors, i.e. Faltýnková et al. (2014) and Kudlai et al. (2017). The newly investigated specimens differ from those of Faltýnková et al. (2014) in having a shorter and wider body, smaller oral and ventral sucker, holdfast organ. Metacercariae from the host mix of Kudlai et al. (2017) had a smaller length of the body and oral sucker, but larger dimensions of the holdfast organ compared to the parasites from Syamozero. While situated in the very periphery of the confidence ellipse, the larvae reported by Pérez-del-Olmo et al. (2014) had dimension characteristic of the species. Such variability of parasites is probably due to different sample collection and fixation methods, as well as different host species.

The most interesting finding of our analysis is that the mean dimensions of the species *D. rutili* described from the lens of *Hypophthalmichthys molitrix* by Shigin (1986) fall within the confidence ellipse of the newly studied metacercariae of *D. spathaceum*. In addition, Figure 5 demonstrates that the mean dimension values of the species fall within the range between those of the newly described metacercariae and larvae of *D. spathaceum* from Shigin (1986) and Niewiadomska (2010). Furthermore, such a specific feature of the larvae as pseudosuckers protruding forward beyond the anterior part of the body and oral suckers was described as a species-specific trait only for the metacercariae of *D. rutili* Razmashkin, 1969 (Shigin, 1986). Thus, the matching sizes, the presence of the characteristic ear-shaped protruding pseudosuckers, and the similar range of Cyprinid hosts leads us to the assumption that the species *D. rutili* Razmashkin, 1969 may be conspecific to *D. spathaceum* (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876.

The joint analysis of our own and published data shows that the rates of *Diplostomum* metacercariae infection in bream of Lake Syamozero have increased significantly since 1980 (Fig. 6).

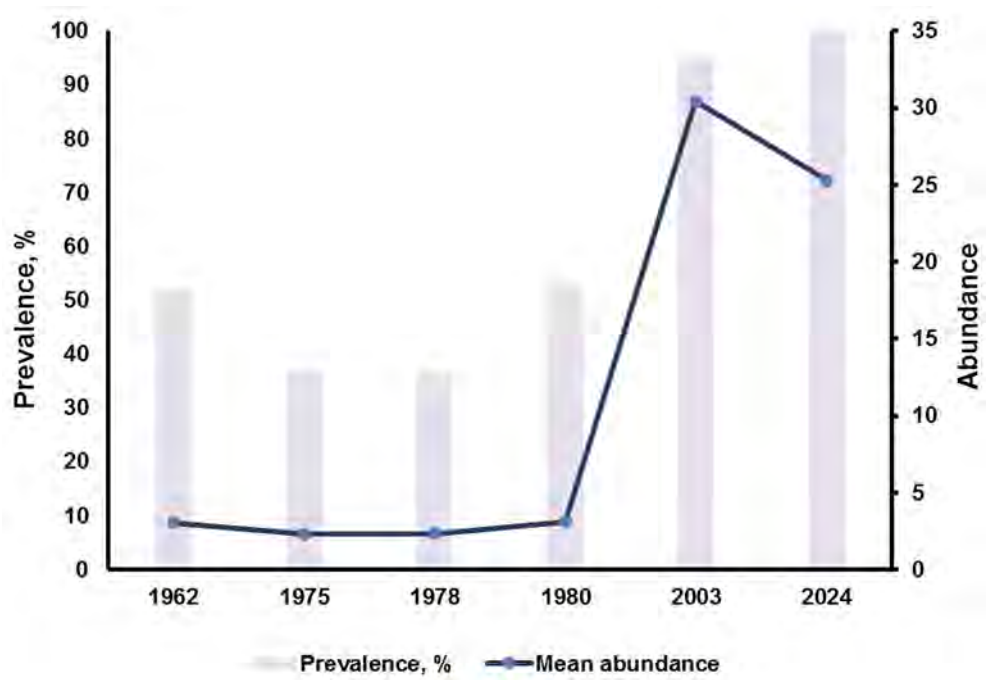


Figure 6. Long-term changes of *Diplostomum* sp. metacercariae infection parameters in eyes of the bream *Abramis brama* in Lake Syamozero.

A similar trend was previously noted in many other fish species in Syamozero (Ieshko, Novokhatskaya, 2008; Novokhatskaya et al., 2005; Novokhatskaya, 2008). It is likely that intensive vegetation growth in the littoral zone induced by eutrophication has created favourable conditions for gastropods, the intermediate hosts of diplostomids (Novokhatskaya, 2008). In addition, the concentration of juveniles of many fish species in shallow waters (Sterligova et al., 2016) and the growing number of gulls in the lake area (Sazonov, 2004) also promote the high abundance of diplostomids.

CONCLUSIONS

Thus, our study has established that the species *D. spathaceum* parasitizes the eye lens of breams in Lake Syamozero. The mtDNA sequences of the species match those obtained earlier, but their morphological features only partially correspond to those described in the literature. Furthermore, discriminant analysis of the size characteristics in combination with the presence of a well-defined three-lobed anterior end of the body suggests that *D. rutili* is a junior synonym of *D. spathaceum*. This study once again confirms the importance of using an integrated approach to diplostomid larvae identification. In addition, this approach opens great opportunities for investigating the species morphological variability within populations.

Long-term data demonstrate a considerable increase in bream infection with *D. spathaceum* and reflect changes occurring both in the host population and in the ecosystem as a whole.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are very grateful to Dr. Olga P. Sterligova for assistance in collecting the material and to Dr. Sergey V. Bugmyrin for help with conducting discriminant analysis. Special thanks are due to Olga S. Kislova (Chief Translator of Department for International Cooperation, KRC RAS) for help with proofreading of the text.

FUNDING

The study was funded by the Russian Science Foundation, project no. 24-26-00251.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

Research Fishing is under Permit of North-West Territorial Administration of the Federal Agency for Fishery (7820240317689) from 14 May 2024.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

REFERENCES

- Achatz T.J., Martens J.R., Kostadinova A., Pulis E.E., Orlofske S.A., Bell J.A., Fecchio A., Oyarzún-Ruiz P., Syrota Y.Y., Tkach V.V. 2022. Molecular phylogeny of *Diplostomum*, *Tylodelphys*, *Austrodiplostomum* and *Paralaria* (Digenea: Diplostomidae) necessitates systematic changes and reveals a history of evolutionary host switching events. *International Journal for Parasitology* 52: 47–63. doi:10.1016/j.ijpara.2021.06.002
- Astrin J.J., Zhou X., Misof B. 2013. The importance of biobanking in molecular taxonomy, with proposed definitions for vouchers in a molecular context. *Zookeys* 30 (365): 67–70. doi: 10.3897/zookeys.365.5875
- Blasco-Costa I., Faltýnková A., Georgieva S., Skírnisson K., Scholz T., Kostadinova A. 2014. Fish pathogens near the Arctic Circle: molecular, morphological and ecological evidence for unexpected diversity of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) in Iceland. *International Journal for Parasitology* 44:703–715, <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.04.009>
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Fish parasites. Guide to the study. Leningrad, Nauka, 121 pp. (In Russian).
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Natural Methods* 9: 772–772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Díaz-Suárez A., Noreikiene K., Kahar S., Ozerov M.Y., Gross R., Kisand V., Vasemägi A. 2024. DNA metabarcoding reveals spatial and temporal variation of fish eye fluke communities in lake ecosystems. *International Journal for Parasitology* 54: 33–46. doi: 10.1016/j.ijpara.2023.07.005
- Faltýnková A., Georgieva S., Kostadinova A., Blasco-Costa I., Scholz T., Skírnisson K. 2014. *Diplostomum* von Nordmann, 1832 (Digenea: Diplostomidae) in the sub-Arctic: descriptions of the larval stages of

six species discovered recently in Iceland. *Systematic Parasitology* 89: 195–213. <https://doi.org/10.1007/s11230-014-9517-0>

- Faltýnková A., Kudlai O., Pantoja C., Yakovleva G., Lebedeva D. 2022. Another plea for ‘best practice’ in molecular approaches to trematode systematics: *Diplostomum* sp. clade Q identified as *Diplostomum baeri* Dubois, 1937 in Europe. *Parasitology* 149: 503–18. doi:10.1017/S0031182021002092
- Georgieva S., Soldánová M., Pérez-Del-Olmo A., Dangel D.R., Sitko J., Sures B., Kostadinova A. 2013. Molecular prospecting for European *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) reveals cryptic diversity. *International Journal for Parasitology* 43: 57–72. doi: 10.1016/j.ijpara.2012.10.019
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Ieshko E.P., Malakhova R.P. 1982. Parasitological characterization of fish infestation as an indicator of ecological changes in a water body. In: Reshetnikov Y.S. (ed.). Changes in the structure of fish population in eutrophic water bodies. Moscow, Nauka, 161–176. (In Russian).
- Ieshko E.P., Novokhatskaya O.V. 2008. Trends in succession of parasitofauna of fish of eutrophied water bodies. *Journal of Ichthyology* 48 (8): 665–670. doi 10.1134/S0032945208080134
- Kudlai O., Oros M., Kostadinova A., Georgieva S. 2017. Exploring the diversity of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) in fishes from the river Danube using DNA mitochondrial barcodes. *Parasites & Vectors* 10, 592. doi:10.1186/s13071-017-2518-5
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lebedeva D.I., Popov I.Y., Yakovleva G.A., Zaicev D.O., Bugmyrin S.V., Makhrov A.A. 2022. No strict host specificity: Brain metacercariae *Diplostomum petromyzifluviatilis* Müller (Diesing, 1850) are conspecific with *Diplostomum* sp. Lineage 4 of Blasco-Costa et al. (2014). *Parasitology International* 91, 102654. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2022.10265>
- Lebedeva D.I., Zaitsev D.O., Alekseeva J.I., Makhrov A.A. 2023. Metazoan parasites of two stickleback species at the Solovetsky Archipelago (White Sea). *Marine Biological Journal* 8: 33–46. <https://doi.org/10.21072/mbj.2023.08.3.03>
- Locke S.A., Al-Nasiri F.S., Caffara M., Drago F., Kalbe M., Lapierre A.R., McLaughlin J.D., Nie P., Overstreet R.M., Souza G.T.R., Takemoto R.M., Marcogliese D.J. 2015. Diversity, specificity and speciation in larval Diplostomidae (Platyhelminthes: Digenea) in the eyes of freshwater fish, as revealed by DNA barcodes. *International Journal for Parasitology* 45: 841–855. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2015.07.001>
- Lockyer A.E., Olson P.D., Stergaard P., Rollinson D., Johnston D.A., Attwood S.W., Southgate V.R., Horak P., Snyder S.D., Le T.H., Agatsuma T., McManus D.P., Carmichael A.C., Naem S., Littlewood D.T.J. 2003. The phylogeny of the Schistosomatidae based on three genes with emphasis on the interrelationships of *Schistosoma* Weiland, 1858. *Parasitology* 126 (3): 203–224. <https://doi.org/10.1017/S0031182002002792>
- Malakhova R.P., Ieshko E.P. 1977. Changes in the parasite fauna of fish of Syamozero for the last 20 years. In: Potapova O.I., Sokolova V.A. (eds). Syamozero and perspectives of its fishery utilization. Petrozavodsk: Karelsky Nauchny Centr, 185–199. (In Russian).
- Niewiadomska K. 2010. Przywry (Trematoda). Część ogólna; Część systematyczna – Aspidogastrea, Digenea: Strigeida. Poland, Łódź, Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, 388 pp. (in Polish).
- Novokhatskaya O.V. 2008. Parasitofauna of fish of eutrophic lakes (on the example of Syamozero). Theses for the PhD. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. St. Petersburg, 164 pp. (In Russian).
- Novokhatskaya O.V., Ieshko E.P., Lebedeva D.I. 2005. Long-term changes in the parasitofauna of whitefish (Coregonidae) of Syamozero (South Karelia). Salmonid fishes of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk, KRC RAS, C. 97–102. (In Russian).
- Novokhatskaya O.V., Ieshko E.P., Sterligova O.P. 2008. Character of long-term changes in the parasitofauna of bream *Abramis brama* L. in an eutrophic water body. *Parazitologiya* 42 (4): 308–317. (In Russian)
- Pérez-del-Olmo A., Georgieva S., Pula H.J., Kostadinova A. 2014. Molecular and morphological evidence for three species of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae), parasites of fishes and fish-eating birds in Spain. *Parasites & Vectors* 7: 502. doi:10.1186/s13071-014-0502-x
- Rambaut A. 2012. FigTree v1. 4. Molecular evolution, phylogenetics and epidemiology. Available at <https://github.com/rambaut/figtree/releases> (accessed 1 October 2024)
- Reshetnikov Y.S., Popova O.A., Sterligova O.P., Titova V.F., Bushman L.G., Ieshko E.P., Makarova N.P., Malakhova R.P., Pomazovskaya I.V., Smirnov Yu. 1982. Changes in the structure of the fish population of an eutrophying water body. Moscow, Nauka, 248 pp. (In Russian).
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Huelsenbeck J.P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542. doi:10.1093/sysbio/sys029

- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A. 2017. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular Biology and Evolution* 34: 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Rumyantsev E.A. 1996. Evolution of fish parasite fauna in lakes. Petrozavodsk, KRC RAS. 188 pp. (In Russian).
- Sazonov S.V. 2004. Ornithofauna of the taiga of Eastern Fennoscandia. Historical and zonal-landscape factors of formation. Moscow, Nauka, 390 pp. (In Russian).
- Schwelm J., Georgieva S., Grabner D., Kostadinova, A., Sures B. 2021. Molecular and morphological characterisation of *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918) with a revised classification and an updated nomenclature of the species-level lineages of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) sequenced worldwide. *Parasitology* 148 (13): 1648–1664, <https://doi.org/10.1017/S0031182021001372>
- Shigin A.A. 1986. Trematodes in the fauna of the USSR: the genus *Diplostomum*. Metacercariae. Moscow, Nauka, 254 pp. (In Russian).
- Shulman S.S. 1962. Parasite fauna of fish of Syamozero lakes group. Proceedings of Syamozero complex expedition 2: 173–244. (In Russian).
- Shulman S.S., Malakhova R.P., Rybak V.F. 1974. Comparative-ecological analysis of fish parasites of lakes of Karelia. Leningrad, Nauka. 108 pp. (In Russian).
- Sokolov S.G., Ieshko E.P., Lebedeva D.I. 2023. Resurrection of *Diplostomum numericum* Niewiadomska, 1988 (Digenea, Diplostomatoidea: Diplostomidae) based on novel molecular data from the type-host. *Diversity* 15 (7): 840. doi 10.3390/d15070840.
- Sterligova O.P., Ilmast N.V., Savosin D.S. 2016. Cyclostomata and fishes of the fresh waters of Karelia. Petrozavodsk, KRC RAS, 223 pp. (In Russian).
- Sudarikov V.E., Shigin A.A. 1965. On the methods for working with metacercariae of the Strigeidida. Trudy Gel'mintologicheskoi Lab. Akad. Nauk SSSR 15: 158–166. (In Russian).
- Sudarikov V.E., Shigin A.A., Kurochkin Yu.V., Stenko R.P., Yurlova N.I. 2002. Metacercariae of trematodes – parasites of hydrobionts of Russia. V. 1. Moscow, Nauka, 298 pp. (In Russian).

МОЛЕКУЛЯРНАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕТАЦЕРКАРИЙ *DIPLOSTOMUM SPATHACEUM* ИЗ *ABRAMIS BRAMA* L. ОЗЕРА СЯМОЗЕРО (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ)

Д. И. Лебедева, И. В. Суховская, А. А. Кочнева,
Л. А. Лысенко, Н. П. Канцера, Д. О. Зайцев,
Н. П. Милянчук, Е. П. Иешко

Ключевые слова: трематоды, сох1, лещ, хрусталик глаза, Карелия

РЕЗЮМЕ

Трематоды *Diplostomum* von Nordmann, 1832 – широко распространенные паразиты со сложным жизненным циклом, включающим пресноводных моллюсков в качестве первых промежуточных хозяев, различные виды рыб в качестве вторых промежуточных хозяев и рыбоядных птиц как окончательных хозяев. Метацеркарии *Diplostomum* spp. – опасные патогены рыб с затрудненной морфологической идентификацией. Настоящее исследование метацеркарий *Diplostomum* из хрусталика глаза *Abramis brama* с использованием молекулярных и морфологических методов было проведено в рамках долгосрочного паразитологического мониторинга рыб озера Сямозеро. В результате получены молекулярная и морфологическая характеристики метацеркарий *Diplostomum spathaceum* из хрусталика леща. Частичные последовательности сох1, использованные для молекулярной идентификации изолятов, совпадают с ранее отмеченными для вида. Морфологические признаки метацеркарий лишь частично совпадают с литературными данными. Дискриминантный анализ, проведенный для сравнения размеров паразитов, позволяет предположить, что вид *Diplostomum rutili* является младшим синонимом *Diplostomum spathaceum*. Согласно результатам исследования многолетних изменений встречаемости диплостомид в хрусталиках глаз лещей озера Сямозеро, наблюдается рост зараженности рыб в популяции водоема в течение длительного времени.

УДК 595.751.2

**ФАУНА БЛОХ (INSECTA, SIPHONAPTERA)
РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИИ**

**© 2024 г. С. Г. Медведев^{а, *}, Н. А. Лютикова^б,
Л. А. Беспятова^б, С. В. Бугмырин^{б, **}**

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

^б Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

* e-mail: smedvedev@zin.ru

** e-mail: sbugmyr@mail.ru

Поступила в редакцию 18.11.2024 г.

После доработки 28.11.2024 г.

Принята к печати 01.12.2024 г.

В работе рассмотрены особенности видового состава блох (Siphonaptera) Карелии, как части фауны более крупного географического региона – Северо-Запада России и Фенноскандии. Основные сведения взяты из обобщающих сводок. При анализе были использованы данные ИАС PARHOST1 по мировой фауне блох, которая постоянно пополняется с 2001 г. и находится в ЗИН РАН. К настоящему времени в Карелии отмечено 28 видов блох, относящихся к 13 родам, что составляет около 35% от фауны Региона и 13% фауны блох России. Виды, распространенные на Северо-Западе РФ, но не представленные в фауне Карелии, можно разделить на две основные группы. Первую группу составляют паразиты тех хозяев, блохи которых до настоящего времени остаются неизученными. Ко второй группе можно отнести блох, отсутствующих в фауне Карелии вследствие викаривания ареалов близких видов.

Ключевые слова: паразиты, блохи, видовое разнообразие, грызуны, насекомоядные, Северо-Запад России, Фенноскандия

DOI: 10.31857/S0031184724060024, **EDN:** VJZDRL

Блохи представляют обособленную группу вторично-бескрылых кровососущих насекомых с полным превращением – эктопаразитов млекопитающих и птиц. Блохам присущ своеобразный гнездово-норовый образ жизни, который позволяет им вместе с теплокровными прокормителями заселять разнообразные климатические и ландшафтные зоны, включая бореальную зону Евразии.

В физико-географическом отношении анализируемый Регион не однороден: если его северная часть – Фенноскандия (далее – ФД)¹, включает Норвегию, Финляндию,

¹ Территория Фенноскандии охватывает Норвегию, Швецию и Финляндию, а Северо-Запад европейской части России объединяет Калининградскую, Псковскую, Ленинградскую, Новгородскую, Вологодскую, Архангельскую и Мурманскую области, а также Республики Карелия и Коми, входящие в Северо-Западный Федеральный округ Российской Федерации.

Швецию, Карелию, и расположена на Балтийском кристаллическом щите, то большая часть Северо-Запада России (СЗР) – в пределах Восточно-Европейской равнины. Карелия находится на стыке средней и северной таежных подзон, граница которых проходит приблизительно по 63° с.ш. Зона европейских широколиственных лесов расположена южнее.

Согласно имеющимся данным, фауна блох Региона в целом насчитывает 81 вид и восемь подвидов блох из шести семейств. Большая часть из этих видов имеет широкие евроазиатские ареалы. На территории Карелии в основном были изучены виды блох – паразиты мышевидных грызунов и насекомоядных млекопитающих (Беспятова и др., 2003а, б, 2005, 2008; Беспятова, Медведев, 2004; Бугмырин и др., 2003, 2008). Все данные по Карелии были обобщены в специальной публикации, посвященной блохам мелких млекопитающих (далее – ММ) (Беспятова и др., 2008). Позднее появилась работа по блохам грызунов севера Карелии в районе мыса Картеш (Медведев, Станюкович, 2022). Из других групп позвоночных есть сведения о находках блох у летучих мышей (Lebedeva et al., 2020).

В 2022 г. было проведено видовое определение блох коллекции постоянных препаратов Института биологии Карельского научного центра РАН. Этот материал был собран в результате многолетних зоопаразитологических исследований мелких млекопитающих, проводимых с 1950 по 1962 г. География сборов включала территории Республики Карелия (19 точек сбора) и Мурманской области (2 точки сбора). В настоящее время коллекция блох ИБ КарНЦ РАН содержит более 2 тыс. постоянных препаратов 4093 экз. блох (Кочерова и др., 2022; Kocherova et al., 2023).

В настоящей публикации фауна блох Карелии рассмотрена как часть фауны СЗР и ФД в целом, что позволяет оценить степень изученности данной группы на территории исследованного региона.

Сведения о фауне блох Региона, в том числе и Карелии, взяты из публикаций, посвященных распространению и относительной численности отдельных видов блох в подзонах южной, средней и северной тайги СЗР (Вашенко, 2006; Беспятова и др., 2008; Медведев, Третьяков, 2013; Kocherova et al., 2023 и другие указанные выше работы), а также из нескольких обобщающих сводок (Smit, 1969; Вашенко, 1996; Brinck-Lindroth, Smit, 2007). Находки в Карелии некоторых видов блох приводятся в настоящей работе впервые. При анализе распространения и паразито-хозяйных отношений блох были использованы данные ИАС PARHOST1 по мировой фауне блох, которая постоянно пополняется с 2001 г. и находится в ЗИН РАН. Сходство фауны блох мелких млекопитающих Карелии оценивали с помощью индекса Жаккара. Расчеты и построение дендрограммы выполнены в программе Past (Hammer et al., 2001).

Общая характеристика таксономического состава фауны и ареалов видов

Согласно обобщающей сводке по Северо-Западу РФ, фауна блох СЗР включает 56 видов из 21 рода, из которых обитание 42 видов было подтверждено находками, а обитание еще 14 видов можно предположить на основании сведений об их ареалах в целом (Вашенко, 1996). Сводка по фауне блох Фенноскандии и Дании включает сведения всего по 57 видам и девяти подвидам (Brinck-Lindroth, Smit, 2007), в том числе и тем видам и подвидам, которые распространены на территории СЗР. Таким образом, согласно всем литературным источникам, фауна Региона насчитывает

81 вид, принадлежащий к 31 роду из шести семейств. При этом 32 вида являются политипическими, т.е. они на этой территории представлены 30 номинативными формами и девятью неноминативными подвидами. Следует заметить, для фауны России в целом указано 212 видов из 50 родов, принадлежащих к семи семействам (Медведев, Третьяков, 2013). Таким образом, фауна Региона составляет около 40% от числа всех видов и 60% от числа родов, известных на территории России (табл. 1).

Таблица 1. Количество видов и подвидов блох, представленных в фауне Фенноскандии и Северо-Запада европейской части России

Table 1. The number of species and subspecies of fleas in the fauna of Fennoscandia and the North-West of the European part of Russia

Роды	Фауна				
	мировая	России	Фенноскандии	СЗР	Карелии
Сем. Ceratophyllidae					
<i>Amalaraeus</i>	8+11	4	1+2	1	1
<i>Callopsylla</i>	27+4	4+1	1	-	-
<i>Ceratophyllus</i>	68+15	25+2	20+2	15	4
<i>Megabothris</i>	17+4	7+1	4	3	4
<i>Nosopsyllus</i>	56+22	5	2	1	1
<i>Paraceras</i>	10+1	1+2	1	1	-
<i>Tarsopsylla</i>	1+1	1	1	1	1
<i>Mioctenopsylla</i>	2+2	2+1		1	-
<i>Dasypsyllus</i>	7+3	1	1	1	1
Сем. Hystrichopsyllidae					
<i>Catallagia</i>	16+2	4	1	-	-
<i>Corrodopsylla</i>	4+2	1	1	1	1
<i>Ctenophthalmus</i>	186+114	26+5	6+2	4+2	3+2
<i>Doratopsylla</i>	11+3	1	1	1	1
<i>Hystrichopsylla</i>	25+13	4	2	1	1
<i>Typhloceras</i>	2+6	1	1		-
<i>Palaeopsylla</i>	59+6	7	4+2	4	2+1
<i>Rhadinopsylla</i>	69+9	14+1	2	1	1
Сем. Ischnopsyllidae					
<i>Ischnopsyllus</i>	32	10	9	7	2
<i>Myodopsylla</i>	12+1	1	1	1	1
<i>Nycteridopsylla</i>	20+2	2	4	-	-
Сем. Leptopsyllidae					
<i>Amphipsylla</i>	41+17	12+2	2	2	-

<i>Frontopsylla</i>	33+28	7+6	2	-	-
<i>Leptopsylla</i>	9+14	5	1	1	-
<i>Peromyscopsylla</i>	19+12	3	2	2	2
Сем. Pulicidae					
<i>Archaeopsylla</i>	2+1	2	1	1	-
<i>Ctenocephalides</i>	13+1	2	2	2	1
<i>Ornithopsylla</i>	1	-	1	-	-
<i>Pulex</i>	7	1	1	1	-
<i>Spilopsyllus</i>	1	1	1	1	-
<i>Xenopsylla</i>	75+10	3	1	1	-
Сем. Vermipsyllidae					
<i>Chaetopsylla</i>	29	12	3	3	-

Монотипические виды фауны Региона наиболее характерны для паразитов грызунов рода *Megabothris* (четыре вида) и птиц рода *Ceratophyllus* (11 видов) из сем. Ceratophyllidae, а большинство видов характерны для паразитов летучих мышей из сем. Ischnopsyllidae (семь видов). Кроме того, в фауне Региона представлены такие монотипические виды родов, как *Nycteridopsylla* и *Myodopsylla* из сем. Ischnopsyllidae, а также *Amphipsylla*, *Frontopsylla*, *Leptopsylla* и *Peromyscopsylla* из сем. Leptopsyllidae и ряд других.

В фауне Региона обитают 32 политипических вида блох. В Регионе распространены 30 номинативных форм и восемь прочих подвидов – паразитов грызунов [*Amalaraeus penicilliger mustelae* (Dale, 1878), *A. penicilliger pedias* (Roths., 1911), *Ctenophthalmus* (C.) *agyrtes fennicus* Peus, 1950 и *C. (C.) agyrtes kleinschmidtianus* Peus, 1950], насекомоядных [*Palaeopsylla* (P.) *soricis rosickyi* Smit, 1960 и *P. (P.) soricis starki* Wagner, 1930] и птиц [*Ceratophyllus* (C.) *styx freyi* Nordberg, 1935, *C. (C.) vagabundus insularis* Rothschild, 1906]. В фауне Карелии представлены 20 видов, из которых, в частности, девять – политипические. Среди последних семь подвидов являются номинативными, а два вида – неноминативными. Это блохи *Palaeopsylla soricis starki* и *Ctenophthalmus* (C.) *agyrtes fennicus*.

Виды фауны Региона характеризуются ареалами восьми основных типов и 35 подтипов (табл. 2). Широкие ареалы, охватывающие всю или почти всю Палеарктику, а у ряда видов – еще и часть Неарктической области, составляют большую часть из них. Ниже будут рассмотрены основные группы видов с различными типами ареалов и с указанием, какие из них не представлены в фауне Карелии.

Среди видов блох фауны Региона наиболее широкий Европейско-Восточно-средиземноморско-Восточноазиатско-Малайско-Канадско-Западноамериканско-Карибский ареал имеет паразит птиц *Dasypsyllus* (D.) *gallinulae* (Dale, 1878). Этот вид представлен на территории Региона номинативным подвидом, ареал которого следует отнести к Европейско-Восточносредиземноморско-Восточноазиатско-Малайскому типу. *D. g. gallinulae* на территории Карелии недавно был обнаружен в гнездах птиц, о чем будет опубликована отдельная статья.

Таблица 2. Типы и подтипы ареалов видов блох, обнаруженных на территории Фенноскандии и Северо-Запада европейской части России

Table 2. Types and subtypes of the ranges of flea species found in the territory of Fennoscandia and the North-West of the European part of Russia

Виды блох	Smit, 1969	Ващенко, 1996	Brinck-Lindroth, Smit, 2007	Карелия
I. Голарктический				
1. Европейско-Западноамериканский				
<i>Ceratophyllus (C.) affinis</i> Nordberg, 1935	+	+	+	
2. Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Канадский				
<i>Catallagia d. dacenkoi</i> Ioff, 1940			+	
<i>C. dacenkoi</i> Ioff, 1940			+	
3. Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Канадско-Западноамериканский				
<i>Tarsopsylla octodecimdentata</i> (Kolenati, 1863)	+	+	+	+
4. Европейско-Сибирско-Иранско-Западномедиземноморско-Восточномедиземноморско-Восточноамериканский				
<i>Ceratophyllus (C.) gallinae</i> (Schrank, 1803)	+	+	+	+
5. Европейско-Сибирско-Канадский				
<i>C. (C.) vagabundus</i> (Boheman, 1866)	+		+	
<i>C. (C.) v. vagabundus</i> (Boheman, 1866)	+		+	
<i>C. (Emmareus) garei</i> Rothschild, 1902	+	+	+	+
<i>C. (Rosickyiana) lunatus</i> Jordan et Rothschild, 1920	+	+	+	
<i>Amphipsylla sibirica</i> (Wagner, 1898)	+	+	+	
6. Европейско-Сибирско-Канадско-Восточноамериканский				
<i>Ceratophyllus (C.) rossittensis</i> Dampf, 1913	+	+	+	
7. Европейско-Сибирско-Канадско-Западноамериканско-Восточноамериканско-Восточноазиатский				
<i>C. (C.) styx</i> Rothschild, 1900	+	+	+	
8. Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Канадский				
<i>Amalaraeus penicilliger</i> (Grube, 1851)		+	+	+
<i>Chaetopsylla (Arctopsylla) tuberculatiseps</i> (Bezzi, 1890)		+	+	
II. Голарктический – европейско-неарктический				
9. Европейско-Канадский				
<i>Mioctenopsylla arctica</i> Rothschild, 1922			+	
III. Транспалеарктический				
10. Европейско-Сибирский				
<i>Ceratophyllus (C.) farreni</i> Rothschild, 1905		+		
<i>C. (C.) f. farreni</i> Rothschild, 1905	+		+	
<i>C. (C.) r. rossittensis</i> Dampf, 1913	+		+	
<i>C. (C.) tribulis</i> Jordan, 1926			+	
<i>C. (Monopsyllus) sciurorum</i> (Schrank, 1803)	+		+	

<i>C. (Monopsyllus) s. sciurorum</i> (Schränk, 1803)	+		+	+
<i>C. (Rosickyana) l. lunatus</i> Jordan et Rothschild, 1920	+		+	
<i>Megabothris (Gebiella) turbidus</i> (Rothschild, 1909)		+	+	+
<i>M. (M.) calcarifer</i> (Wagner, 1913)	+		+	+
<i>M. (M.) walkeri</i> (Rothschild, 1902)	+	+	+	+
<i>Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) assimilis</i> (Taschenberg, 1880)		+	+	
<i>Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) a. assimilis</i> (Taschenberg, 1880)			+	
<i>C. (Euctenophthalmus) uncinatus</i> (Wagner, 1898)	+	+	+	+
<i>Ischnopsyllus (Hexactenopsylla) hexactenus</i> (Kolenati, 1856)		+	+	+
<i>I. (I.) elongatus</i> (Curtis, 1832)		+	+	
<i>I. (I.) obscurus</i> (Wagner, 1898)		+	+	
<i>Peromyscopsylla bidentata</i> (Kolenati, 1863)	+	+	+	
<i>P. b. bidentata</i> (Kolenati, 1863)			+	+
<i>Peromyscopsylla silvatica</i> (Meinert, 1896)	+	+	+	+

11. Европейско-Туранский

<i>Ceratophyllus (C.) enefdeae</i> Ioff, 1950			+	
<i>Ischnopsyllus (I.) variabilis</i> (Wagner, 1898)		+	+	

12. Европейско-Туранско-Иранско-Западномедиземноморско-Восточномедиземноморский

<i>I. (I.) octactenus</i> (Kolenati, 1856)		+	+	
--	--	---	---	--

13. Европейско-Туранско-Иранско-Западномедиземноморско-Центральноазиатский

<i>Amphipsylla rossica</i> Wagner, 1912		+	+	
---	--	---	---	--

14. Европейско-Туранско-Иранско-Центральноазиатский

<i>Chaetopsylla (Ch.) globiceps</i> (Taschenberg, 1880)	+	+	+	
<i>Ch. (Ch.) trichosa</i> Kohaut, 1903	+	+	+	

15. Европейско-Центральноазиатско-Иранский

<i>Ceratophyllus (C.) hirundinis</i> (Curtis, 1826)	+	+	+	
---	---	---	---	--

16. Европейско-Сибирско-Восточноазиатский

<i>Ceratophyllus (C.) farreni</i> Rothschild, 1905	+		+	
<i>Tarsopsylla o. octodecimdentata</i> (Kolenati, 1863)	+		+	+
<i>Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella</i> Jordan et Rothschild, 1921	+	+	+	+

17. Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Туранский

<i>Corrodopsylla birulai</i> (Ioff, 1928)	+	+	+	+
---	---	---	---	---

18. Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский

<i>Ceratophyllus (Monopsyllus) indages</i> (Rothschild, 1908)	+	+	+	+
<i>C. (Monopsyllus) i. indages</i> (Rothschild, 1908)	+		+	

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Виды блох	Smit, 1969	Вашенок, 1996	Brinck-Lindroth, Smit, 2007	Карелия
19. Европейско-Сибирско-Восточносредиземноморско-Туранско-Восточноазиатский				
<i>Paraceras melis</i> (Walker, 1856)	+	+	+	
20. Европейско-Сибирско-Туранско-Иранский				
<i>Ceratophyllus</i> (<i>Monopsyllus</i>) <i>sciurorum</i> (Schrank, 1803)		+		+
21. Европейско-Сибирско-Центральноазиатский				
<i>Megabothris</i> (<i>Gebiella</i>) <i>rectangulatus</i> (Wahlgren, 1903)	+	+	+	+
<i>Frontopsylla</i> (<i>Orfrontia</i>) <i>lapponica</i> (Nordberg, 1935)	+		+	
22. Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Восточноазиатский				
<i>Myodopsylla trisellis</i> Jordan, 1929	+	+	+	+
23. Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Иранско-Восточносредиземноморский				
<i>Ceratophyllus</i> (<i>Emmareus</i>) <i>borealis</i> Rothschild, 1907	+	+	+	
24. Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Туранский				
<i>C. (C.) caliotus</i> Jordan, 1937			+	
25. Европейско-Центральноазиатско-Туранско-Иранско-Восточносредиземноморский				
<i>C. (C.) fringillae</i> (Walker, 1856)	+	+	+	
IV. Транспалеарктическо-индо-малайско-неарктическо-неотропический				
26. Европейско-Восточносредиземноморско-Восточноазиатско-Малайско-Канадско-Западноамериканско-Карибский				
<i>D. (D.) gallinulae</i> (Dale, 1878)		+	+	
V. Транспалеарктическо-индо-малайский				
27. Европейско-Восточносредиземноморско-Восточноазиатско-Малайский				
<i>Dasypsyllus</i> (<i>D.</i>) <i>g. gallinulae</i> (Dale, 1878)	+	+	+	+
VI. Западнопалеарктический				
28. Европейский				
<i>Amalaraeus penicilliger mustelae</i> (Dale, 1878)			+	
<i>A. penicilliger pedias</i> (Rothschild, 1911)	+		+	+
<i>Ceratophyllus</i> (<i>C.</i>) <i>affinis affinis</i> Nordberg, 1935	+		+	
<i>C. (C.) delichoni</i> Nordberg, 1935	+	+	+	
<i>C. (C.) e. enefdeae</i> Ioff, 1950			+	
<i>C. (C.) rusticus</i> Wagner, 1903	+	+	+	
<i>C. (C.) styx freyi</i> Nordberg, 1935	+		+	
<i>C. (C.) s. styx</i> Rothschild, 1900	+		+	
<i>C. (C.) vagabundus insularis</i> Rothschild, 1906			+	
<i>Mioctenopsylla arctica arctica</i> Rothschild, 1922			+	
<i>Ctenophthalmus</i> (<i>C.</i>) <i>a. agyrtes</i> (Heller, 1896)			+	+

<i>C. (C.) agyrtes fennicus</i> Peus, 1950	+	+	+	
<i>C. (C.) agyrtes kleinschmidtianus</i> Peus, 1950		+	+	+
<i>C. (C.) b. bisoctodentatus</i> Kolenati, 1863	+			+
<i>C. (Euctenophthalmus) obtusus</i> Jordan et Rothschild, 1912			+	
<i>C. (Euctenophthalmus) u. uncinatus</i> (Wagner, 1898)	+		+	+
<i>Doratopsylla dasyncema dasyncema</i> (Rothschild, 1897)	+		+	+
<i>Palaeopsylla (P.) s. similis</i> Dampf, 1910			+	
<i>P. (P.) soricis starki</i> Wagner, 1930	+		+	+
<i>Rhadinopsylla (Actenophthalmus) pentacantha</i> (Rothschild, 1897)			+	
<i>Ischnopsyllus (I.) mysticus</i> Jordan, 1942	+		+	
<i>Nycteridopsylla eusarca</i> Dampf, 1908			+	
<i>N. pentactena</i> (Kolenati, 1856)			+	
<i>Amphipsylla sibirica sibirica</i> (Wagner, 1898)	+		+	
<i>Frontopsylla (Orfrontia) laeta</i> Jordan et Rothschild, 1920			+	
<i>Ornithopsylla laetitiae</i> Rothschild, 1908			+	

29. Европейско-Восточносредиземноморский

<i>Paraceras melis melis</i> (Walker, 1856)	+		+	
<i>Palaeopsylla (P.) similis</i> Dampf, 1910		+	+	
<i>P. (P.) s. soricis</i> (Dale, 1878)			+	+
<i>Ischnopsyllus (I.) simplex</i> Rothschild, 1906	+	+	+	+
<i>Nycteridopsylla longiceps</i> Rothschild, 1908			+	

30. Европейско-Западносредиземноморский

<i>Ceratophyllus (Emmareus) columbae</i> (Gervais, 1844)	+	+	+	
<i>Ctenophthalmus (C.) bisoctodentatus bisoctodentatus</i> Kolenati, 1863			+	+
<i>C. (C.) bisoctodentatus</i> Kolenati, 1863	+	+	+	
<i>C. (C.) solutus</i> Jordan et Rothschild, 1920			+	
<i>C. (C.) s. solutus</i> Jordan et Rothschild, 1920			+	
<i>Doratopsylla dasyncema</i> (Rothschild, 1897)	+	+	+	+
<i>Palaeopsylla (P.) kohauti</i> Dampf, 1911		+	+	+
<i>P. (P.) minor</i> (Dale, 1878)		+	+	
<i>P. (P.) soricis rosickyi</i> Smit, 1960			+	
<i>Typhloceras poppei poppei</i> Wagner, 1903			+	
<i>Ischnopsyllus (I.) intermedius</i> (Rothschild, 1898)		+	+	

31. Европейско-Западносредиземноморско-Восточносредиземноморский

<i>Ctenophthalmus (C.) agyrtes</i> (Heller, 1896)		+	+	+
<i>Hystrihopsylla (H.) o. orientalis</i> Smit, 1956	+		+	

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Виды блох	Smit, 1969	Вашенко, 1996	Brinck-Lindroth, Smit, 2007	Карелия
<i>H. (H.) orientalis</i> Smit, 1956	+		+	
<i>H. (H.) talpae</i> (Curtis, 1826)		+	+	
<i>H. (H.) t. talpae</i> (Curtis, 1826)			+	+
<i>Palaeopsylla (P.) soricis</i> (Dale, 1878)		+	+	+
<i>Typhloceras poppei</i> Wagner, 1903			+	
<i>Archaeopsylla erinacei</i> (Bouché, 1835)	+	+	+	
<i>A. e. erinacei</i> (Bouché, 1835)	+		+	
<i>Spilopsyllus cuniculi</i> (Dale, 1878)			+	
32. Европейско-Западномедиземноморско-Восточномедиземноморско-Сахаро-Аравийский				
<i>Nosopsyllus (N.) londiniensis</i> (Rothschild, 1903)			+	
33. Европейско-Туранский				
<i>N. (N.) l. londiniensis</i> (Rothschild, 1903)			+	
<i>Ceratophyllus (C.) pullatus</i> Jordan et Rothschild, 1920			+	
<i>Nycteridopsylla dictena</i> (Kolenati, 1856)			+	
VII. Западно-Центральнопалеарктический				
34. Европейско-Восточноазиатско-Центральноазиатско-Туранский				
<i>Callopsylla (Orneacus) waterstoni</i> (Jordan, 1925)			+	
VIII. Космополитический				
<i>Nosopsyllus (N.) fasciatus</i> (Bosc, 1800)	+	+	+	+
<i>Leptopsylla (L.) segnis</i> (Schönherr, 1811)	+	+	+	
<i>Ctenocephalides canis</i> (Curtis, 1826)	+	+	+	
<i>C. felis</i> (Bouché, 1835)	+	+	+	+
<i>C. f. felis</i> (Bouché, 1835)	+		+	
<i>Pulex (P.) irritans</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	
<i>Xenopsylla cheopis</i> (Rothschild, 1903)		+	+	

Примечание. Нумерация типов ареалов – римскими цифрами, подтипов ареалов – арабскими; * сведения приводятся впервые.

Голарктические ареалы

Голарктические ареалы в фауне блох Региона имеют 12 видов из шести родов. Из семи видов рода *Ceratophyllus*, паразитирующих на птицах, только два – *C. (Emmareus) garei* Rothsc., 1902) и *C. (C.) gallinae* (Schränk, 1803) – обнаружены в Карелии. Остальные виды [*C. (C.) affinis* Nordberg, 1935, *C. (C.) vagabundus* (Boheman, 1866), *C. (C.) rossittensis* Dampf, 1913, *C. (C.) styx* Roths., 1900, *C. (Rosickyiana) lunatus* J. et R., 1920] на территории Карелии не найдены.

Голарктический тип ареала свойственен паразитам полевков и других лесных грызунов. Голарктический (Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Канадский) ареал имеет политипический вид (шесть подвидов, кроме номинативной формы) – блоха *Amalaraeus penicilliger* (Grube, 1851). На территории Карелии этот вид представлен *A. penicilliger pedias* (Rothsc., 1911) с западнопалеарктическим (Европейским) типом ареала.

Голарктический (Европейско-Сибирско-Канадский тип) ареал имеет другой политипический вид (4 подвида) – блоха *Amphipsylla sibirica* (Wagner, 1898). На территории соседней с Карелии Мурманской области распространен его номинативный вид *A. s. sibirica* с западнопалеарктическим (Европейским) типом ареала. Обширный, Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Канадско-Западноамериканский тип ареала, имеет политипический вид (один подвид) – паразит белок и летяг – блоха *Tarsopsylla octodecimdentata* (Kolenati, 1863), представленная на территории Карелии номинативной формой с Европейско-Сибирско-Восточноазиатским типом ареала.

В настоящее время на территории Карелии не обнаружены другие виды фауны Региона с голарктическими ареалами. В частности, не обнаружены паразит бурого и черного медведей – блоха *Chaetopsylla (Arctopsylla) tuberculatiseps* (Bezzi, 1890). Нет также находок паразита полевков – блохи *Catallagia dacenkoi* Ioff, 1940 с Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Канадским типом ареала, а также горностая, политипического вида (один подвид) – блохи *Ceratophyllus (Rosickyiana) lunatus* J. et R., 1920 с Европейско-Сибирско-Канадским типом ареала.

Транспалеарктические ареалы

В отряде блох транспалеарктические ареалы имеют 17 видов, из них восемь относятся к сем. Ceratophyllidae. Европейско-сибирские ареалы имеют паразиты грызунов *Megabothris (M.) calcarifer* (Wagn., 1913), *M. (M.) walkeri* (Roths., 1902) и *M. (Gebiiella) turbidus* (Roths., 1909). Остальные пять видов данного семейства имеют более широкие транспалеарктические ареалы, охватывающие внесибирскую часть Азии. Это паразит полевков: блоха *M. (G.) rectangulatus* (Wahlgren, 1903), распространенный также и в Центральноазиатской подобласти. Паразит бурундука, обыкновенной белки и летяги – блоха *Ceratophyllus (Monopsyllus) i. indages* Roths., 1908 – имеет европейско-сибирско-восточно-центральноазиатский тип ареала.

Не обнаружен на территории Карелии паразит барсука – блоха *Paraceras melis melis* (Walker, 1856). Ареал паразита, кроме Европейско-Сибирской подобласти, занимает Восточно-Средиземноморскую и Туранскую провинции, а также Восточноазиатскую подобласть. Паразит птиц – блоха *C. (Emmareus) borealis* Roths., 1907 – широко распространен в Европейско-Сибирской подобласти, Восточносредиземноморской и Иранской провинциях, а также в Центральноазиатской подобласти.

Западно-центральнопалеарктические ареалы

Пять видов блох с западно-центральнопалеарктическим типом ареала, относятся к четырем семействам. Это, например, паразит летучих мышей *Ischnopsyllus (I.) variabilis* (Wagner, 1898) (Ischnopsyllidae), который имеет Европейско-Туранский тип ареала. Не обнаруженные на территории Карелии паразиты барсука и лисицы – блохи *Chaetopsylla (Ch.) trichosa* Kohaut, 1903 и *Ch. (Ch.) globiceps* (Taschenberg, 1880) (Vermipsyllidae) – имеют, соответственно, Европейско-Центральноазиатский и Европейско-Центральноазиатско-Турано-Иранский типы ареалов. Отсутствуют и данные о находках паразита городской ласточки – блохи *Ceratophyllus (C.) hirundinis*

(Curtis, 1826) (Ceratophyllidae) с Европейско-Центральноазиатско-Иранским типом ареала, а также паразита полевок – блохи *Amphipsylla rossica* Wagner, 1912 (Leptopsyllidae) с Европейско-Центральноазиатско-Турано-Ирано-Западносредиземноморским типом ареала.

Западнопалеарктические ареалы

Девять видов блох с такими ареалами относятся к сем. Hystrichopsyllidae. В Карелии распространен паразит мелких лесных грызунов – блоха *Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella* J. et R., 1921. Европейско-средиземноморское распространение присуще паразиту землероек рода *Sorex* – блохе *Palaeopsylla s. soricis*, паразитам европейского крота – блохе *P. s. similis* Dampf, 1910, *P. minor* (Dale, 1878) и *P. kohauti* Dampf, 1911. Сходный подтип ареала свойственен паразиту мелких грызунов и насекомоядных – блохе *Hystrichopsylla t. talpae* (Curtis, 1826) и паразиту, обыкновенной бурозубки – блохе *Doratopsylla d. dasyncnema*. Еще два вида блох приурочены к лесной зоне Европы. Это паразит обыкновенного крота – блоха *Ctenophthalmus (C.) bisoctodentatus bisoctodentatus* Kolenati, 1863, а также паразит мелких грызунов и насекомоядных – блоха *C. (C.) a. agyrtes* (Heller, 1896).

Космополитические ареалы

Среди блох космополитичное распространение имеют пять видов из трех семейств. Это паразиты черной и серой крыс – блохи *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903) и *Nosopsyllus (N.) fasciatus* (Bosc, 1800), паразит хищных, домашних животных и человека – блоха *Pulex irritans* L., 1758, а также паразит собак и кошек – блоха *Ctenocephalides felis felis* (Bouché, 1835).

Распределение видов блох мелких млекопитающих по природным подзонам Карелии

Территория Республики Карелия расположена в таёжной природной зоне и условно делится на северную и среднюю тайгу (рис. 1).

Из 22 видов блох мелких млекопитающих в средней тайге отмечен 21 вид из четырех семейств. Так, сем. Hystrichopsyllidae представлено видами *Ctenophthalmus agyrtes*, *C. bisoctodentatus*, *C. uncinatus*, *Palaeopsylla kohauti*, *P. soricis*, *Corrodopsylla birulai*, *Doratopsylla dasyncnema*, *Rhadinopsylla integella*, *Hystrichopsylla talpae*, сем. Ceratophyllidae – *Amalareus penicilliger*, *Ceratophyllus garei*, *C. sciurorum*, *C. (Monopsyllus) indages*, *Megabothris rectangulatus*, *M. turbidus*, *M. walkeri*, *Nosopsyllus fasciatus*, *Tarso-psylla octodecimdentata*, сем. Leptopsyllidae – *Peromyscopsylla bidentata*, *P. silvatica*, сем. Pulicidae – *Ctenocephalides felis*.

Фауна блох мелких млекопитающих, обитающих в северной тайге, включает 11 видов из трех семейств. Так, сем. Hystrichopsyllidae на этой территории известно по таким видам, как *Ctenophthalmus uncinatus*, *Palaeopsylla soricis*, *Doratopsylla dasyncnema*, *Rhadinopsylla integella*, *Hystrichopsylla talpae*, сем. Ceratophyllidae – *Amalareus penicilliger*, *Megabothris rectangulatus*, *M. walkeri* и *M. calcarifer*, сем. Leptopsyllidae – *Peromyscopsylla bidentata* и *P. silvatica*.

Таким образом, основные различия фауны блох двух таежных подзон Карелии определяется встречаемостью *Corrodopsylla birulai*, *Megabothris turbidus* и *Ctenophthalmus agyrtes* только в южных районах. В свою очередь, вид *Megabothris calcarifer* отмечен только на территории северной тайги.

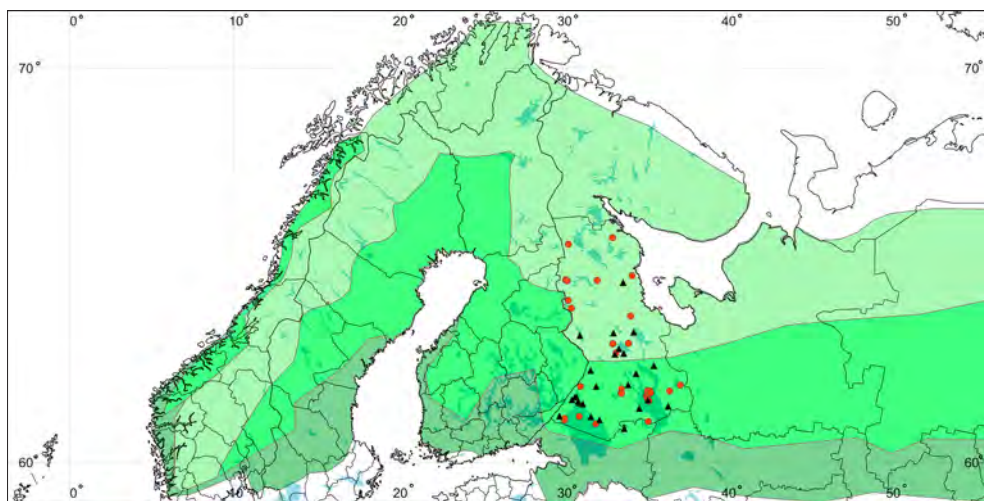


Рисунок 1. Границы подзон северной, средней и южной тайги на территории Фенноскандии и Карелии. Места сборов блох мелких млекопитающих в 1950-е годы указаны треугольниками, в 2000-е – кружками. Карта создана в приложении SimpleMappr (Shorthouse, 2010).

Figure 1. Boundaries of the northern, middle and southern taiga subzones in Fennoscandia and Karelia. Small mammal fleas collection sites in the 1950s are marked with triangles, in the 2000s with circles. The map was made in SimpleMappr (Shorthouse, 2010).

Паразито-хозяйинные связи блох и мелких млекопитающих Карелии

Фауна млекопитающих СЗР представлена 63 видами из 41 рода 12 семейств (Марвин, 1959; Ивантер, 1975; Сиивонен, 1979). Из общего числа видов млекопитающих в данном регионе 16% (10 видов) составляют насекомоядные. Летучие мыши представлены на Северо-Западе России восьмью видами. Виды грызунов составляют в фауне Северо-Запада наибольшую долю от общего числа видов млекопитающих – 41% (25 видов). Виды хищных составляют 22% (14 видов) от общего числа видов млекопитающих фауны Северо-Запада России. Мелкие млекопитающие включают в свой состав представителей отрядов насекомоядные и грызуны. Высокая численность, видовое разнообразие, широкое распространение этой группы наземных позвоночных делает их удобным модельным объектом для паразитологических исследований.

В Карелии у 16 видов мелких млекопитающих обнаружено 22 вида блох из четырех семейств (рис. 2). Самый широкий круг хозяев характерен для паразитов *P. silvatica* – 14 и *D. dasyncnemus* – 13 видов мелких млекопитающих. Наибольшее число блох этих двух видов собрано с рыжей полевки (более 50% для *P. silvatica*) и обыкновенной бурозубки (около 80% для *D. dasyncnema*). К поликсенным видам блох Карелии, которые были отмечены у десяти и более различных видов хозяев, можно отнести *M. walkeri* (49% от общего числа блох этого вида собрано с *M. agrestis*), *C. agyrtes* (26% – *T. europaea*; 21% – *A. agrarius*), *C. uncinatus* (68% – *Myodes glareolus*) и *P. soricis* (55% *S. araneus*). Семь видов (*A. penicilliger*, *M. rectangulatus*, *M. turbidus*,

C. birulai, *H. talpae*, *P. bidentata*, *Rh. integella*) были отмечены у трех–восьми видов хозяев, и у восьми блох круг хозяев ограничивается одним или двумя видами (рис. 2). Среди представителей последней группы были узко специфичные паразиты обследованных животных – крота (*P. kohauti*, *C. bisoctodentatus*), крысы (*Nosopsyllus fasciatus*), обыкновенной белки (*C. sciurorum*, *T. octodecimdentata*), а также нехарактерные для наземных мелких млекопитающих блохи – *C. indages* (паразит белки-летяги), *C. felis* (паразит хищных) и *C. garei* (паразит птиц).

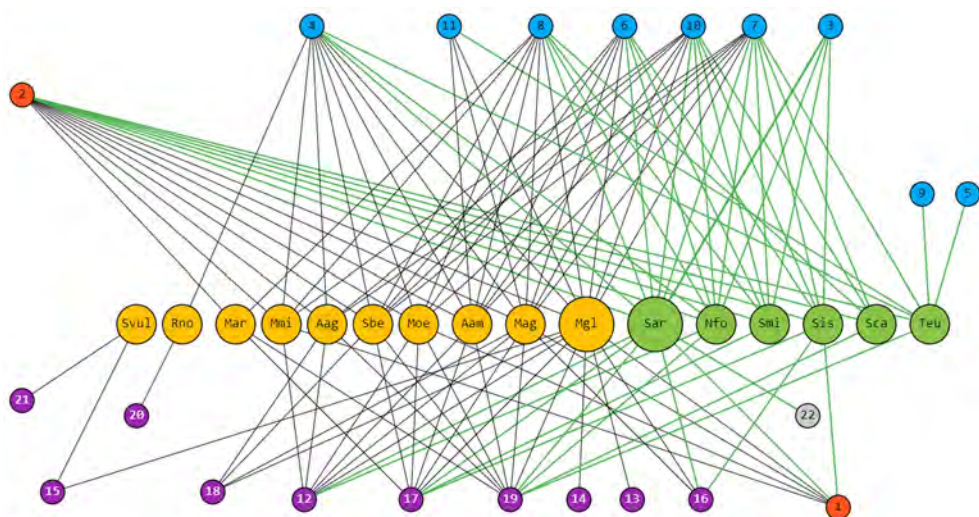


Рисунок 2. Паразито-хозяинные связи блох мелких млекопитающих Карелии.

Рисунок создан в редакторе графов (2024).

Figure 2. Parasite-host relationships of small mammal fleas in Karelia.

The figure was made in Graph editor (2024).

Хозяева – грызуны (желтые кружки) и насекомоядные (зеленые): Sar – *Sorex araneus* L., 1758, Smi – *S. minutus* L., 1766, Sca – *S. caecutiens* Laxmann, 1788, Sis – *S. isodon* Turov, 1924, Nfo – *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), Teu – *Talpa europaea* L., 1758, Svul – *Sciurus vulgaris* L., 1758, Mgl – *Myodes glareolus* (Schreber, 1780), Moe – *Alexandromys oeconomicus* (Pallas, 1776), Aam – *Arvicola amphibious* (L., 1758), Mag – *Microtus agrestis* (L., 1761), Mar – *Microtus arvalis* (Pallas, 1778), Mmi – *Micromys minutus* (Pallas, 1771), Aag – *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), Rno – *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), Sbe – *Sicista betulina* (Pallas, 1779). Блохи – сем. Leptopsyllidae (красный цвет): 1 – *Peromyscopsylla bidentata*, 2 – *P. silvatica*; сем. Hystrichopsyllidae (синий): 3 – *Corrodopsylla birulai*, 4 – *Ctenophthalmus agyrtes*, 5 – *C. bisoctodentatus*, 6 – *C. uncinatus*, 7 – *Doratomyssa dasyncema*, 8 – *Hystrichopsylla talpae*, 9 – *Palaeopsylla kohauti*, 10 – *Palaeopsylla soricis*, 11 – *Rhadinopsylla integella*; сем. Ceratophyllidae (фиолетовый): 12 – *Amalaraeus penicilliger*, 13 – *Ceratophyllus garei*, 14 – *C. indages*, 15 – *C. sciurorum*, 16 – *Megabothris calcarifer*, 17 – *M. rectangularis*, 18 – *M. turbidus*, 19 – *M. walkeri*, 20 – *Nosopsyllus fasciatus*, 21 – *Tarsopsylla octodecimdentata*; сем. Pulicidae (серый): 22 – *Ctenocephalides felis*.

Наибольшее число видов блох (16) характерно для наиболее многочисленного и распространенного в Карелии вида мышевидных грызунов – рыжей полевки *Myodes glareolus*. Ядро паразитофауны составляют виды *C. uncinatus*, *P. bidentata*, *P. silvatica*, *M. rectangulatus* и *A. penicilliger*, доля которых в суммарных сборах превышает 80%. У серых полевок *Microtus agrestis* и *A. oeconomus* обнаружено 13 и девять видов, соответственно. Среди насекомоядных млекопитающих наиболее разнообразна фауна блох обыкновенной бурозубки (11 видов), среди которых 90% приходится на широко распространенных паразитов насекомоядных *D. dasycnema* и *P. soricis*.

Сходства или различия в биологии животных, определяющие степень перекрытия экологических ниш, отражаются и на сходстве видового состава их паразитов (рис. 3). Блохи – одна их самых «активных» паразитических групп, постоянные контакты мелких млекопитающих друг с другом (или с гнездами) способствуют обмену блох между хозяевами разных видов. В целом, для фауны блох млекопитающих Карелии получены высокие значения коэффициентов сходства видового состава. Исключение составляют виды животных (крыса, крот, белка), особенности биологии которых существенно отличаются от особенностей основной группы мелких млекопитающих.

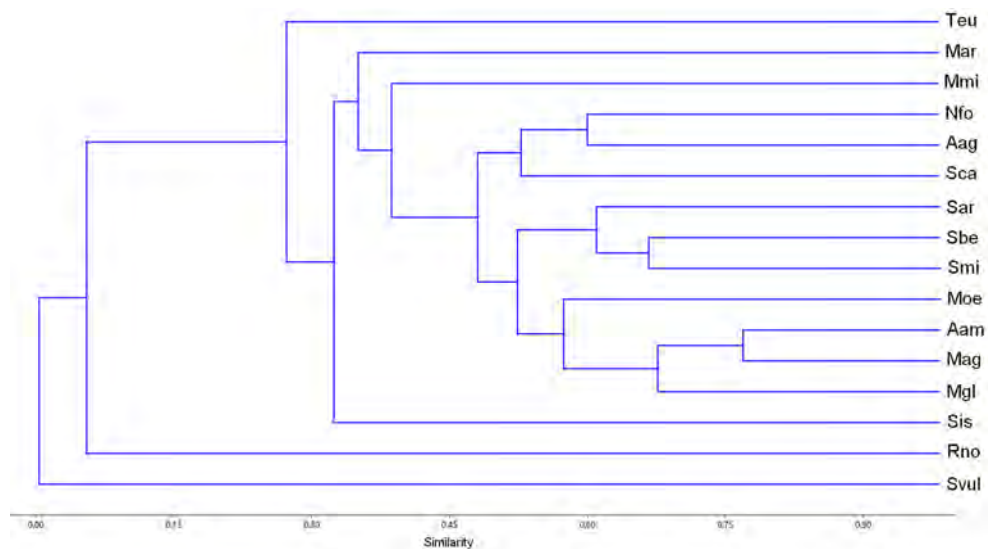


Рисунок 3. Дендрограмма сходства видового состава блох мелких млекопитающих Карелии (в основе индекс Жаккара).

Figure 3. Results of the cluster analysis (Jaccard similarity index) of the flea fauna in small mammals from Karelia.

Хозяева – грызуны и насекомоядные: Sar – *Sorex araneus* L., 1758, Smi – *S. minutus* L., 1766, Sca – *S. caecutiens* Laxmann, 1788, Sis – *S. isodon* Turov, 1924, Nfo – *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), Teu – *Talpa europaea* L., 1758, Svul – *Sciurus vulgaris* L., 1758, Mgl – *Myodes glareolus* (Schreber, 1780), Moe – *Alexandromys oeconomus* (Pallas, 1776), Aam – *Arvicola amphibious* (L., 1758), Mag – *Microtus agrestis* (L., 1761), Mar – *Microtus arvalis* (Pallas, 1778), Mmi – *Micromys minutus* (Pallas, 1771), Aag – *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), Rno – *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), Sbe – *Sicista betulina* (Pallas, 1779).

Таким образом, за продолжительный период исследований в Карелии отмечено 28 видов блох, относящихся к 13 родам, что составляет около 35% от фауны Региона и 13% фауны блох России. Виды, распространенные в Регионе, но не представленные в фауне Карелии, можно разделить на две основные группы. Первую группу составляют паразиты тех хозяев, блохи которых до настоящего времени остаются неизученными. Это, в частности, блохи птиц, хищных и летучих мышей. Так, нет данных о возможном распространении в Карелии 22 видов паразитов птиц рода *Ceratophyllus*. В настоящее время обнаружены только четыре вида этого рода: *C. (C.) gallinae*, *C. (Monopsyllus) s. sciurorum* и *C. (M.) i. indages*. В Карелии не обнаружены паразиты ласточек *Callopsylla (Orneacus) waterstoni* из представителей сем. Ceratophyllidae, а также *Frontopsylla (Orfrontia) laeta* из сем. Leptopsyllidae, известные в Финляндии.

Из девяти видов блох – паразитов летучих мышей сем. Ischnopsyllidae, известных в Регионе, – на территории Карелии обнаружены только *Myodopsylla trisellis* и *Ischnopsyllus (Hexactenopsylla) hexactenus*. Необходимо подтверждение находки *I. (I.) simplex*. Несколько самок, вероятно, этого вида были недавно отмечены на зимующих рукокрылых. Маловероятно распространение в Карелии зимних блох рода *Nycteridopsylla*. Ареал *N. pentactena* в Восточной Европе проходит через Калининградскую область, Литву и Белоруссию. Среди паразитов хищных в Регионе известны три вида рода *Chaetopsylla* – *Ch. (Arctopsylla) tuberculatiseps*, *Ch. (Ch.) globiceps* и *Ch. (Ch.) trichosa* и вид рода *Paraceras (P. m. melis)*. Однако на территории Карелии блохи хищных до настоящего времени не изучались.

Ко второй группе можно отнести блох, отсутствующих в фауне Карелии вследствие, например, викарирования ареалов близких видов. Так, в Регионе среди паразитов грызунов представлены шесть видов рода *Ctenophthalmus*, из которых на территории Карелии отсутствуют *C. (Euctenophthalmus) assimilis*, *C. (E.) obtusus* и *C. (C.) solutus*. Среди паразитов насекомоядных в Карелии нет *Palaeopsylla (P.) similis*, *P. (P.) minor* и *P. (P.) soricis rosickyi*. Не обнаружены на территории Карелии также паразиты полевков *Catallagia d. dacenkoi* и паразит мышей – блоха *Typhloceras porpei*. Первый вид обнаружен в Финляндии, а второй – в Норвегии. Из сем. Leptopsyllidae в фауне Карелии пока не установлено обитание паразита мышей – блохи *Leptopsylla (L.) segnis*, полевков – *Amphipsylla rossica* и *A. sibirica*. Последний вид обычен в сборах паразитов мелких млекопитающих Мурманской области, возможно, встречается и на севере Карелии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и коллекции ИБ КарНЦ РАН (Свидетельство о регистрации базы данных 2022621042, 05.05.2022) с применением оборудования Центра коллективного пользования КарНЦ РАН (микроскоп Olympus BX 53).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счет средств бюджета Зоологического института РАН (№ г.р. 1021051603202-7) и Института биологии Карельского научного центра РАН (№ г.р. 122032100130-3). 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

- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Медведев С.Г. 2003а. Блохи (Siphonaptera) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) среднетаежной подзоны Карелии. Териологические исследования, СПб, ЗИН РАН, 4: 73–77. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Medvedev S.G. 2003a. The fleas (Siphonaptera) of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Karelia. Teriologicheskie issledovaniya, SPb, ZIN RAS, 4: 73–77. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Медведев С.Г. 2003б. Блохи (Siphonaptera) европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schr.) Карелии. Териологические исследования СПб, ЗИН РАН, 4: 78–85. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. Medvedev S.G., 2003b. The fleas (Siphonoptera) of the bank vole (*Myodes glareolus* Schr.) in Karelia. Teriologicheskie issledovaniya, SPb, ZIN RAS, 4: 78–85. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Медведев С.Г. 2004. Клещи и блохи мелких млекопитающих южной части Национального парка «Водлозерский». Евразийский энтомологический журнал 3 (3): 203–208. [Bespyatova L.A., Medvedev S.G. 2004. Mites, ticks and fleas of small mammals of the southern part of «Vodlozerskii» National Park. Euroasian entomological journal 3 (3): 203–208. (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Иешко Е.П., Давыдова С.В. 2005. Фауна блох (Siphonaptera) бурозубок (р. *Sorex*) Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. № 7. С. 16–18. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Ieshko E.P., Davydova S.V. 2005a. The fauna of fleas (Siphonaptera) on shrews (genus *Sorex*) in Karelia Transactions of KarRC RAS 7: 16–18 (in Russian)].
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Медведев С.Г. 2008. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих Карелии. Труды Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, 13: 26–31. [Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Medvedev S.G. 2008. Fleas (Siphonaptera) of small mammals of Karelia. Transactions of KarRC RAS 13: 26–31. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Иешко Е.П., Аниканова В.С., Беспятова Л.А. 2003. К фауне паразитов мелких млекопитающих национальных парков «Паанаярви», «Оуланка». Труды Карельского научного центра РАН 3: 97–101. [Bugmyrin S.V., Ieshko E.P., Anikanova V.S., Bespyatova L.A. 2003. On the fauna of small mammal parasites in the Paanajarvi and Oulanka national parks. Transactions of KarRC RAS 3: 97–101. (in Russian)].
- Бугмырин С.В., Беспятова Л.А., Аниканова В.С., Иешко Е.П. 2008. Паразиты мелких млекопитающих парка «Дружба» (Финляндия) и государственного природного заповедника «Костомукшский» (Россия). Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск 13: 32–40. [Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A., Anikanova V.S., Ieshko E.P. 2008. Parasites of small mammals in Friendship Park. Transactions of KarRC RAS 13: 32–40. (in Russian)].
- Вашенко В.С. 1996. Видовой состав блох (Siphonaptera) Северо-Запада России. Паразитология. 30 (5): 410–423. [Vashchonok V.S. 1996. Check-list of fleas (Siphonaptera) of the North-West of Russia. Parazitologiya 30 (5): 410–423. (in Russian)].
- Вашенко В.С. 2006. Видовой состав, хозяйственная приуроченность и дифференциация ниш у блох (Siphonaptera) мелких млекопитающих Ильмень-Волховской низины. Паразитология 40 (5): 425–437. [Vaschonok V.S. 2006. Species composition, host association and niche differentiation in fleas of small mammals in the Ilmen-Volkhov lowland. Parazitologiya 40 (5): 425–437. (in Russian)].
- Ивантер Э.В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л., Наука, 246 с. [Ivanter E.V. 1975. Population ecology of small mammals in the North-Western taiga of the USSR. Nauka, Leningrad, 246 p. (In Russian)].
- Кочерова Н.А., Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2022. Блохи мелких млекопитающих: коллекция постоянных препаратов музея ИБ КарНЦ РАН. Свидетельство о регистрации базы данных 2022621042, 05.05.2022. Заявка № 2022620890 от 26.04.2022. [Kocherova N.A., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2022. Fleas of small mammals: collection of the museum of the Institute of Biology of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences. Database registration certificate 2022621042, 05.05.2022. Application No. 2022620890 dated 26.04.2022. (in Russian)].

- Марвин М.Э. 1959. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск, 238 с. [Marvin M.E. 1959. Mammals of Karelia. Petrozavodsk, 238 p. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Третьяков К.А. 2013. Блохи мелких млекопитающих Санкт-Петербурга. Паразитология 48 (4): 302–314. [Medvedev S.G., Tretyakov K.A. 2014. Fleas of small mammals in St. Petersburg. Entomological Review 94 (9): 1297–1305. (in English)].
- Медведев С.Г., Станюкович М.К. 2022. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих мыса Картеш (Белое море) и особенности распространения их видов на Северо-Западе европейской части России. Паразитология 56 (2): 91–103. [Medvedev S.G., Stanyukovich M.K. 2023. Fleas (Siphonaptera) of Small Mammals in the Cape Kartesh Area (the White Sea) and Distribution of These Species in Northwestern European Russia. Entomological Review 103 (4): 422–431. (in English)].
- Редактор графов. 2024. Режим доступа: <https://programforyou.ru/graph-redactor>, 02.05.2024. [Graph editor 2024. <https://programforyou.ru/graph-redactor>, Accessed May 02, 2024].
- Сиивонен Л. 1979. Млекопитающие северной Европы. М.: Лесная Промышленность, 232 с. [Siivonen L. 1979. Mammals of Northern Europe. M., Lesnya Promyshlennost, 232 p. (in Russian)].
- Brinck-Lindroth G., Smit F.G.A.M. 2007. The fleas (Siphonaptera) of Fennoscandia and Denmark. Brill, 41.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. P. 9.
- Kocherova N.A., Bespyatova L.A., Medvedev S.G., Bugmyrin S.V. 2023. Fleas (Insecta, Siphonaptera) of small mammals of Karelia and Murmanskaya Oblast of Russia from the collection of the Institute of Biology KarRC RAS Museum, Petrozavodsk, Russia // Euroasian Entomological Journal 22 (5): 277–283. DOI: 10.15298/euroasentj.22.05.10
- Lebedeva D.I., Belkin V.V., Stanyukovich M.K., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2020. First records of bat parasites in Karelia. Transactions of KarRC RAS 8: 120–125. DOI: 10.17076/bg1142
- Shorthouse D.P. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. [Retrieved from <https://www.simplemappr.net>. Accessed May 02, 2024].
- Smit F.G.A.M. 1969. A catalogue of the Siphonaptera of Finland with distribution maps of all Fennoscandian species. Annales Zoologici Fennici 6: 47–86.

THE FAUNA OF FLEAS (INSECTA, SIPHONAPTERA) OF THE REPUBLIC OF KARELIA

S. G. Medvedev, N. A. Lyutikova, L. A. Bespyatova, S. V. Bugmyrin

Keywords: parasites, fleas, species diversity, rodents, insectivores, Northwest Russia, Fennoscandia

SUMMARY

The paper explores the specific features of the fauna of fleas (Siphonaptera) that inhabit Karelia, as part of a larger geographic region comprising Northwest Russia, as well as Northern Europe – Fennoscandia. Information was primarily derived from summary reports. Data from AIS PARHOST1 on the world flea fauna, which has been supplemented constantly since 2001 and is hosted by the Zoological Institute RAS, were involved in the analysis. As of now, 28 flea species of 13 genera have been reported from Karelia, amounting to around 35% of the regional fauna and 13% of the flea fauna of Russia. The species occurring in Northwest Russia but not reported from Karelia can be split into two major groups. The first group includes parasites of those hosts whose fleas remain unstudied. The second group comprises fleas missing from the Karelian fauna as a result of vicariation.

УДК 595.774.2

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ
МУХ-ПАУЧНИЦ (DIPTERA, NYCTERIBIIDAE) — ПАРАЗИТОВ
ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ (VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA)
В ЦЕНТРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ
(ВЛАДИМИРСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

© 2024 г. А. В. Павлов ^{а, *}, Ю. А. Быков ^б

^а ФГБУК «Государственный Владимиро-Суздальский историко-архитектурный
и художественный музей-заповедник»,

ул. Большая Московская 43, Владимир, 600000 Россия

^б ФГБУ «Национальный парк «Мещера»»,

ул. Интернациональная 111, г. Гусь-Хрустальный, 601500 Россия

* e-mail: muha2_1977@mail.ru

Поступила в редакцию 10.05.2024

После доработки 22.09.2024

Принята к публикации 24.09.2024

Материалом для данной работы послужили сборы мух-никте-рибийд, полученные нами в ходе кольцевания летучих мышей на территории Владимирской области в 2016–2023 г. Всего осмотрено 1308 летучих мышей, относящихся к 11 видам. В процессе кольцевания летучих мышей обнаружено три вида паразитирующих на них кровососущих мух из семейства Nycteribiidae: *Basilina nattereri* Kolenati, 1857, *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900, *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954. Наиболее массовым и часто встречающимся видом никте-рибийд является *Nycteribia kolenatii*.

Ключевые слова: мухи-паучницы, Nycteribiidae, рукокрылые, *Basilina nattereri*, *Penicillidia monoceros*, *Nycteribia kolenatii*

DOI: 10.31857/S0031184724060036, **EDN:** VJUWWL

Семейство мух-паучниц (Nycteribiidae) включает небольших и средних размеров бескрылых насекомых (1.5–5 мм), которые являются облигатными паразитами летучих мышей и питаются их кровью. Тесная связь с хозяином (мухи покидают рукокрылых только для того, чтобы отложить куколку) затрудняет изучение этих представителей отряда двукрылые. С 2016 г. нами проводятся исследования летучих мышей, обитающих на территории Владимирской области (преимущественно, в границах Федерального государственного бюджетного учреждения «Национальный парк «Мещера»» и Государственного природного заказника федерального значения «Муромский»). Результаты наших исследований позволили определить видовой состав рукокрылых, населяющих данные ООПТ, а также фауну и экологические особенности мух-паучниц (Nycteribiidae), паразитирующих на летучих мышах. Кровососущие насекомые, так

или иначе, оказывают влияние на своих хозяев. Некоторые виды летучих мышей, поражаемых кровососками, такие как прудовая ночница (*Myotis dasycneme* (Boie, 1825)) и ночница Наттерера (*Myotis nattereri* (Kuhl, 1817)), являются редкими и занесены в Красную книгу Владимирской области (2018). Паразитируя на этих видах, кровососки могут повлиять на привязанность хозяев к определенным летним убежищам (накапливаясь в укрытиях, а затем в большом числе нападая на отдыхающих рукокрылых, мухи вынуждают зверьков покидать удобные места днёвок). Ряд авторов указывает на значительную потерю веса у летучих мышей с высокой степенью заражения мухами-кровососками (Hofstede, Fenton, 2005; Kunz, 1982). Являясь облигатными гематофагами, мухи-никтерибииды могут быть переносчиками инфекционных заболеваний внутри популяций летучих мышей. Поэтому изучение видового состава и экологических особенностей двукрылых насекомых из семейства Nycteribiidae представляет определенный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Национальный парк «Мещёра» находится в юго-западной части Владимирской области. Он был организован с целью сохранения природного комплекса Мещёрской низменности, представляющего собой заболоченную, покрытую сосново-березовыми лесами равнину. В Национальном парке «Мещёра» кольцевание и осмотр рукокрылых проводились нами в следующих точках: река Польш, окрестности деревни Труфаново, стоянка № 4 на экотропе; сосновый лес в окрестностях села Эрлекс; река Бужа в окрестностях поселка Уршель.

Государственный природный заказник «Муромский» расположен на востоке Владимирской области. В его границах находятся припойменные участки реки Ока, доминируют сосновые боры, встречаются чистые ельники, березняки и смешанные леса. Значительную часть заказника занимают луга. Отлов и кольцевание летучих мышей мы проводили в следующих точках южной части заказника: озеро Виша в окрестностях деревни Алешунино; озеро Большое Моцкое в окрестностях детского лагеря; река Мотра, под автомобильным мостом в окрестностях озера Большое Моцкое; река Мотра, под автомобильным мостом в окрестностях села Польцо.

На территории судоходского района рукокрылых отлавливали под автомобильным мостом на реке Яда, а также в государственном комплексном природном заказнике регионального значения «Дюкинский».

Рукокрылых отлавливали паутинными сетями. В процессе кольцевания проводили тщательный осмотр каждой особи на предмет наличия мух паразитов. Собранных насекомых помещали в спирт для последующего определения. Для видовой идентификации мух-паучниц использовали определительные ключи, опубликованные словацкими энтомологами (Mlynarova et al., 2023). Всего было осмотрено 1308 летучих мышей, относящихся к 11 видам. Определение видов летучих мышей осуществляли по таблицам, разработанным для диагностики европейских видов рукокрылых (Diets, von Helvesen, 2004). В табл. 1 представлены видовой состав и количество осммотренных и окольцованных особей рукокрылых.

Таблица 1. Видовой состав и количество летучих мышей, окольцованных на территории Владимирской области в 2016–2023 годах

Table 1. Species composition and number of bats ringed in Vladimir Province in 2016– 2023			
Вид летучей мыши	Самцы	Самки	Охранный статус
Прудовая ночница <i>Myotis dasycneme</i> (Boie, 1825)	37	26	Красная книга Владимирской области, категория 4
Водяная ночница <i>Myotis daubentonii</i> Kuhl, 1817	92	70	Не имеет

Ночница Брандта <i>Myotis brandtii</i> Eversmann, 1845	17	13	Красная книга Владимирской области, приложение 1
Ночница Наттерера <i>Myotis nattereri</i> (Kuhl, 1817)	12	4	Красная книга Владимирской области, категория 4
Бурый ушан <i>Plecotus auritus</i> Linnaeus, 1758	6	2	Красная книга Владимирской области, приложение 1
Нетопырь лесной <i>Pipistrellus nathusii</i> Keyserling & Blasius 1839	329	429	Не имеет
Нетопырь пигмей <i>Pipistrellus pygmaeus</i> Leach, 1825	9	17	Не имеет
Малая вечерница <i>Nyctalus leisleri</i> (Kuhl, 1817)	2	3	Красная книга Владимирской области, категория 4
Рыжая вечерница <i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774)	60	128	Красная книга Владимирской области, приложение 1
Гигантская вечерница <i>Nyctalus lasiopterus</i> (Schreber, 1780)	1	-	Красная книга Владимирской области, категория 4
Двухцветный кожан <i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus, 1758	22	29	Красная книга Владимирской области, приложение 1

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время на территории России отмечается 20 видов мух никтериид (Orlova et al., 2021). В результате осмотра летучих мышей, отловленных на территории Владимирской области, нами обнаружено три вида двукрылых, относящихся к семейству Nycteribiidae. Это *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (рис. 1), *Basilina nattereri* Kolenati, 1857 (рис. 2), *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954 (рис. 3). Основным хозяином *Basilina nattereri*, распространенной в западной части Палеарктики, является ночница Наттерера. На водяной ночнице паразитирует *Nycteribia kolenatii*, также относящаяся к западно-палеарктическим видам. *Penicillidia monoceros* – палеарктический вид, паразитирующий на прудовой ночнице. При невысокой численности прудовых ночниц муха *Penicillidia monoceros* переходит к обитанию на других видах рукокрылых из рода *Myotis* Каур, 1829 (Орлова и др., 2014).

В результате осмотра пойманных ночниц Наттерера нами было установлено, что 80% рукокрылых несли на себе паразитических мух *Basilina nattereri*. Зараженность самцов летучих мышей составила 50%, зараженность самок 91%. Среди взрослых особей паразиты были обнаружены у 71% осмотренных рукокрылых, а у молодых зверьков зараженность достигала 87%. В 2022 г. в синичниках, развешанных в сосновом лесу, была обнаружена выводковая колония ночницы Наттерера, насчитывающая 9 зверьков (3 взрослые самки и их потомство). Зараженность эктопаразитами в колонии составила 78%. С рукокрылых было снято 8 самцов и 8 самок *Basilina nattereri* (дата сбора 02.08.2022). Половина из самок мух несли в брюшке хорошо сформированную куколку на поздних стадиях развития. На взрослом самце ночницы Наттерера, найденном в одном из соседних синичников, паразитических мух не было. Подобные результаты можно объяснить эколого-биологическими особенностями ночниц Наттерера, взрослые самцы которых живут отдельно от самок с молодым.



Рисунок 1. Самка *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900.

Figure 1. Female *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900.



Рисунок 2. Самка *Basilia nattereri* Kolenati, 1857.

Figure 2. Female *Basilia nattereri* Kolenati, 1857.



Рисунок 3. Самец *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954.

Figure 3. Male *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954.



Рисунок 4. Куколка, отложенная самкой *Nycteribia kolenatii*, на теле водяной ночницы.
Figure 4. Pupa laid by a female *Nycteribia kolenatii* on the body of a water bat.

Таким образом, они избегают частых контактов с особями своего вида и вероятность их заражения паразитами уменьшается. Взрослые особи летучих мышей, в отличие от молодых, обладают лучшими навыками чистки и ухода за шерстью, поэтому более эффективно уничтожают своих эктопаразитов. Осматривая летучих мышей, мы заметили, что в основном мухи находились на брюшной стороне и по бокам тела. Потревоженные насекомые довольно быстро перемещались по телу ночницы, часто появляясь на поверхности волосяного покрова. Количество кровососок, находящихся на одной летучей мыши, составило от 1 до 5 (табл. 2).

Таблица 2. Встречаемость мух *Basilina nattereri* на одной особи ночницы Наттерера (*Myotis nattereri*)

Table 2. Occurrence of *Basilina nattereri* flies on a single Natterer’s bat (*Myotis nattereri*)

Показатель	Число паразитов на одном животном				
	1	2	3	4	5
Количество зверьков	5	2	3	1	1
Частота встречаемости мух, %	41	16	25	8	8

В 2023 г. самка *Basilina nattereri* была обнаружена на молодой самке водяной ночницы. Из литературы известны редкие случаи, подобные этому. Вероятно, паразитирование *Basilina nattereri* на несвойственном хозяине становится возможным при совместном обитании водяной ночницы и ночницы Наттерера в одном убежище либо при поочередном использовании одних и тех же укрытий. Всего нами было собрано и определено 12 самцов и 13 самок, относящихся к виду *Basilina nattereri*. Соотношение полов в популяции данного вида мух-никтерибиид, по результатам наших наблюдений, составляет 1 : 1.

Основным хозяином никтерибииды *Penicillidia monoceros* является прудовая ночница – редкий и охраняемый на территории Владимирской области вид рукокрылых

(Красная книга ..., 2018). В ходе нашего исследования было установлено, что индекс встречаемости *Penicillidia monoceros* на прудовой ночнице во Владимирской области составляет 8%, на водяной ночнице 3%. Как правило, на одном зверьке отмечается один паразит, только в одном случае с летучей мыши было снято 2 мухи. Помимо этого, *Penicillidia monoceros* способна паразитировать и на других видах ночниц, а также на рыжей вечернице, буром ушане, двухцветном кожане, северном кожанке (Szentivanyi et al., 2016; Orlova et al., 2021). Сведения о находке *Penicillidia monoceros* на рыжей вечернице приводятся нами впервые для России (Павлов, Быков, 2020). Соотношение самцов и самок в популяциях *Penicillidia monoceros* по результатам наших наблюдений составляет 1 : 2.

Водяная ночница выступает основным хозяином кровососки *Nycteribia kolenatii*. В Европе случаи паразитирования *Nycteribia kolenatii* отмечены и на других видах рукокрылых, известных с территории области, таких как ночница Брандта, прудовая ночница, ночница Наттерера, рыжая вечерница, бурый ушан, двухцветный кожан (Szentivanyi et al., 2016). Однако в ходе нашей работы подобных примеров установлено не было. Из просмотренных нами водяных ночниц 52.4% оказались заражены кровососками. Более половины зараженных мухами особей (58.8%) несли на себе двух и более кровососок. Максимальное число паразитов, собранных на одной летучей мыши, – 9 мух. В табл. 3 показано количество паразитических двукрылых, встречающихся на одной особи водяной ночницы.

В ходе исследования был установлен характер распределения самцов и самок мух-кровососок по рукокрылым. Оказалось, что в основном на летучих мышах отмечаются только самки мух, или самцы и самки одновременно (табл. 4).

Таблица 3. Встречаемость мух *Nycteribia kolenatii* на одной особи водяной ночницы (*Myotis daubentonii*)

Table 3. Occurrence of flies *Nycteribia kolenatii* on a single water bat individual (*Myotis daubentonii*)

Показатель	Число паразитов на одном животном								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество зверьков	33	26	12	9	–	1	–	1	1
Частота встречаемости мух, %	39.7	31.3	14.4	10.8	–	1.2	–	1.2	1.2

Прочерк – подобные варианты не отмечались.

Таблица 4. Встречаемость самцов и самок *Nycteribia kolenatii* на водяных ночницах (*Myotis daubentonii*)

Table 4. Occurrence of males and females of *Nycteribia kolenatii* on water bats (*Myotis daubentonii*)

Показатель	На одном зверьке отмечены кровососки		
	только самцы	только самки	самцы и самки одновременно
Количество зверьков	9	40	33
Частота встречаемости мух, %	10.9	48.7	40.2

Большую часть своей жизни (а самцы, вероятно, и всю жизнь) не имеющие глаз кровососки *Nycteribia kolenatii* тесно связаны с летучими мышами. Возвращение самок мух, отложивших куколку, на хозяина, а также переход на хозяина молодых, вышедших из пупария насекомых, – уязвимые жизненные стадии в цикле развития мух-паучниц (Фарафонова, 1997). Однако кровососки успешно избегают внутривидовой конкуренции. Из приведенных выше данных видно, что на одной летучей мыши обычно находится от одной до двух мух и лишь в редких случаях число паразитов увеличивается. Более мобильные самки *Nycteribia kolenatii* могут менять хозяина во время откладки куколки. Самцы и самки мух распределяются по отдельным особям водяных ночниц таким образом, чтобы иметь возможность встретить особь противоположного пола, но при этом избежать перенаселения и преждевременного истощения зараженных зверьков. Вероятно, у кровососок очень сильно развиты органы химического чувства. Подтверждением этого может служить отмеченный ранее массовый выход имаго из пупариев только в присутствии прокормителя (Фарафонова, 1997).

При обработке материала, собранного нами на территории заказника «Муромский», были выявлены различия в степени заражения кровососками молодых и взрослых зверьков (табл. 5).

Таблица 5. Встречаемость мухи *Nycteribia kolenatii* на различных половозрастных группах водяной ночницы (*Myotis daubentonii*)

Table 5. Occurrence of the fly *Nycteribia kolenatii* on different sex and age groups of the water bat (*Myotis daubentonii*)

Половозрастная группа рукокрылых	Общее число просмотренных особей	Число особей несущих на себе паразитов	Индекс встречаемости
Самцы ad	32	12	0.37
sad	30	17	0.56
Самки ad	20	6	0.30
sad	38	21	0.55

Молодые особи водяной ночницы демонстрировали более высокую степень заражения кровососками по сравнению с взрослыми. Как молодые, так и взрослые самцы летучих мышей несли на себе мух паразитов, по крайней мере, не реже, чем самки. Похожие результаты были получены Маршаллом при изучении экологических особенностей кровососки *Basilia hispida* Theodor, 1967 (Marshall, 1971). Это противоречит общепринятому мнению, согласно которому самки рукокрылых имеют более высокую степень заражения паразитами, так как через них идет самый надежный путь попадания эктопаразитов на молодых особей (Dick, Patterson, 2006). По результатам наших наблюдений, соотношение самцов и самок *Nycteribia kolenatii* составляет 1 : 2.

Мухи-никтерии обитают на покрытых шерстью участках тела хозяина. Они одинаково быстро и хорошо двигаются в любом направлении. Это создает определенные трудности во время отлова насекомых, особенно небольших особей *Nycteribia kolenatii*. Считается, что такая мобильность помогает им выживать во время ухода за шерстью хозяином – основной причиной смертности взрослых мух (Marshall, 1981). Кормящиеся мухи занимают особое положение, при котором кончик их брюшка

выступает из шерсти. В этот момент они наиболее доступны для сбора. Часто наблюдая за попавшими в сеть водяными ночницами, мы замечали расположившихся на спине или в области головы и шеи мух кровососок. Перемещаясь по телу хозяина, насекомые во время опасности находят укрытия в самых неожиданных местах. Мы видели, как *Nycteribia kolenatii* удавалось спрятаться в ушных раковинах водяной ночницы. Более крупная *Penicillidia monoceros*, потревоженная нами, успешно переждала угрозу в паху самца прудовой ночницы, где и была обнаружена после длительного осмотра. В редких случаях напуганную муху так и не удавалось отыскать на теле хозяина. Так, на молодой самке водяной ночницы, пойманной 21.08.2022 г., первоначально было замечено 3 кровососки *Nycteribia kolenatii*. Две мухи были собраны сразу, а одну обнаружить не удавалось, не смотря на неоднократный тщательный обдув тельца зверька со всех сторон. После этого водяная ночница была оставлена в мешочке и повторно осмотрена спустя 30 минут. Каково же было наше удивление, когда с этой ночницы мы сняли не одну, а еще четыре кровососки. Находясь в состоянии стресса, самки никтерибиид могут отложить куколку непосредственно на теле летучей мыши (рис. 4). Длина и густота волосяного покрова летучих мышей, а также структура волос, вероятно, влияют на выбор паразитическими мухами хозяина-прокормителя. Измерения длины шерсти на спине рукокрылых показали, что виды, которые имели волосы меньшей длины (непопырь лесной 3–3.3 мм, рыжая вечерница 3.6 мм), были свободны от кровососок, в отличие от видов, которые имели волосы большей длины (водяная ночница 4.3–4.5 мм, прудовая ночница 5.4 мм) и которые были заражены паразитами.

На зараженность летучих мышей паразитами влияют их образ жизни (одиночный или колониальный), а также способность к совместному проживанию в одном местообитании нескольких видов. Еще О.П. Богданов (1953) отмечал отсутствие паразитов на зверьках, живущих преимущественно поодиночке, и высокую степень заражения рукокрылых в крупных колониях. На этот же фактор указывают и некоторые современные исследователи (Dick, Patterson, 2006). Концентрации летучих мышей в летних убежищах могут способствовать неблагоприятные погодные условия. Вынужденная задержка группы в одном укрытии способствует обмену паразитами, увеличивает число зараженных особей. Так, в конце июля 2017 г., когда погодные условия были благоприятными для активного перемещения летучих мышей (тепло и умеренно влажно), индекс встречаемости *Nycteribia kolenatii* на водяной ночнице составил 7%. В конце июля 2018 г., неделя, предшествовавшая отлову летучих мышей, была теплой, но дождливой. Это могло задерживать рукокрылых в их убежищах, что способствовало распространению паразитов. Индекс встречаемости *Nycteribia kolenatii* на водяной ночнице в 2018 г. составил 50%. В июле 2019 г. стояла холодная, дождливая погода. По результатам отловов водяных ночниц, проведенных 26 и 27.07.2019 г., индекс встречаемости *Nycteribia kolenatii* составил 70%. Высокая степень зараженности летучих мышей мухами-кровососками наблюдается и в годы с благоприятными погодными условиями. Июль и август 2022 г. были теплыми и жаркими. Лётная активность рукокрылых ничем не ограничивалась. Однако по данным отловов водяных ночниц, индекс встречаемости на зверьках паразитической мухи *Nycteribia kolenatii* составил 69.4%.

Совместным обитанием в летних убежищах рыжих вечерниц с прудовой и водяной ночницами можно объяснить обнаруженное нами паразитирование самки *Penicillidia*

monoceros на несвойственном для нее хозяине. Случаи нахождения рыжих вечерниц в колониях с другими видами рукокрылых известны из литературных источников (Млекопитающие Казахстана, 1985; Иванчева, Иванчев, 2000). При этом, несмотря на совместное обитание в одних убежищах прудовой и водяной ночниц, нам не удалось выявить фактов одновременного присутствия *Nycteribia kolenatii* и *Penicillidia monoceros* на какой-либо особи летучих мышей, хотя сведения о подобных находках опубликованы (Haitlinger, 1979; Ларченко и др., 2024).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных условиях центра европейской части России нами рассмотрены видовой состав и частота встречаемости мух-никтерибид (Diptera, Nycteribiidae), паразитирующих на рукокрылых. Обнаруженные виды мух-паучниц, как правило, являются узкоспециализированными моноксенными паразитами, связанными с определенными видами летучих мышей. Частота встречаемости *Basilina nattereri* на ночнице Наттерера составляет 80%. У никтерибиды *Penicillidia monoceros* встречаемость на порядок ниже, и составляет для прудовой ночницы 8%, а для водяной ночницы 3%. Больше половины из отловленных и осмотренных нами водяных ночниц несли на себе кровососущих мух вида *Nycteribia kolenatii* (частота встречаемости составила 52.4%).

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

- Богданов О.П. 1953. Фауна Узбекской ССР. Млекопитающие. Рукокрылые. Ташкент, Издательство Академии наук УзССР, т. 3, вып. 2, 160 с. [Bogdanov O.P. 1953. Fauna Uzbekskoi SSR. Mlekopitayushchie. Rukokrylye. Tashkent, Izdatelstvo Akademii nauk UzSSR, 3(2): 160 s. (in Russian)].
- Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П. 2000. Рукокрылые Рязанской области. *Plecotus* 3: 85–93. [Ivantscheva E.Yu., Ivantshev V.P. 2000. Rukokrylye Ryazanskoj oblasti. *Plecotus* 3: 85–93. (in Russian)].
- Красная книга Владимирской области. 2018. Тамбов, ООО «ТПС», 432 с. [Krasnaya kniga Vladimirskoy oblasti. 2018. Tambov, OOO «TPS», 432 s. (in Russian)].
- Ларченко А.И., Горобейко У.В., Маковецкая Е.В., Кирьянов П.С. 2024. Видовой состав, распространение, хост-специфичность, морфологические и генетические особенности мух кровососок рукокрылых (Diptera, Nycteribiidae) в Беларуси. Юг России: экология, развитие 19 (2): 40–56. [Larchanka A.I., Gorobeyko U.V., Makovetskaya E.V., Kiryanov P.S. 2024. Species composition, distribution, host-specificity, morphological and genetic characteristics of bat flies (Diptera, Nycteribiidae) in Belarus. South of Russia: ecology, development 19(2): 40–56. (in Russian)]. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2024-2-5>
- Млекопитающие Казахстана. 1985. Насекомоядные и рукокрылые. Алма-Ата, Наука, т. 4 : 280 с. [Mlekopitayushchie Kazakhstan. 1985. Nasekomoyadnye i rukokrylye. Alma-Ata, Nauka, 4: 280 s. (in Russian)].
- Орлова М.В., Чистяков Д.В., Орлов О.Л., Крюгер Ф., Кшняев И.А. 2014. Фауна эктопаразитов прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), (Chiroptera, Vespertilionidae) северной Евразии. Вестник СПбГУ 3(1): 24–38. [Orlova M.V., Chistiakov D.V., Orlov O.L., Kruger F., Kshnyasev I.A. 2014. Ectoparasite fauna of pond bat *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), (Chiroptera, Vespertilionidae) in northern Eurasia. Vestnik SPbGU 3(1): 24–38. (in Russian)].
- Павлов А.В., Быков Ю.А. 2020. К познанию фауны и экологии двукрылых (Diptera, Nycteribiidae) паразитов летучих мышей в центре европейской части России. XI Всероссийский диптерологический симпозиум. СПб, 177–179. [Pavlov A.V., Bykov Yu.A. 2020. To the knowledge of the fauna and ecology of dipterans (Diptera, Nycteribiidae) bat parasites in the center of the european part of Russia. XI All-Russian Dipterological Symposium. SPB, 177–179. (in Russian)].

- Фарафонова Г.В. 1997. Жизненная схема мух-паучниц (Diptera, Nycteribiidae) у северных границ их ареала. Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. СПб, 123–124. [Farafonova G.V. 1997. Life cycle of bat flies (Diptera, Nycteribiidae) near northern limits of their distribution. Diptera (Insecta) in ecosystems. SPB, 123–124. (in Russian)].
- Dick C.W., Patterson B.D. 2006. Bat flies: obligate ectoparasites of bats. Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management. Tokyo, 179–194. [in English].
- Diets C., von Helversen O. 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic publication. 144 p. [in English].
- Haitlinger R. 1979. Pasożyty zewnętrzne nietoperzy Dolnego Śląska. VI. Acarina, Siphonaptera, Diptera (Nycteribiidae). Wiadomości parasitologiczne 25: 119–130. [in Polish].
- Hofstede H.M., Fenton M.B. 2005. Relationships between roost preferences ectoparasite density and grooming behavior of Neotropical bats. J. Zool. Lond. 266: 333–340. [in English].
- Kunz T.H. 1982. Ecology of bats. New York, 51 pp. [in English].
- Marshall A.G. 1971. The ecology of *Basilina hispida* (Diptera, Nycteribiidae) in Malaysia. J. Anim. Ecol. 40: 141–154. [in English].
- Marshall A.G. 1981. The ecology of ectoparasitic insect. New York, 459 pp. [in English].
- Mlynarova L., Korytar L., Manko P., Ondrejškova A., Prokeš M., Smolak R., Oboňa J. 2023. Updated Taxonomic Key of European Nycteribiidae (Diptera), with a Host-Parasite Network. Diversity 15(573) [in English]. <https://doi.org/10.3390/d15040573>
- Orlova M.V., Klimov P.B., Moskvitina N.S., Orlov O.L., Zhigalin A.V., Smirnov D.G., Dzhamirzoyev H.S., Vekhnik V.P., Pavlov A.V., Emelyanova A.A., Khristenko E. 2021. New records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae), with an updated checklist of the nycteribiids of Russia. Zootaxa 4927 (3): 410–430. [in English]. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4927.3.5>
- Szentivanyi T., Estok P., Földvari M. 2016. Checklist of host associations of European bat flies (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae). Zootaxa 4205 (2): 101–126. [in English]. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4205.2.1>

SPECIES COMPOSITION AND ECOLOGICAL FEATURES OF BAT FLIES (NYCTERIBIIDAE, DIPTERA), PARASITES OF BATS (VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA) IN THE CENTER OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA (VLADIMIR PROVINCE)

Aleksandr V. Pavlov, Yuri A. Bykov

Keywords: bat flies, Nycteribiidae, bats, *Basilina nattereri*, *Penicillidia monoceros*, *Nycteribia kolenatii*

SUMMARY

The material for this work was based on our collection of nycteribiid flies that we obtained during bat banding in the Vladimir region in 2016–2023. A total of 1308 bats belonging to 11 species were examined. In the process of banding bats, three species of blood-sucking flies from the family Nycteribiidae parasitizing bats were discovered: *Basilina nattereri* Kolenati, 1857, *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900, *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona, 1954. The most widespread and frequently encountered species of nycteribiidae is *Nycteribia kolenatii*.

УДК 576.895.775:599(470.6)

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) НАСЕКОМОЯДНЫХ 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 02.09.2024

После доработки 21.09.2024

Принята к публикации 03.10.2024

Виды отряда насекомоядные (Eulipotyphla) – важные компоненты наземных экосистем. Это активные потребители мелких животных, в первую очередь членистоногих, и основные носители возбудителей инфекционных болезней в ряде природных очагов туляремии, геморрагической лихорадки с почечным синдромом, лептоспирозов. Насекомоядные бывают заражены возбудителем чумы. Членистоногие, паразитирующие на этих млекопитающих, также могут быть инфицированы возбудителями этих болезней и служить их переносчиками.

Проанализированы таксономическое разнообразие, характер распространения и паразито-хозяйинные связи видов блох, отмеченных в качестве паразитов насекомоядных на территории Кавказа. Насекомоядные и их блохи проникали на Кавказ из Южной Европы, Малой и Передней Азии в плиоцене и плейстоцене параллельно с миграцией флористических комплексов.

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

DOI: 10.31857/S0031184724060048, **EDN:** VJUNBM

Отряд насекомоядные представлен на Кавказе 14 видами трех семейств, распространенных по всему региону. Эта статья является очередной в серии публикаций, посвященных выявлению особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов блох на Кавказе и сопредельных территориях. Предыдущие работы (Medvedev, Kotti, 2012, 2013; Котти и др., 2019, 2020, 2021; Kotti, Stakheev, 2022; Котти, Иванов, 2024) были направлены на анализ видового состава, распространения, паразито-хозяйинных связей блох млекопитающих и птиц Большого Кавказа, Степного Подонья, Юга России и Кавказа в целом. В настоящем сообщении рассмотрены результаты многолетних исследований фауны блох насекомоядных Кавказа.

Сведения о насекомоядных, обитающих на территории Кавказа, содержатся в ряде публикаций (Темботов, 1972; Соколов, Темботов, 1989; Зайцев и др., 2014; Темботова, 2015; Igea et al., 2015). Эти зверьки обитают на лугах, в лесах, садах, зарослях кустарников, поймах рек, полях, степях и полупустынях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы, полученные авторами во время экспедиций и стационарных наблюдений с 1981 по 2023 гг. в Предкавказье, на Джавахетско-Армянском нагорье и в горах Большого Кавказа. Насекомых собирали со зверьков, пользуясь обычными методами. Ряд сведений получили при работе с коллекциями и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, а также Армянской, Грузинской, Азербайджанской, Дагестанской, Кабардино-Балкарской и Причерноморской 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, А.А. Гусевой, Н.Ф. Дарской, К.П. Кадацкой, Т.И. Казаковой, Л.И. Климовой, П.Н. Коржова, А.Н., Н.Ф. Лабунец, Талыбова, В.С. Ткаченко, Г.В. Труфанова, Ш.Г. Цихистави. В общей сложности была определена видовая принадлежность свыше 4800 экз. блох, собранных с насекомоядных.

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

Полностью использованы материалы публикаций, перечисленных в следующем разделе. В итоге мы располагаем данными о видовом разнообразии блох почти всех видов насекомоядных фауны Кавказа. Названия хозяев блох приведены по: Павлинов и др. (1995), Зайцев и др. (2014), Лисовский и др. (2019).

Паразито-хозяинные связи блох насекомоядных на Кавказе

Echidnophaga gallinacea (Westwood, 1875). Паразит ежей родов *Hemiechinus* и *Paraechinus*. Обитает на Кавказе, в Малой Азии и на Иранском нагорье (Тифлов и др., 1977; Ravasan et al., 2017; Keskin et al., 2018). На Кавказе встречается в Восточном Предкавказье (Мирзоева, 1956; Коржов и др., 2007; Kotti, Stakheev, 2022) и Куринской впадине (Аргиропуло, 1935; Исаева, 1971). Все находки в пределах ареала основного хозяина – ушастого ежа *Hemiechinus auritus*. Встречается на других млекопитающих. Во многие регионы мира этот вид расселен вместе с домашней птицей (Lewis, Lewis, 1990).

Archaeopsylla erinacei (Bouche, 1835). Встречается в Европе, Северо-Западной Африке, Малой и Передней Азии (Фаранг-Азад, 1972; Peus, 1972; Beaucournu, 1990; Lewis, Lewis, 1990; Ravasan et al., 2017; Keskin et al., 2018). На Кавказе обнаружен в Предкавказье, на Большом и Малом Кавказе, Армянском нагорье, в Куринской впадине и Колхидской низменности (Вагнер, 1909, 1916; Аргиропуло, 1935; Иофф, Тифлов, 1954; Иофф, Иванова, 1956; Шатас, 1957; Брюханова, 1961; Исаева, 1971). Здесь вид связан с белогрудым *Erinaceus concolor*, южным *E. roumanicus* и ушатым ежами. Полустационарный паразит (Peus, 1972). Размножение приурочено к зверькам в выводковых гнездах (Brink, Lofqvist, 1973).

Leptopsylla (Leptopsylla) algira Jordan et Rothschild, 1911. Распространение: Северная Африка, Южная Европа, Передняя Азия, Крым, Кавказ, Нижнее Поволжье (Иофф, Тифлов, 1954; Тифлов и др., 1977; Beaucournu, 1990; Lewis, Lewis, 1990; Keskin et al., 2018; Kotti, Stskheev, 2022). На Кавказе обитает *L. a. popovi* (Wagner et Argypopulo, 1934): Восточное Предкавказье и восточная часть Большого Кавказа, Малый Кавказ, Кура-Араксинская низменность, Приараксинские котловины и Армянское нагорье – на малой *Crocidura suaveolans*, белобрюхой *C. leucodon*, и длиннохвостой *C. guel-*

denstaedti белозубках (Мирзоева, 1956; Шатас, 1957; Талыбов, 1966; Аветисян, 1970; Исаева, 1971; Киреева, Кадацкий, 1971; Емельянов и др., 1978).

Palaeopsylla gromovi Argyropulo, 1946. Большой и Малый Кавказ, Центральное Предкавказье, Армянское нагорье и северо-восточная часть Малой Азии. Паразит бурозубки Радде *Sorex raddei*, кавказской бурозубки *S. satunini*, бурозубки Волнухина *S. volnuchini* и куторы Шелковникова *Neomys teres* (Иофф и др., 1946; Савенко, 1950; Иофф, Тифлов, 1954; Аветисян, 1970; Исаева, 1971; Алания и др., 1974; Тифлов и др., 1977; Peus, 1977; Лабунец и др., 1983; Цихистави, 1987; Дарская, Котти, 1989; Lewis, Lewis, 1990; Kotti, 2018; Keskin et al., 2018; Kotti, Stakheev, 2022). Подвиды: *C. g. gromovi* Argyropulo, 1946 – западная часть Большого Кавказа, Центральное Предкавказье; *C. g. obliqua* Peus, 1977 – центральная и восточная часть Большого Кавказа, Малый Кавказ, Армянское нагорье, северо-восток Малой Азии.

Palaeopsylla vartanovi Ioff, 1950. Паразит бурозубки Волнухина и длиннохвостой белозубки на Кавказе и в Крыму (Иофф и др., 1950; Иофф, Иванова, 1956; Талыбов, 1966; Аветисян, 1970; Исаева, 1971; Тифлов и др., 1977; Кадацкая, Щирова, 1984; Евстафьев, 1990; Даниелян и др., 2016). Кавказская часть ареала ограничена Малым Кавказом и Джавахетско-Армянским нагорьем.

Palaeopsylla caucasica Argyropulo, 1946. Паразит кавказского (*Talpa caucasica*) и малого (*T. levantis*) кротов в Малой Азии и на Кавказе. Кавказские находки в западной части Большого Кавказа, Колхидской низменности, на Малом Кавказе (Иофф и др., 1946; Алания и др., 1974; Тифлов и др., 1977; Белявцева, Текнеджан, 1983; Шевченко и др., 1983; Lewis, Lewis, 1990; Keskin et al., 2018).

Palaeopsylla alpestris Argyropulo, 1946. Блоха кавказского и малого кротов, известная из ряда мест Большого и Малого Кавказа, а также северо-востока Малой Азии (Иофф и др., 1946; Шатас, 1957; Алания и др., 1974; Тифлов и др., 1977; Лабунец и др., 1983; Шевченко и др., 1983; Lewis, Lewis, 1990; Keskin et al., 2018).

Palaeopsylla osetica Ioff, 1953. Единичные находки самок в Центральном Предкавказье (с. Ачалуки в Ингушетии, на малом суслике) и в центральной части Большого Кавказа (долина р. Баксан в Кабардино-Балкарии, на куторе). Судя по морфологическим особенностям, это паразит кротов (Тифлов и др., 1977).

Doratopsylla dampfi Argyropulo, 1935. Паразит бурозубки Радде, кавказской бурозубки, бурозубки Волнухина и куторы Шелковникова на Большом и Малом Кавказе, северо-востоке Малой Азии (Аргиропуло, 1935, 1938; Савенко, 1950; Шатас, 1957; Сырвачева, 1964; Аветисян, 1970; Исаева, 1971; Алания и др., 1974; Белявцева, Текнеджан, 1983; Цихистави, 1987; Lewis, Lewis, 1990; Ravasan et al., 2017; Kotti, 2018; Keskin et al., 2018; Kotti, Stakheev, 2022).

Таким образом, на территории Кавказа со зверьками отряда насекомоядные связаны блохи девяти видов из пяти родов. Еще два вида (*Hystrihopsylla talpae* и *H. satunini*) паразитируют не только на насекомоядных, но и на грызунах.

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ БЛОХ НАСЕКОМОЯДНЫХ КАВКАЗА

История насекомоядных связана с формированием фауны беспозвоночных, в особенности насекомых, как кормовой базы. Современные семейства насекомоядных, обитающих в Палеарктике, известны в ископаемом состоянии начиная с палеогенового периода. По мнению А.К. Темботова и др. (2001), уже в верхнем миоцене образовался ряд близкородственных видов кавказских млекопитающих, в том числе землероек и ежей.

Отсчёт становления современной фауны следует вести со времени возникновения в конце палеогена Альпийско-Гималайского пояса из покровно-складчатых гор на южном берегу Тетиса, простиравшихся от Гибралтара до Гималаев (Хаин, 2001), и образования в миоцене сухопутного моста, соединившего Яфетиду с южной сушей. Сформировавшийся таким образом Кавказский полуостров явился местом приёма миграционных потоков биоты из сложившихся к тому времени видообразовательных центров на территории Древнего Средиземья.

Движущими силами миграций были усиление континентальности климата в конце миоцена из-за регрессии морского бассейна, а также эпейрогенез, следствием которого явилось образование горных хребтов, массивов с высотами от 1500 до 4000 м над ур. м. и возрастание общего гипсометрического уровня континента. Древние орографические комплексы совпадали с современными по общей конфигурации и направленности развития, а все современные горные системы соответствуют древним, но только с большей высотой и расчленением (Синицын, 1965).

На примере генетических отношений эндемичных видов флоры Кавказа установлены связи этих таксонов как со средиземноморскими, так и со среднеазиатскими видообразовательными центрами и пути среднемиоцен-плиоценовых переселений флористических комплексов (Иванов, 2022). Эти переселения могли сопровождаться параллельной миграцией консументов первого порядка и их потребителей – насекомых млекопитающих и их паразитов. Пути миграции схематично показаны на рис. 1. В азиатском центре возникают два пути: южный из Гималаев, Белуджистана, Загроса в Переднюю Азию и Малый Кавказ, северный – из Копетдага через Эльбурс на Малый Кавказ. Из средиземноморского центра такой путь прослеживается от Апеннин, Альп, Динарид, Карпат через Горный Крым на Большой Кавказ и через Балканиды и Эллиниды в Малую Азию, затем на Малый Кавказ.

Этими путями шли наиболее древние представители флоры Кавказа, ставшие её эндемиками. Примером сопряжённости палеогенового и неогенового проникновения флористических и фаунистических потоков может служить наличие в талышском и колхидском рефугиумах древних представителей фауны этих периодов – *S. raddei* и *T. caucasica*, родственные связи которых прослеживаются с землеройками и кротами Балкан и Малой Азии (Абдурахманов, Батхиев, 2013), а также проникновение из Малой Азии в Закавказье ежей рода *Erinaceus*; в настоящее время здесь повсеместно распространён *E. concolor* (Темботова, 1999).

С исчезновением в начале среднего плиоцена Тетиса и соединением Кавказского полуострова с Русской равниной возникла возможность обмена флористическими и фаунистическими элементами Кавказа с северными территориями. В это время на Кавказ проникло значительное количество так называемых аркто-третичных видов растений, имеющих в настоящее время анклавные участки ареалов на Большом Кавказе (Фёдоров, 1952). Таким же путем из Восточной Европы в европейскую часть России, затем через Русскую равнину на Северный Кавказ проникает южный еж (Абдурахманов, Батхиев, 2013).

В плиоценовую эпоху продолжалось формирование современной мезофильной и ксерофильной флоры и фауны Кавказа. В частности, в отложениях того времени, наряду с костными останками вымерших, обнаруживаются и останки представителей современных родов, в частности *Crocidura*, *Sorex* и *Talpa* (Верещагин, 1954; Тесаков, 2004; Тесаков, Письменская, 2005; Агаджанян, 2009; Зайцев и др., 2014). Смена видового и родового составов фауны региона в плиоцене отмечается и среди представителей других групп наземных животных (Исаков и др., 1966; Стеклов, 1966).

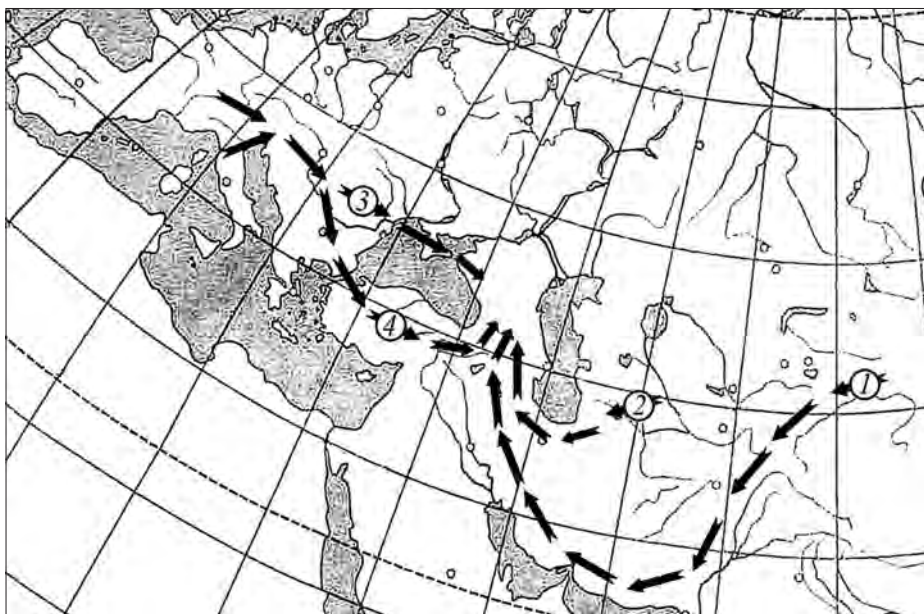


Рисунок 1. Пути миграций анцестральных видов эндемиков флоры Кавказа из видообразовательных центров Древнего Средиземья: 1 – из Гималаев, Белуджистана, Загроса в Переднюю Азию и на Малый Кавказ; 2 – из Копетдага через Эльбурс на Малый Кавказ; 3 – из Апеннин, Альп, Динарид, Карпат через Горный Крым на Большой Кавказ; 4 – из Альп через Балканиды и Эллиниды в Малую Азию и на Малый Кавказ (по: Иванов, 2022).

Figure 1. Ancestral species of Caucasian flora endemics migration routes from Ancient Middle-earth speciation centers 1 – from the Himalayas, Baluchistan, Zagros to Central Asia and the Lesser Caucasus; 2 – from Kopetdag via Elburs to the Lesser Caucasus; 3 – from the Apennines, Alps, Dinarides, Carpathians through the Mountainous Crimea to the Greater Caucasus; 4 – from the Alps through the Balkanids and Hellenids to Asia Minor and the Lesser Caucasus (according to: Ivanov, 2022).

В ряде случаев возраст кавказских насекомоядных подтверждают результаты молекулярно-генетического анализа (Fumagalli et al., 1999 для бурозубок; Colangelo et al., 2010 для кротов и Igea et al., 2015 для кутор).

В плиocene формируется постоянная сухопутная связь Кавказа с Южной Европой, а также с Малой и Передней Азией. Для этой эпохи характерен теплый и влажный климат. Можно предположить, что тогда появились условия для обитания на Кавказе мезофильных видов современной фауны насекомоядных (Верещагин, 1959) и их блох.

Четвертичный период характеризуется сменой гляциальных и ксеротермических условий (Синицын, 1980). В плейстоцене и голоцене на Кавказе обитали практически все виды современных насекомоядных (Мялковский, 1983; Осипова, 2006; Агаджанян, 2009; Зайцев и др., 2014).

Ксеротермические эпохи плейстоцена создали возможности для миграции представителей туранской полупустынно-пустынной биоты, преимущественно, в Восточное Предкавказье. Здесь появились такие виды растений, как *Astragalus karakugensis*, *Carex physodes*, *Eremosparton aphyllum* и многие другие. С пустынной фитобиотой

и её потребителями в эту область мигрировал и ушастый еж (Абдурахманов, Батхиев, 2013), в настоящее время распространённый в аридных областях Предкавказья и Закавказья (Темботова, 1999), а также малая белозубка в ряде ландшафтов Северного Кавказа.

Таким образом, фауна насекомоядных млекопитающих-прокормителей блох Кавказа включает группы видов: 1) автохтонные, формировавшиеся на основе анцестральных видов, мигрировавших из древнесредиземноморских видообразовательных центров в плиоцене, и 2) аллохтонные, попавшие на Кавказ в плейстоцене, преимущественно в его ксеротермические эпохи. К первой группе относятся кроты, каспийская белозубка, кутора Шелковникова и бурозубки. Формирование этих видов связано с территорией Кавказа, но они не являются эндемичными, поскольку часть их ареала выходит на сопредельные территории Ирана, Ирака, Турции. Южный и ушастый ежи, малая, белобрюхая и длиннохвостая белозубки – аллохтонные виды, имеющие помимо Кавказа обширные ареалы в Палеарктике.

Среди представителей *Siphonaptera* автохтонные виды – субэндемики Кавказа *P. alpestris*, *P. caucasica*, *P. gromovi* и *D. dampfi*.

Вероятно, вместе с попавшим в Восточное Предкавказье в плейстоцене из Передней Азии ушастым ежом проникла и блоха *E. gallinacea*, а с обитателем Древнего Средиземья – малой белозубкой – её паразит *Leptopsylla algira*.

На территории лесной зоны европейской части России, лесных и луговых высотных поясов Кавказа отмечаются примеры викарирования видов блох различных групп хозяев. В частности, у кротов рода *Talpa* на севере паразитирует блоха *Palaeopsylla minor* (Dale, 1878), а на юге – *P. alpestris* и *P. caucasica*. Соответственно, на севере обитают *P. soricis starki* Wagner, 1930 (этот вид проникает в степную и полупустынную зоны с севера по пойменным биотопам) и *D. dasyncema* (Rothschild, 1897) на землеройках-бурозубках и куторах. На юге их сменяют другие виды блох – *P. gromovi* и *D. dampfi*. Граница между ареалами каждой пары прослеживается и западнее Восточно-Европейской равнины (Peus, 1977).

У *Doratopsylla dampfi* викарирование известно между Кавказом и несколькими горными областями, лежащими далеко на востоке: Гиндукушем, Гималаями и южной частью Дальнего Востока, где обитает *D. coreana* Darskaya, 1949.

Викарирование известно для блох – паразитов ежей на Кавказе и Дальнем Востоке. Так, паразит белогрудого, южного и ушастого ежей *A. erinacei* на Кавказе замещается на юге Сибири и Дальнего Востока на *A. sinensis* (на амурском *E. amurensis* и даурском *H. dauuricus* ежах). Аналогичное явление известно для некоторых блох грызунов (Июфф и др., 1950).

Такие особенности распространения лесных и луговых видов предполагают сплошные ареалы для каждой пары в плиоцене.

На Кавказе обитают 14 видов насекомоядных млекопитающих, из которых карликовая и каспийская белозубки не обследованы на наличие блох. На остальных зверьках обнаружены блохи девяти видов пяти родов, характерные для зверьков этого отряда. Во всей Палеарктической области на насекомоядных известны специфические блохи, принадлежащие к 11 родам.

Заселение Кавказа насекомоядными и их блохами проходило в плиоцене и плейстоцене из видообразовательных центров Древнего Средиземья, главным образом из Малой и Передней Азии, а также из Южной Европы. Дизъюнкции ареалов и викарирование видов свидетельствуют о широком распространении блох насекомоядных на территории Евразии в эти эпохи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

- Абдурахманов Г.М., Батжиев А.М. 2013. Историко-фаунистическая и зоогеографическая характеристика млекопитающих Кавказа. Юг России: экология, развитие. № 3. 34–52. [Abdurachmanov G.M., Batkhiev A.M. 2013. Historical, faunal and zoogeographic characteristics of mammals of the Caucasus. South of Russia: ecology, development. № 3: 34–52 (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 mlekopitayushiyе pkbjwn-pleystocena Russkoi ravnini. M., Nauka, 676 s. (In Russian)].
- Алания И.И., Бабенышев В.П., Соловьева А.В. 1974. Материалы к фауне блох мелких млекопитающих юго-западной части Грузинской ССР // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 2 (36): 45–56. [Alaniya I.I., Babenyshev V.P., Soloveva A.V. 1974. Materialy k faune bloh melkih mlekopitayushih yugo-zapadnoj chasti Gruzinskoj SSR // Problemy osobo opasnyh infekcij. Vyp. 2 (36): 45–56. (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)].
- Аргиропуло А.И. 1938. Новые и малоизвестные виды блох (Aphaniptera) Кавказа. Труды зоол. сектора Грузинского филиала АН СССР. Тифлис, Т. 2. С. 185–194. [Argiropulo A.I. 1938. Novye i maloizvestnyye vidy bloh (Aphaniptera) Kavkaza Trudy zool. sektora Gruzinskogo filiala AN SSSR. Tiflis, T. 2. S. 185–194. (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)].
- Белявцева Л.И., Текнеджан В.А. 1983. О блохах хребтов Аишхо Краснодарского края // Тезисы докладов расширенного заседания научно-производственного совета Армянской противочумной станции. Ереван. С. 33–34. [Belyavtseva L.I., Teknedzhan V.A. 1983. O blokhhakh khrebtov Aishkho Krasnodarskogo kraja // Tezisi dokladov rasshirennoho zasedaniya nauchno-proizvodstvennogo sojeta Armyanskoi protivochumnoi stantsii. Yerevan. S. 33–34. (In Russian)].
- Брюханова Л.В. 1961. Блохи хищных млекопитающих Предкавказья. Труды Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, Вып. 5. С. 98–105. [Bryuhanova L.V. 1961. Blohi hishnyh mlekopitayushih Predkavkazya. Trudy Nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo instituta Kavkaza i Zakavkazya. Stavropol, Vyp. 5. S. 98–105. (In Russian)].
- Вагнер Ю.Н. 1909. Прибавление к фауне Кавказских Suctoria. Известия Кавказского музея. Тифлис, 4 (3): 194–202. [Vagner Yu.N. 1909. Pribavlenie k faune Kavkazskih Suctoria. Izvestiya Kavkazkogo muzeya. Tiflis, 4 (3): 194–202. (In Russian)].
- Вагнер Ю.Н. 1916. К познанию фауны Кавказских Suctoria. Известия Кавказского музея. Тифлис 10 (1): 54–64. [Vagner Yu.N. 1916. K poznaniyu fauny Kavkazskih Suctoria. Izvestiya Kavkazkogo muzeya. Tiflis, 10 (1): 54–64. (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. Materials 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)].
- Даниелян Р.Р., Мовсисян О.Н., Саакян Л.В. 2016. Блохи (Siphonaptera) обыкновенной полевки северо-запада Армении. Евразийский энтомологический журнал 15 (3): 213–218. [Danielyan R.R., Movsisyan O.N., Saakyan L.V. 2016. Blohi (Siphonaptera) obyknovnoy polevki severo-zapada Armenii. Evroaziatskiy entomologicheskij zhurnal 15 (3): 213–218. (In Russian)].
- Дарская Н.Ф., Котти Б.К. 1989. Опыт применения в лесу искусственных убежищ для землероек с целью изучения образа жизни их блох. Паразитология 23 (4): 328–333. [Darskaya N.F., Kotti B.K. 1989. The use of artificial shelters in forests for shrews with the aim of studying the mode of life of their fleas. Parazitologiya 23 (4): 328–333. (In Russian)].
- Евстафьев И.Л. 1990. Блоха *Palaeopsylla vartanovi* Ioff в фауне Крыма. Вестник зоологии 1: 58. [Evstafev I.L. 1990. Bloha *Palaeopsylla vartanovi* Ioff v faune Kryma. Vestnik zoologii 1: 58. (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. С. 34–36. [Emelyanov P.F., Shashnikova N.V., Dzhebrailov D.D. 1978. O biocenoticheskoy strukture mezoochaga chumy v Severo-Zapadnom Azerbajdzhanе. Osobo opasnye infekcii na Kavkaze. Stavropol, S. 34–36. (In Russian)].
- Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И. 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. Спб., 391 с. [Zajcev M.V., Vojta L.L., Sheftel B.I. 2014. Mlekopitayushie fauny Rossii i sopredelnyh territorij. Nasekomoyadnye. Spb., 391 s. (In Russian)].
- Иванов А.Л., 2022. Эндемики флоры Российского Кавказа и модель флорогенеза. Ставрополь, Издательство СКФУ, 144 с. [Ivanov A. L. 2022. Endemiki flory Rossiyskogo Kavkaza i model florigeneza, Stavropol, Izdatelstvo SKFU, 144 s. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Тифлов В.Е., Аргиропуло А.И., Федина О.А., Дудолкина Л.А., Ширанович П.И. 1946. Новые виды блох (Aphaniptera). Медицинская паразитология и паразитарные болезни 15 (4): 85–94. [Ioff I.G., Tiflov V.E., Argiropulo A.I., Fedina O.A., Dudolkina L.A., Shiranovich P.I. 1946. Novye vidy bloh (Aphaniptera). Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 15 (4): 85–94. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Дубинин В.Б., Желудкова О.И. 1950. К изучению блох Уссурийско-Приханкайской равнины и хребта Сихотэ-Алиня. Эктопаразиты. Вып. 2. М., Издательство МОИП, С. 30–43. [Ioff I.G., Dubinin V.B., Zheludkova O.I. 1950. K izucheniyu bloh Ussurijsko-Prihankajskoj ravнины i hrebta Sihote-Alinya. Ektoparazity. Vyp. 2. M., Izdatelstvo MOIP, S. 30–43. (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. Zoologicheskij 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. 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 opasnyh infekcij 1(17): 177–195. (In Russian)].
- Исаков Ю.А., Зимина 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)].
- Кадацкая К.П., Щирова Л.Ф. 1984. Новые виды блох для фауны Талыша. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, С. 148–149. [Kadatskaya K.P., Shchirova L.F. 1984. Novye vidy blokh dlya fauny Talysha. Stavropol, P. 148–149. (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., Kadatskiy N.G. 1971. Fauna bloch Talysha i Lenkoranskoj nizmennosti. Problemy osobo opasnyh infekcij 6 (22): 77–84. (In Russian)].
- Коржов П.Н., Сурхаев Д.Б., Мезенцев В.М., Грижебовский Г.М. 2007. Блохи как один из современных факторов эпидемического потенциала на территории природных очагов чумы Восточного Ставрополя. Современные аспекты эпидемиологического надзора за особо опасными инфекционными заболеваниями на юге России. Ставрополь, I. С. 194–198. [Korzhev P.N. Surhaev D.B., Mezencev V.M., Grizhebovskij G.M. 2007. Blohi kak odin iz sovremennyh faktorov epidemicheskogo potentsiala na territorii

- prirodnih ochagov chumy Vostochnogo Stavropolya // *Sovremennye aspekty epidemiologicheskogo nadzora za osobo opasnymi infekcionnymi zabollevaniyami na yuge Rossii*. Stavropol, I. P. 194–198. (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., 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., Иванов А.Л. 2024. Блохи (Siphonaptera) песчанок на Кавказе. *Паразитология* 58 (3): 240–251. [Kotti B.K., Ivanov A.L. 2024. Blohi (Siphonaptera) peschanok na Kavkaze. *Parazitologiya* 58 (3): 240–251. (In Russian)].
- Лабунец Н.Ф., Губарева Н.П., Казакова Т.И., Блажко Н.К. 1983. Блохи (Siphonaptera) Дагестана. Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь, С. 246–247. [Labunec N.F., Gubareva N.P., Kazakova T.I., Blazhko N.K. 1983. Blohi (Siphonaptera) Dagestana. *Profilaktika prirodnoochagovykh infekcij*. Stavropol, S. 246–247. (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. [Lisovskiy A.A., Sheftel B.I., Savelyev 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, 1956. 1: 148–157. [Mirzoeva M.N. 1956. *Materialy po faune blokh Groznenskoj oblasti*. Trudy Nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo instituta Kavkaza i Zakavkaz'ya. Stavropol', 1: 148–157. (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)].
- Осипова В.А. 2006. История формирования фауны землероек (сем. Soricidae) фауны Кавказа. Автореф канд. биол. наук. СПб. 22 с. [Osipova V.A. 2006. *Istoriya formirovaniya fauny zemlerоек (sem. Soricidae) fauny Kavkaza*. Avtoref kand. biol. nauk. SPb. 22 s. (In Russian)].
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia М.: Изд-во Московского университета, 239 с. [Pavlinov I.Ya., Yahontov E.L., Agadzhanyan A.K. 1995. *Mlekopitayushchie Evrazii. I. Rodentia* М.: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 239 s.
- 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 blokh (Aphaniptera) Gruzii*. Trudy Instituta zool. AN GSSR. Tbilisi, 9: 103–116. (In Russian)].
- Синицын В.М. 1965. Древние климаты Евразии. Часть 1. Палеоген и неоген. Л., Изд-во Ленинградского университета, 167 с. [Sinicyn V.M. 1965. *Drevnie klimaty Evrazii. Chast 1. Paleogen i neogen*. L., Izd-vo Leningradskogo universiteta, 167 s. (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)].
- Слудский А.А. 2014. Список позвоночных животных мировой фауны – носителей возбудителя чумы. Проблемы особо опасных инфекций 3: 42–51. [Sludskij A.A. 2014. *Spisok pozvonocnykh zhivotnykh mirovoj fauny – nositelej vzbuditelya chumy* // *Problemy osobo opasnykh infekcij* 3: 42–51. (In Russian)].
- Соколов В.Е., Темботов А.К. 1989. Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. М., Наука, 547 с. [Sokolov V.E., Tembotov A.K. 1989. *Mammals of the Caucasus. Insectivores*. M., Nauka, 547 p. (in Russian)].
- Стеклов А.А. 1966. Наземные моллюски неогена Предкавказья и их стратиграфическое значение. М., Наука, 261 с. [Steklov A.A. 1966. *Nazemnye molluski 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)].
- Талыбов А. Н. 1966. Материалы к фауне блох Нахичеванской АССР. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, С. 156–157. [Talybov A. N. 1966. Materialy k faune bloh Nahichevanskoj ASSR // Osobo opasnye infekcii na Kavkaze. Stavropol, S. 156 –157. (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)].
- Темботов А.К., Шебзухова Э.А., Темботова Ф.А., Темботов А.А., Ворокова И.И. 2001. Проблемы экологии горных территорий. Учебное пособие для учителей и студентов вузов биологического и географического профиля. Майкоп, Изд-во Адыгейского государственного университета, 187 с. [Tembotov A.K., Shebzuhova E.A., Tembotova F.A., Tembotov A.A., Vorokova I.I. 2001. Problemy ekologii gornyh territorij. Uchebnoe posobie dlya uchitelej i studentov vuzov biologicheskogo i geograficheskogo profilya. Majkop, Izd-vo Adygejskogo gosuniversiteta, 187 s. (In Russian)].
- Темботова Ф.А. 1999. Закономерности изменчивости и эволюции насекомых Кавказа. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нальчик, 48 с. [Темботова Ф.А. 1999. Закономерности изменчивости и эволюции насекомых Кавказа. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нальчик, 48 с. [Tembotova F.A. 1999. Zakonomernosti izmenchivosti i evolyucii nasekomoyadnyh Kavkaza. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Nalchik, 48 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.: Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK, 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 iskopaemym mlekopitayushchim iz verhnepliocenovyh otlozhenij Vostochnogo Stavropol'ya. V kn.: Podobina V.M. (red.). Evolyuciya zhizni na Zemle. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, 309–314. (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 izdatel'stvo, 278 pp. (In Russian)].
- Транквилевский Д.В. 2016. Об инфицированности мелких млекопитающих возбудителями зоонозов в Российской Федерации. Здоровье населения и среда обитания 10: 53–56. [Trankvilevskii D.V. 2016. Ob infitsirovannosti melkikh mlekopitayushchikh vzbuditelyami zoonozov v Rossiiskoi Federatsii. Zdorove naseleniya i sreda obitaniya 10: 53–56. (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)].
- Фёдоров А.А. 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Материалы по изучению четвертичного периода СССР, Т. III, М., С. 230–248. [Fyodorov An.A. 1952. Istoriya visokogornoj flori Kavkaza v chetvertichnoe vremya kak primer avtokhtonno go razvitiya tretichno j floristicheskoi osnovi. Materiali po izucheniyu chetvertichnogo perioda SSSR, T. III, M., S. 230–248. (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)].
- Цихистави Ш.Г. 1987. Материалы по блохам мелких млекопитающих Сванетии. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 344–345. [Tsikhistavi Sh.G. 1987. Materiali po blokham melkikh mlekopeitayushchikh Svanetii. Osobo opasnye infektsii na Kavkaze. Stavropol, 344–345. (In Russian)].
- Шатас Я.Ф. 1957. Клеши Ixodoidea и блохи Dagestana. Научная конференция по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекционных заболеваний: тезисы докладов. Саратов, 433–437. [Shatas Ya.F. 1957. Kleshi Ixodoidea i blohi Dagestana. Nauchnaya konferenciya po prirodnoj ochagovosti i epidemiologii osobo opasnyh infekcionnyh zabojevanij: tezisy dokladov. Saratov, 433–437. (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 kraja. Epidemiologiya i profilaktika chумы i holery. Saratov, 83–86. (In Russian)].

- Beaucournu J.-C. 1990. *Leptopsylla vogeli* n. ssp. (Siphonaptera, Ceratophyllidae, Leptopsyllinae), parasite de Crocidure (Mammalia, Insectivora, Crocidurinae) sur l'île de Gozo (Archipel de Malte). *Bonn. Zool. Beitr.* 41 (33–34): 213–222.
- Brink P., Lofqvist J. 1973. The hedgehog *Erinaceus europaeus* and its flea *Archaeopsylla erinaceid*. *Zoon. Suppl.* 1: 97–103.
- Colangelo P., Bannikova A.A., Krystufek B., Lebedev V.S., Annesi F., Capanna E., Loy A. 2010. Molecular systematics and evolutionary biogeography of the genus *Talpa* (Soricomorpha: Talpidae). *Molecular phylogenetics and evolution* 55: 372–380.
- Fumagalli L., Taberlet P., Stewart D.T., Gielly L., Hausser J., Vogel P. 1999. Molecular phylogeny and evolution of *Sorex* shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution* 11 (2): 222–235.
- Igea J., Aymerich P., Bannikova A.A., Gosálbez J., Castresana J. 2015. Multilocus species trees and species delimitation in a temporal context: application to the water shrews of the genus *Neomys*. *Evolutionary Biology* 15 (209): 2–16.
- Ioff I., Argyropulo A. 1934. Die Flöhe Armeniens. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 7 (2): 138–166.
- Keskin A., Hastriter W., Beaucournu J.-C. 2018. Fleas (Siphonaptera) of Turkey: species composition, geographical distribution and host associations. *Zootaxa* 2: 211–228.
- Kotti B.K., Stakheev V.V. 2022. Fleas (Siphonaptera) in the South of Russia. *Entomological Review* 102 (7): 982–989.
- 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., Kotti B.K. 2012. Patterns of formation of the flea (Siphonaptera) fauna in the Caucasus. *Entomological Review* 92: 409–421.
- Medvedev S.G., Kotti B.K. 2013. Host associations and origin in the formation of the Caucasian fauna of fleas. *Entomological Review* 93 (3): 293–308.
- Peus F. 1972. Zur Kenntnis der Flöhe Deutschlands (Schluss) (Insecta, Siphonaptera). *Zool. Jahrb. Systematik* 99: 408–504.
- Peus F. 1977. Flöhe aus Anatolien und anderen Ländern des Nahen Ostens. *Wien*, 111 S.
- 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.
- 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 EULIPOTYPHILA IN THE CAUCASUS

B. K. Kotti, A. L. Ivanov

Keywords: fleas, Eulipotyphla, host specificity, distribution, Caucasus, fauna formation.

SUMMARY

Species of the order Eulipotyphla are important components of terrestrial ecosystems. These are active consumers of small animals, primarily arthropods, the main carriers of infectious diseases in a number of natural foci of tularemia, hantaviruses, and leptospirosis. They may be infected with the causative agent of the plague. Arthropods that parasitize Eulipotyphla may also be infected with the pathogens of these diseases and serve as their vectors.

The taxonomic diversity, distribution pattern and parasite-host relationships of flea species noted as parasites of Eulipotyphla in the Caucasus are analyzed. Insectivores and their fleas entered the Caucasus from Southern Europe, Asia Minor and Near East in the Pliocene in parallel with the migration of floral complexes.

УДК 595.421:599.323.5:591.9

ИКСОДОВЫЕ КЛЕЩИ (PARASITIFORMES, IXODIDAE) КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUTILUS* PALLAS, 1779) ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

© 2024 г. В. П. Стариков^{а, *}, Е. С. Сарапульцева^а, А. Ю. Левых^б

^а Сургутский государственный университет, пр. Ленина, 1, Сургут, 628412 Россия

^б Научный центр изучения Арктики, ул. Республики, 20, Салехард, 629008 Россия

* e-mail: starikov_vp@inbox.ru

Поступила в редакцию 24.07.2024 г.

После доработки 25.10.2024 г.

Принята к публикации 01.11.2024 г.

Представлен комплекс иксодовых клещей красной полевки на Западно-Сибирской равнине. Установлено паразитирование семи видов (*Ixodes persulcatus*, *I. apronophorus*, *I. trianguliceps*, *I. pavlovskiy*, *Dermacentor marginatus*, *D. reticulatus* и *D. silvarum*). Прослежены количественные показатели клещей от разнотравно-дерновинно-злаковой степи до северной тайги включительно. Повсеместно распространены *I. persulcatus* и *I. apronophorus*. Оптимум ареалов иксодовых клещей красной полевки – подтайга. Здесь зарегистрировано высокое их разнообразие и обилие. Самые низкие количественные показатели клещей свойственны северной тайге. По результатам исследований уточнены северная и южная границы ареала таёжного клеща на Западно-Сибирской равнине.

Ключевые слова: иксодовые клещи, красная полевка, Западно-Сибирская равнина, распределение, количественные показатели

DOI: 10.31857/S003118472406005X, EDN: VJSZBW

Изучение эктопаразитов мелких млекопитающих имеет немаловажное медицинское (эпидемиологическое) и зооветеринарное (эпизоотологическое) значение. Последнее заключается в способности кровососущих эктопаразитов передавать, а в некоторых случаях и хранить в своём организме ряд возбудителей природноочаговых заболеваний. Одной из таких групп паразитических членистоногих являются иксодовые клещи, участвующие в циркуляции возбудителей (Коренберг, 1999; Филиппова, 2017; Кормилицына и др., 2019 и др.).

Иксодовые клещи Западной Сибири – одна из наиболее хорошо изученных групп паразитических членистоногих (Олсуфьев, 1947; Алифанов, Нецкий, 1954; Попов В.М., 1962; Логиновский, 1963; Попов В.В., 1967; Давыдова, Лукин, 1969; Иголкин, 1978; Сапегина, 1980; Стариков, Сапегина, 1986; Романенко, 2007; Якименко и др., 2013 и др.). Тем не менее в настоящее время сохраняется необходимость располагать информацией о современном видовом составе этих паразитических членистоногих, особенностях их распространения на обширной территории Западно-Сибирской равнины и некоторых других аспектах их биологии, в том числе на примере одного из фоновых видов мелких млекопитающих Западной Сибири, представителя рода лесных

полевков – красной полевки (Лаптев, 1958; Равкин и др., 1996; Starikov, Vartapetov, 2021; Starikov et al., 2024).

При делении Западно-Сибирской равнины на крупные выделы (зоны, подзоны) мы руководствовались схемой геоботанического районирования (Ильина и др., 1985). В соответствии с этой схемой на территории Западно-Сибирской равнины проходят границы трёх геоботанических зон – тундровой, таёжной (бореальной) и степной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы эктопаразитов мелких млекопитающих, в том числе иксодовых клещей, на Западно-Сибирской равнине проводили с 1979 по 2023 гг. Была охвачена территория Курганской, Омской, Тюменской областей, а также Ханты-Мансийского автономного округа – Югры и Ямало-Ненецкого автономного округа. На юге равнины исследования проведены в юго-западной и центральной частях (соответственно в Курганской и Омской областях). В Курганской области, следуя геоботаническому районированию, выделяют подзоны разнотравно-дерновинно-злаковой степи (территория, пограничная с Республикой Казахстан) и лесостепи степной зоны; на севере область представлена подтайгой таёжной зоны (Науменко, 2008). Исследования в Курганской области выполнены на территории всех подзон в 1980–2001 и 2020–2023 гг. Небольшие сборы эктопаразитов в Омской области осуществлены в лесостепи (Москаленский, Любинский, Тюкалинский районы), подтайге (Большеуковский район) и южной тайге (Тевризский район) (1979–1981 гг.). В Тюменской области учёты мелких млекопитающих и их эктопаразитов осуществлены в южной тайге (Тобольский, Уватский районы) в 1979–1981, 2004, 2010 и 2023 гг. На территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры учёты проводились в южной (Кондинский район), средней (Советский, Ханты-Мансийский, Нефтеюганский, Сургутский, Нижневартовский районы) и северной тайге (Берёзовский, Октябрьский и Белоярский районы). Сборы биоматериала на территории ХМАО – Югры проведены в 1979–1981, 2002–2023 гг. В Ямало-Ненецком автономном округе учёты мелких млекопитающих и их эктопаразитов выполнены в 1981 г. (Пуровский район) и 2021–2023 гг. (Шурышкарский район). В большинстве обследованных точек учёты эктопаразитов проводились в течение одного–трех лет; в Среднем Приобье (средняя тайга) – в течение пяти–шести лет (Сургутский район – окрестности деревни Юган, горнолыжный комплекс «Каменный Мыс», Сургутский заказник).

Мелких млекопитающих добывали в конусы с помощью направляющих систем (Наумов, 1955; Тупилова и др., 1963; Охотина, Костенко, 1974) и метода ловушко-линий (Кучерук, 1963). С целью паразитологического обследования осмотрено (очесано) 3134 красных полевков, с которых снято 2169 личинок и нимф иксодовых клещей шести видов: *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, *I. apronophorus* Schulze, 1924, *I. trianguliceps* Birula, 1895, *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776), *D. reticulatus* (Fabricius, 1794) и *D. silvarum* Olenov, 1931. В работе использованы общепринятые в паразитологии индексы: индекс встречаемости – ИВ (число зараженных особей в процентах от исследованных), индекс обилия – ИО (среднее число паразитов, приходящееся на одного исследованного зверька), экз., и средняя интенсивность заражения зверьков эктопаразитами – ИЗ (среднее число паразитов, обнаруженных на одном зараженном животном, экз. (Беклемишев, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На красной полевке Западно-Сибирской равнины установлены следующие особенности распределения и соотношения видов клещей в подзональном аспекте (табл. 1).

В разнотравно-дерновинно-злаковой степи (Курганская область) на красной полевке зарегистрировано пять видов клещей. В учётах с помощью ловчих канавок (заборчиков) и ловушко-линий доминировал клещ *D. reticulatus* (соответственно 75 и 64%). Некоторое удивление вызывает низкое (для этой подзоны) обилие степного клеща

D. marginatus. Мы не исключаем, что периоды наших учётов прокормителя (красной полевки) совпадали с депрессией его численности. Известно, что в безлесных природных зонах колебания численности мелких грызунов имеют огромную амплитуду и низкий уровень минимальной численности (Кулик, 1979 и др.). Это, несомненно, могло отразиться на обилии степного клеща. Кроме того, очевидно, следует ожидать более высокое обилие этого клеща на мелких грызунах, обитающих на открытых пространствах. В этой подзоне особого внимания заслуживают и клещи *I. persulcatus* и *D. silvarum*. Ранее в работе М.Г. Мальковой с соавторами (2012) указывалось, что в юго-западной зауральской части Западно-Сибирской равнины южная граница ареала *I. persulcatus* проходит не далее 55° с.ш. На красной полевке и на других мелких млекопитающих представителей этого вида в 2022 г. мы добывали близ села Озёрное (54°24' с.ш., 64°38' в.д.) и посёлка Искра (54°24' с.ш., 64°33' в.д.) Звериноголовского района Курганской области. Эти населенные пункты примыкают к долине р. Тобол, где наряду с колками представлены и ленточные боры. В отношении клеща *D. silvarum* – восточной формы (Померанцев, 1950) – на Западно-Сибирской равнине прослеживаются следующие особенности. Ранее считалось, что в Новосибирской области проходит западная граница его ареала (Давыдова, Лукин, 1969). В настоящее время этот клещ представлен в фауне иксодид Новосибирской и Томской областей (Давыдова, Лукин, 1969; Иголкин, 1978; Романенко, 2004; Якименко и др., 2013 и др.). Отмечался этот клещ в качестве редкого вида и в Омской области (Федоров, 1963; Кулик, Винокурова, 1983а), однако в дальнейшем сведения о его наличии на территории Омской области не нашли подтверждения (Малькова, Танцев, 2011; Якименко и др., 2013). В то же время имеются многочисленные данные о его наличии западнее Омской области – в Курганской, Челябинской и Оренбургской областях (Кочетков, 1935; Сюткина, 1957; Стариков и др., 1990; Румянцев, 1995).

Таблица 1. Подзональные особенности распределения иксодовых клещей красной полевки на Западно-Сибирской равнине

Table 1. Subzonal features of distribution of ixodid ticks of northern red-backed vole of the Western Siberia plain

Учеты методом ловчих канавок (заборчиков)								Учеты методом ловушко-линий					
Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Виды клещей	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.	Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Виды клещей	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.

СТЕПНАЯ ЗОНА

Подзона разнотравно-дерновинно-злаковой степи

119	2	<i>I. per.</i>	2	1.8	0.02	1.00	96	4	<i>I. per.</i>	6	4.17	0.06	1.50
119	–	<i>I. apr.</i>	–	–	–	–	96	1	<i>I. apr.</i>	2	1.04	0.02	2.00
119	10	<i>D. retic.</i>	18	8.40	0.15	1.80	96	9	<i>D. retic.</i>	15	9.38	0.16	1.67
119	1	<i>D. marg.</i>	2	0.84	0.02	2.00	96	1	<i>D. marg.</i>	1	1.04	0.01	1.00
119	1	<i>D. silv.</i>	1	0.84	0.01	1.00	96	–	<i>D. silv.</i>	–	–	–	–

Подзона лесостепи

217	60	<i>I. per.</i>	296	27.65	1.36	4.93	147	15	<i>I. per.</i>	41	10.20	0.28	2.73
217	2	<i>I. apr.</i>	2	0.92	0.009	1.00	147	4	<i>I. apr.</i>	6	2.72	0.04	1.50
217	44	<i>D. retic.</i>	112	20.28	0.52	2.55	147	7	<i>D. retic.</i>	12	4.76	0.08	1.71
217	4	<i>D. marg.</i>	4	1.84	0.02	1.00	147	1	<i>D. marg.</i>	1	0.68	0.007	1.00
217	2	<i>D. silv.</i>	3	0.92	0.01	1.50	147	–	<i>D. silv.</i>	–	–	–	–

ТАЕЖНАЯ ЗОНА

Подзона подтайги

44	21	<i>I. per.</i>	168	47.73	3.82	8.00	29	2	<i>I. per.</i>	8	6.90	0.28	4.00
44	5	<i>I. apr.</i>	17	11.36	0.38	3.40	29	1	<i>I. apr.</i>	3	3.45	0.10	3.00
44	5	<i>I. trian.</i>	24	11.36	0.55	4.80	29	1	<i>I. trian.</i>	1	3.45	0.03	1.00
44	6	<i>D. retic.</i>	14	13.64	0.32	2.33	29	1	<i>D. retic.</i>	1	3.45	0.03	1.00

Подзона южной тайги

30	6	<i>I. per.</i>	9	20.00	0.30	1.50	84	11	<i>I. per.</i>	17	13,10	0,20	1,55
30	1	<i>I. apr.</i>	1	3.33	0.03	1.00	84	1	<i>I. apr.</i>	8	1,19	0,10	8,00
30	–	<i>I. trian.</i>	–	–	–	–	84	1	<i>I. trian.</i>	1	1,19	0,01	1,00

Подзона средней тайги

1708	288	<i>I. per.</i>	1169	16.86	0.68	4.06	95	20	<i>I. per.</i>	37	21.05	0.39	1.85
1708	61	<i>I. apr.</i>	134	3.57	0.08	2.20	95	20	<i>I. apr.</i>	12	12.63	0.13	1.00

Подзона северной тайги

232	3	<i>I. per.</i>	4	1.29	0.02	1.33	332	3	<i>I. per.</i>	4	0.90	0.01	1.33
232	6	<i>I. apr.</i>	10	2.59	0.04	1.67	332	3	<i>I. apr.</i>	3	0.90	0.009	1.00

Примечания. Прочерк – вид не отмечен, *I. per.* – *Ixodes persulcatus*, *I. apr.* – *I. apronophorus*, *I. trian.* – *I. trianguliceps*, *D. retic.* – *Dermacentor reticulatus*, *D. marg.* – *D. marginatus*, *D. silv.* – *D. silvarum*.

В подзоне лесостепи (Курганская область) на красной полевке также учтено пять видов иксодовых клещей. Произошла смена основного доминанта. Оба метода учета прокормителя (красная полевка) дали близкие результаты. Доля (по обилию) *I. persulcatus* в населении иксодид составила, соответственно, 71 и 69%. Тем не менее *D. reticulatus* также входил в состав доминирующих видов (27 и 20%). Для лесостепного Зауралья ряд авторов (Марвин, 1957; Гибет, Никифоров, 1959) указывали *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (клещи сняты с лошадей, коров, собак и людей). По характеру географического распространения *I. ricinus* относится к средиземноморско-европейским формам (Померанцев, 1950). В работе Н.А. Филипповой (1999) приведен рис. 1, где четко обозначено наличие *I. ricinus* в Исетско-Миасском, Тоболо-Миасском и Тоболо-Ишимском междуречьях (Курганская область). Нами на мелких млекопитающих этот клещ не зарегистрирован.

В подтайге (Курганская область) на красной полевке учтено четыре вида иксодовых клещей. В учётах с помощью ловчих канавок (заборчиков) выявлено два вида-доминанта – *I. persulcatus* и *I. trianguliceps* (75 и 11%). По сравнению со степной зоной значительно возросла доля *I. apronophorus*, которого для этой подзоны можно

рассматривать в качестве содоминанта. Все указанные виды клещей, за исключением *D. reticulatus*, имели на красной полевке максимальные показатели обилия (суммарное обилие 5.07). Следует также указать, что на равнине в подтайге фауна не ограничивается четырьмя видами иксодовых клещей. Отсутствие типичных представителей степной фауны – *D. marginatus* и *D. silvarum* – на красной полевке в подтайге связано со спецификой распространения хозяина-прокормителя в лесных биотопах. Эти виды отмечены нами здесь на других видах мелких млекопитающих (Сарапульцева и др., 2022а). В юго-восточной части Западно-Сибирской равнины (город Томск и прилегающие к нему леса) на красной полевке встречается *Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev, 1946 (Романенко, 2004; Иванова, 2007).

В южной тайге (Омская, Тюменская области, ХМАО-Югра) на красной полевке нами отмечено три вида иксодид (табл. 1). Однако в литературе имеются сведения о том, что в эту подзону по поймам рек может проникать *D. reticulatus* (Карпов, Попов В.М., 1958; Попов В.В., 1963; Богданов, 1966; Кулик, Винокурова, 1983б; Романенко, 2009). В этой подзоне ещё более значительна доля *I. persulcatus* (91%). Наши исследования в 2010 г. на лицензионном участке «Карабашский-2» ЗАО «Евротэк-Югра» 59°57' с.ш. (Кондинский район ХМАО-Югры) – в 70 км юго-западнее города Урай (территория, пограничная между южно- и среднетаежной подзонами) – позволили зарегистрировать *I. trianguliceps* (красная полевка и другие мелкие млекопитающие). Очевидно, эта точка – одно из наиболее северных мест нахождения этого вида на Западно-Сибирской равнине. По мнению В.Г. Федорова (2009), *I. trianguliceps* местами проникает также в среднетаежную подзону. В Курганской области, наряду с тем, что имеются данные о встречаемости *I. trianguliceps* в подтайге, в 1984 г. мы единично обнаружили одну личинку этого вида на крошечной бурозубке *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 (полоса южной лесостепи, окрестности с. Степное Макушинского района) (Стариков, Старикова, 2021).

В средней тайге (территория ХМАО-Югры) на красной полевке (и других мелких млекопитающих) зарегистрировано два вида иксодовых клещей – *I. persulcatus* и *I. apronophorus*. Вклад *I. persulcatus* в население иксодид красной полевки сопоставим с подобным показателем в южной тайге (89%). В средней тайге значительная часть иксодовых клещей приурочена к долинным комплексам Средней Оби. Однако в широкой пойме они либо отсутствуют, либо встречаются на мелких млекопитающих (в том числе на красной полевке), как правило, в притеррасной её части (Сарапульцева, Стариков, 2017; Сарапульцева и др., 2022б). В заказнике «Сургутский» в 2018 г. во второй декаде июня нами отмечено паразитирование на красных полевках, наряду с преимагинальными стадиями, взрослых самок *I. persulcatus*. В заказнике «Елизаровский» летом этого же года зарегистрирован случай гиперинвазии иксодовыми клещами одной особи красной полевки (отмечено одновременное прокормление 53 личинок и одной нимфы *I. persulcatus*). Полевка была достаточно активной из-за преобладания среди паразитирующих клещей личиночной стадии.

Северная тайга. Долгое время считалось, что эта территория является безиксодовой «зоной». Более 60 лет назад Е.П. Малюшиной (1963) было показано, что в пределах северной тайги Западной Сибири встречается только *I. persulcatus* (не далее 63°47' с.ш.). Наши работы по учётам мелких млекопитающих и их эктопаразитов проведены в шести точках северной тайги (окрестности поселка Саранпауль Березовского района, заказник «Унторский» Октябрьского района, заказник «Сорумский», природный

парк «Нумто» Белоярского района ХМАО-Югры, заказник «Куноватский» Шурышкарского района, окр. пос. Ханымей Пуровского района, ЯНАО). Два вида клещей – *I. persulcatus* и *I. apronophorus* (в том числе на красной полевке) – зарегистрированы в Унторском заказнике (2019 г.) (62°43' с.ш.). Ранее северную границу ареала *I. apronophorus* в Западной Сибири проводили в месте слияния Оби и Иртыша (Ханты-Мансийский район) – 60°58' с.ш. (Попов В.В., 1963; Алифанов, 1965). Двадцатью годами позже на полевке-экономке *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776 единично была зарегистрирована личинка *I. apronophorus* вблизи г. Салехард (66°32' с.ш.) (Ельшин, 1983). В 2023 г. в Куноватском заказнике, стационар «Стерх» (65°01' с.ш.), на красной полевке и двух особях средней бурозубки *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788 нами учтены две личинки и одна нимфа *I. persulcatus* (Старикив и др., 2024). Наша находка данного вида является наиболее северной в Западной Сибири. Все находки иксодовых клещей в северной тайге Западной Сибири так или иначе приурочены к долине реки Оби и ее крупным притокам. Это ещё раз подтверждает мнение ряда исследователей (Попов В.В., 1967; Иголкин и др., 1972; Ельшин, 1983) о том, что поймы и припойменные участки Оби являются экологическими путями проникновения иксодовых клещей на север. Обилие иксодовых клещей в северной тайге из всех рассмотренных подзон – самое низкое. По сравнению с обилием этих клещей в оптимуме ареалов (по нашим данным, оптимум – подтайга) красной полевки, в северной тайге суммарное их обилие более чем в 80 раз ниже, чем в подтайге. По мнению Е.П. Малюшиной и Л.П. Колчановой (2008), в северной тайге отмечается наибольшее увлажнение при незначительном испарении и наличие вечной мерзлоты. Эти факторы отрицательно влияют на фауну мелких млекопитающих, определяют их малочисленность и бедность видового состава, что в свою очередь не обеспечивает нормальных условий существования иксодид. В северных частях ареала таежный клещ встречается только в ограниченных наиболее теплообеспеченных местообитаниях (Балашов, 1997). В таких неблагоприятных условиях, которые приводят к повторным диапаузам у видов с пастбищным типом паразитизма (*I. persulcatus*), цикл развития затягивается до 5–6 лет (Жмаева, 1969; Филиппова, 2011). Поэтому численность этих членистоногих нестабильная и низкая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, на Западно-Сибирской равнине на красной полевке наиболее широко встречаются *I. persulcatus* и *I. apronophorus*. Они свойственны всем подзонам степной и таёжной зон. Доля этих клещей, паразитирующих на красной полевке, составляет более 90% от числа всех учтенных иксодид (соответственно 81.2 и 9.1%). Представители рода *Dermacentor* в норме встречаются до подтайги включительно и, как исключение, *D. reticulatus* по долинам рек местами может проникать в южную тайгу. Максимум обилия иксодовых клещей красной полевки отмечен в подтайге. Здесь же наблюдается высокое их разнообразие (с учётом юго-восточной части равнины). Это, на наш взгляд, определяется значительной численностью хозяина-прокормителя (и других мелких млекопитающих), оптимальным соотношением тепла и влаги, преобладанием залесенных участков, но при этом и сохранением небольших по площади открытых территорий. В результате проведенных исследований на Западно-Сибирской равнине удалось «отодвинуть» как северную, так и южную границу ареала таёжного клеща.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансируется за счет средств бюджета бюджетного учреждения высшего образования Ханты-Мансийского автономного округа – Югры «Сургутский государственный университет». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данными конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

На проведение наших исследований выдано разрешение комитета по этике бюджетного учреждения высшего образования Ханты-Мансийского автономного округа – Югры «Сургутский государственный университет», протокол № 40 от 05 декабря 2024 г. с формулировкой о соответствии этическим принципам научных исследований в биологии.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.И. 1965. Об экологии и распространении клещей *Ixodes apronophorus* P. Sch. в Западной Сибири в связи с их значением как переносчиков туляремии. Зоологический журнал 44 (2): 291–293. [Alifanov V.I. 1965. Ob ekologii i rasprostranenii kleshchej *Ixodes apronophorus* P. Sch. v Zapadnoj Sibiri v svyazi s ih znacheniem kak perenoschikov tulyareмии. Zoologicheskii Zhurnal 44 (2): 291–293. (in Russian)].
- Алифанов В.И., Нецкий Г.И. 1954. Иксодовые клещи Омской области. Труды Омского научно-исследовательского института института эпидемиологии, микробиологии и гигиены. Омск, Вып. 2, 53–61. [Alifanov V.I., Neckij G.I. 1954. Iksodovye kleshchi Omskoj oblasti. Trudy Omskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta epidemiologii, mikrobiologii i gigieny. Omsk, V. 2, 53–61. (in Russian)]
- Балашов Ю.С. 1997. Ландшафтная приуроченность в распространении иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) на территории России // Энтомологическое обозрение 76 (4): 921–937. [Balashov Yu.S. 1997. Distribution of ixodid ticks (Acarina, Ixodidae) by landscapes within their ranges in Russia // Entomological Review 76 (4): 921–937. (in Russian)].
- Беклемишев В.Н. 1961. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоологический журнал 40 (2): 149–158. [Beklemishev V.N. 1961. Terminy i poniatia, neobkhodimye pri kolichestvennom izuchenii populiatsii ektoparazitov i nidikolov. Zoologicheskii zhurnal 40 (2): 149–158. (in Russian)].
- Богданов И.И. 1966. Сезонные и многолетние изменения численности клещей и факторы их определяющие. В сб.: Вопросы экологии. Томск, Изд-во Томского ун-та, 39–40. [Bogdanov I.I. 1966. Sezonnye i mnogoletnie izmeneniya chislennosti kleshchej i faktory ih opredelyayushchie. In: Voprosy ekologii. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 39–40.]
- Гибет Л.А., Никифоров Л.П. 1959. Материалы по иксодовым клещам лесостепи Западной Сибири. Зоологический журнал 38 (12): 1806–1812. [Gibet L.A., Nikiforov L.P. 1959. Materialy po iksodovym kleshcham lesostepi Zapadnoi Sibiri. Zoologicheskii zhurnal 38 (12): 1806–1812. (In Russian)].
- Давыдова М.С., Лукин А.М. 1969. Ландшафтно-географическое распределение иксодовых клещей. В кн.: Максимов А.А. (ред.) Биологическое районирование Новосибирской области (в связи с проблемой природноочаговых инфекций). Новосибирск, Наука, 250–264. [Davydova M.S., Lukin A.M. 1969. Landshaftno-geograficheskoe raspredelenie iksodovykh kleshchej. In: Maksimov A.A. (eds) Biologicheskoe rajonirovanie Novosibirskoj oblasti (v svyazi s problemoj prirodnoochagovykh infekcij). Novosibirsk: Nauka, 250–264.]
- Ельшин С.В. 1983. Зонально-ландшафтные особенности населения мелких млекопитающих и их эктопаразитов, Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 22 с. [El'shin S.V. 1983. Zonal'no-landshaftnyye osobennosti naseleniya melkih mlekopitayushchih i ih ektoparazitov: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk, 22 pp.]

- Жмаева З.М. 1969. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южнотаежных лесах. В кн.: Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, Удмуртия, 118–141. [Zhmaeva Z.M. 1969. O razvitií Ixodes persulcatus P. Sch. v evropejskikh yuzhnotaezhnyh leash. In: Kleshchevoy encefalit v Udmurtii i priliezhashchih oblastyah. Izhevsk, Udmurtiya, 118–141.]
- Иванова Н.В. 2007. Зараженность мелких млекопитающих различными видами клещей в окрестностях г. Томска. VIII съезд Териологического общества «Териофауна России и сопредельных территорий», Москва, 31 января – 2 февраля 2007 г., 171. [Ivanova N.V. 2007. Zarazhennost' melkih mlekopitayushchih razlichnymi vidami kleshchej v okrestnostyah g. Tomska. VIII s'ezd Teriologicheskogo obshchestva «Teriofauna Rossii i sopredel'nyh territorij», Moscow, 31 January – 2 February 2007, 171.]
- Иголкин В.Н. 1978. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. Томск, Изд-во Томского университета, 240 с. [Igolkin V.N. 1978. Kompleksy ektoparazitov melkih mlekopitayushchikh iugo-vostochnoi chasti Zapadnoi Sibiri. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 240 pp. (in Russian)].
- Иголкин Н.И., Давыдова М.С., Семенов П.В., Попов В.В. 1972. Иксодовые клещи, их размещение, численность и эпидемиологическое значение в пойме Оби. В кн.: Максимов А.А. (ред.) Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, Наука, 292–305. [Igolkin N.I., Davydova M.S., Semenov P.V., Popov V.V. 1972. Iksodovye kleshchi, ih razmeshchenie, chislennost' i epidemiologicheskoe znachenie v pojme Obi. In: Maksimov A.A.(eds) Biologicheskie resursy pojmy Obi. Novosibirsk, Nauka, 292–305.]
- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко М.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоуявленский Б.А., Махно В.Д. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, Наука, 251 с. [Il'ina I.S., Laphina E.I., Lavrenko M.N., Melzer L.I., Romanova E.A., Bogoyavlenskii B.A., Makhno V.D. 1985. Vegetation cover of Western Siberian Plain. Novosibirsk, Nauka, 251 pp. (In Russian)].
- Карпов С.П., Попов В.М. 1958. Иксодовые клещи как резервуар возбудителя туляремии в природных условиях Западной Сибири. В сб.: Природноочаговые заболевания. Т. 8, 75–79. [Karpov S.P., Popov V.M. 1958. Iksodovye kleshchi kak rezervuar возбуdivatelya tulyaremii v prirodnykh usloviyakh Zapadnoj Sibiri. In: Prirodnoochagovye zabolevaniya. V. 8, 75–79.]
- Коренберг Э.И. 1999. Взаимоотношения возбудителей трансмиссивных болезней в микстинфицированных иксодовых клещах (Ixodidae). Паразитология 33 (4): 273–289. [Korenberg E.I. 1999. Interaction between transmissible disease agents in ixodid ticks (Ixodidae) with a mixed infection. Parasitologia 33 (4): 273–289. (In Russian)].
- Кормилицына М.И., Коренберг Э.И., Михайлова Т.В., Ковалевский Ю.В., Транквилевский Д.В. 2019. Возможное участие таёжного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 в циркуляции возбудителя туляремии в природных очагах лесного типа. Паразитология 53 (3): 209–219. [Kormilitsyna M.O., Korenberg E.I., Mikhaylova T.V., Kovalevskii Yu.V. 2019. Possible involvement of the taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze in the circulation of tularemia causative agent in natural foci of forest type. Parasitologia 53 (3): 209–219. (In Russian)].
- Кочетков А.В. 1935. Клещи семейства Ixodidae в Зауралье. Труды Всесоюзного ин-та экспериментальной ветеринарии. Т. XI. Протозойные заболевания. Серия XIV. Ветеринария. М., Л., Изд-во Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина, Вып. 2, 124–127. [Kochetkov A.V. 1935. Kleshchi semeistva Ixodidae v Zaural'e. Trudy vsesoyuznogo institute experimentalnoi veterenarii. V. 11. Protozoinye zabolevaniya. Ser. XIV. Veterinariya. Isd. Lenin All-Union Agricultural Academy, Moscow, 2: 124–127. (In Russian)].
- Кулик И.Л. 1979. Особенности лесных ландшафтов как среды обитания млекопитающих и среды функционирования связанных с ними паразитарных систем. В кн.: Кучерук В.В. (ред.) Медицинская териология. М., Наука, 19–42. [Kulik I.L. 1979. Osobennosti lesnykh landshaftov kak sredy obitaniya mlekopitayushchih i sredy funkcionirovaniya svyazannykh s nimi parazitarnykh sistem. In: Kucheruk V.V. (eds) Medicinskaya teriologiya. Moscow, Nauka, 19–42. (In Russian)].
- Кулик И.Л., Винокурова Н.С. 1983а. Ареал клеща *Dermacentor silvarum* в СССР. Медицинская паразитология и паразитарные болезни Вып. 3: 23–28. [Kulik I.L., Vinokurova N.S. 1983a. The distribution area of *Dermacentor silvarum* in the USSR. Medical parasitology and parasitic diseases V. 3: 23–28. (In Russian)].
- Кулик И.Л., Винокурова Н.С. 1983б. Ареал лугового клеща *Dermacentor pictus* в СССР (Ixodidae). Паразитология 17 (3): 207–213. [Kulik I.L., Vinokurova N.S. 1983b. The distribution area of *Dermacentor pictus* in the USSR (Ixodidae). Parasitologia 17 (3): 207–213. (In Russian)].
- Кучерук В.В. 1963. Новое в методике количественного учета грызунов и землероек В кн.: Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 159–184. [Kucheruk V.V. 1963. Novoe v metodike kolichestvennogo ucheta gryzunov i zemlerоек In: Organizaciya i metody uchyota ptic i vrednykh gryzunov. M., Izd-vo AN SSSR, 159–184. (In Russian)].

- Лаптев И.П. 1958. Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири. Томск, Изд-во Томского ун-та, 285 с. [Laptev I.P. 1958. Mlekopitayushchie tayozhnoj zony Zapadnoj Sibiri. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 285 pp. (In Russian)].
- Логиновский Г.Е. 1963. Заболеваемость клещевым энцефалитом и распространение иксодовых клещей в Курганской области. В сб.: Матер. итоговой науч. конф. по природноочаговым болезням. Тюмень, 83–86. [Loginovskij G.E. 1963. Zabolevaemost' kleshchevym encefalitom i rasprostranenie iksodovykh kleshchej v Kurganskoj oblasti. In: Mater. itogovoj nauch. konf. po prirodnoochagovym boleznyam. Tyumen', 83–86. (In Russian)].
- Малькова М.Г., Танцев А.К. 2011. Зональные типы паразито-хозяинных комплексов мелких млекопитающих и членистоногих Западно-Сибирской равнины. Паразитология 45 (5): 392–400. [Malkova M.G., Tancev A.K. Zonal types of host-parasite complexes of arthropods and small mammals in a flat part of Western Siberia. Parazitologia 45 (5): 392–400. (In Russian)].
- Малькова М.Г., Якименко В.В., Танцев А.К. 2012. Изменение границ ареалов пастбищных иксодовых клещей рода *Ixodes* Latr., 1795 (Parasitiformes, Ixodidae) на территории Западной Сибири. Паразитология 46 (5): 369–383. [Malkova M.G., Yakimenko V.V., Tancev A.K. 2012. Changes in the ranges of pasture ixodid ticks of the genus *Ixodes* Latr., 1795 (Parasitiformes, Ixodinae) in Western Siberia. Parazitologia 46 (5): 369–383. (In Russian)].
- Малюшина Е.П. 1963. О северной границе распространения иксодес персулькатус в Тюменской области. В сб.: Материалы итоговой науч. конф. по природноочаговым болезням. Тюмень, 54–55. [Malyushina E.P. 1963. O severnoj granice rasprostraneniya iksodes persul'katus v Tyumenskoy oblasti. In: Materialy itogovoj nauch. konf. po prirodnoochagovym boleznyam. Tyumen', 54–55. (In Russian)].
- Малюшина Е.П., Колчанова Л.П. 2008. Экология иксодовых клещей (Ixodidae) Тюменской области. В сб.: Гашев С.Н. (ред.) Экология животных и фаунистика. Вып. 8. Тюмень, Изд-во Тюменского гос. ун-та, 158–167. [Malyushina E.P., Kolchanova L.P. 2008. Ekologiya iksodovykh kleshchej (Ixodidae) Tyumenskoy oblasti. In: Gashev S.N. (eds). Ekologiya zhivotnyh i faunistika. Issue. 8. Tyumen', Izd-vo Tyumenskogo gos. un-ta, 158–167. (In Russian)].
- Марвин М.Я. 1957. Иксодовые клещи млекопитающих Среднего Урала и Зауралья. В сб.: Тез. докл. совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 56–57. [Marvin M.Ya. 1957. Iksodovye kleshchi mlekopitayushchih Srednego Urala i Zaural'ya. In: Tez. dokl. soveshch. zoologov Sibiri. Novosibirsk, 56–57. (In Russian)].
- Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность Южного Зауралья: Монография. Курган, Изд-во Курганского гос. ун-та, 512 с. [Naumenko N.I. 2008. Flora i rastitelnost' Yuzhogo Zauralya. Kurgan, Izd. Kurnaskogo Universiteta, 512 pp. (In Russian)].
- Науумов Н.П. 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок. В кн. Выгодчиков Г.В., Петрищева П.А., Олсуфьев Н.Г. (ред.). Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., Медгиз, т. 9, 179–202. [Naumov N.P. 1955. Izuchenie podvizhnosti i chislennosti melkikh mlekopitayushchikh s pomoshch'yu lovchikh kanavok. In: Vygodchikov G.V., Petrishcheva P.A., Olsuf'ev N.G. (eds). Voprosy kraevoi, obshchei i eksperimental'noi parazitologii i meditsinskoj zoologii. Moscow, Medgiz, V. 9, 179–202. (in Russian)].
- Олсуфьев Н.Г. 1947. Заметки о животных-хозяевах молодых стадий клеща *Dermacentor pictus* Herm. в условиях Западной Сибири. Зоологический журнал 26 (3): 291–292. [Olsufiev N.G. 1947. Notes on the animal hosts of the young stages of the tick *Dermacentor pictus* Herm. in the conditions of Western Siberia. Zoologicheskii zhurnal 26 (3): 291–292. (In Russian)].
- Охотина М.В., Костенко В.А. 1974. Полиэтиленовая плёнка – перспективный материал для изготовления направляющих заборчиков. В кн.: Фауна и экология позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 193–196. [Okhotina M.V., Kostenko V.A. 1974. Polietilenovaya plenka – perspektivnyi material dlia izgotovleniia napravliaiushchikh zaborchikov. In: Fauna i ekologiya pozvonochnykh iuga Dal'nego Vostoka SSSR. Vladivostok, DVNTs AN SSSR, 193–196. (in Russian)].
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., АН СССР, 4 (2), 224 с. [Pomerancev B.I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). Fauna of the USSR. Arachnoidea. Moscow – Leningrad, Publishing house of the USSR Academy of Sciences, V. 4, Issue 2, 224 pp. (in Russian)].
- Попов В.В. 1963. Некоторые итоги сборов преимагинальных стадий иксодовых клещей с мелких млекопитающих Тюменской области В сб.: Материалы итоговой науч. конф. по природноочаговым болезням. Тюмень, 57–61. [Popov V.V. 1963. Nekotorye itogi sborov preimaginal'nykh stadij iksodovykh kleshchej s melkikh mlekopitayushchih Tyumenskoy oblasti. In: Materialy itogovoj nauch. konf. po prirodnoochagovym boleznyam. Tyumen', 57–61. (In Russian)].
- Попов В.В. 1967. О фауне иксодовых клещей (Ixodidae) Тюменской области. Зоологический журнал 46 (2): 200–207. [Popov V.V. 1967. About the fauna of ixodid ticks (Ixodidae) of the Tyumen region. Zoologicheskii zhurnal 46 (2): 200–207. (In Russian)].

- Попов В.М. 1962. Иксодовые клещи Западной Сибири (систематика, характеристика, экология и географическое распространение отдельных видов, эпидемиологическое и эпизоотологическое значение, борьба с иксодовыми клещами). Томск, Изд-во Томского ун-та, 259 с. [Popov V.M. 1962. Iksodovye kleshchi Zapadnoj Sibiri (sistematika, harakteristika, ekologiya i geograficheskoe rasprostranenie otdel'nyh vidov, epidemiologicheskoe i epizootologicheskoe znachenie, bor'ba s iksodovymi kleshchami). Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 259 pp. (In Russian)].
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ердаков Л.Н., Панов В.В., Буйдалина Ф.Р., Добровторский А.К., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Торопов К.В., Лукьянова И.В., Покровская И.В., Жуков В.С. Цыбулин С.М., Фомин Б.Н., Стариков В.П., Шор Е.Л., Чернышова О.Н., Соловьев С.А., Чубыкина Н.Л., Ануфриев В.М., Бобков Ю.В., Ивлева Н.Г., Тертицкий Г.М. 1996. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал 3-4: 307–317. [Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Erdakov L.N., Panov V.V., Bujdalina F.R., Dobrovorskij A.K., Vartapetov L.G., Yudkin V.A., Toropov K.V., Luk'yanova I.V., Pokrovskaya I.V., Zhukov V.S. Cybulin S.M., Fomin B.N., Starikov V.P., Shor E.L., Chernyshova O.N., Solov'ev S.A., Chubykina N.L., Anufriev V.M., Bobkov Yu.V., Ivleva N.G., Tertitskiy G.M. 1996. Features of the distribution of small mammals of the West Siberian Plain. Sibirskiy ekologicheskij zhurnal Issue 3-4: 307–317. (In Russian)].
- Романенко В.Н. 2004. Иксодовые клещи, встречающиеся на территории г. Томска и в прилегающих лесах. Сибирская зоологическая конф., посвящен. 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 15-22 сентября 2004 г., 398–399. [Romanenko V.N. 2004. Iksodovye kleshchi, vstrechayushchiesya na territorii g. Tomsk i v prilezhashchih lesah. Sibirskaya zoologicheskaya konf., posvyashchen. 60-letiyu Instituta sistematiki i ekologii zhivotnyh SD RAS, Novosibirsk, 15-22 September 2004, 398–399. (In Russian)].
- Романенко В.Н. 2007. Эколого-этологические аспекты изучения иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) различных ландшафтов. Автореф. дис. ... докт биол. наук. Томск, 44 с.
- Романенко В.Н. 2009. Мониторинг видового состава и численности иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) а антропогенных биотопах. Вестник Томского гос. ун-та. Вып. 324: 376–379. [Romanenko V.N. 2009. Monitoring vidovogo sostava i chislennosti iksodovyh kleshchej (Parasitiformes, Ixodidae) a antropurgicheskikh biotopah. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Issue. 324: 376–379.]
- Румянцев С.В. 1995. Эколого-фаунистический анализ популяций мелких млекопитающих и их эктопаразитов в степных районах Оренбургской области. В сб.: Давыгора А.В. (ред.) Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия: Тез. докл. и материалы III регион. конф. Оренбург, Изд-во ОГПИ, 125–126. [Rumyantsev S.V. 1995. Ekologo-faunisticheskij analiz populjacij melkikh mlekopitayushchih i ih ektoparazitov v stepnyh rajonah Orenburgskoj oblasti. In: Davygora A.V. (eds). ZHivotnyj mir YUzhnogo Urals i Severnogo Prikaspiya. Orenburg, Izdatel'stvo OGPI, 125–126. (In Russian)].
- Сапегина В.Ф. 1980. Распределение иксодовых клещей в лесной зоне Западной и Средней Сибири. В кн.: Бельшев Б.Ф., Равкин Ю.С. (ред.) Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск, Наука, 67–76. [Sapegina V.F. 1980. Raspreделение iksodovyh kleshchej v lesnoj zone Zapadnoj i Srednej Sibiri. In: Belyshev B.F., Ravkin Yu.S. (eds). Problemy zoogeografii i istorii fauny. Novosibirsk, Nauka, 67–76. (In Russian)].
- Сарапульцева Е.С., Стариков В.П. 2017. Преимагинальные стадии иксодовых клещей Среднего Приобья. В сб.: (Ледищева Т.Н.) (ред.) Актуальные проблемы экологии и природопользования: сб. науч. тр. XVIII Всероссийской науч.-практ. конф. Москва, 23-24 ноября 2017 г. М., РУДН, 112–117. [Sarapultseva E.S., Starikov V.P. 2017. Preimaginal stages of ticks of the middle Ob region. In: (Ledisheva T.N.) (eds). Aktual'nye problemy ekologii i prirodnopol'zovaniya, Moscow, Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba, 112–117. [(In Russian)].
- Сарапульцева Е.С., Стариков В.П., Володина О.Ю. 2022а. Иксодовые клещи красной полевки (*Myodes rutilus*) таёжной и степной зон Южного Зауралья. В сб.: Матер. IV Международн. паразитол. симпозиума «Современные проблемы общей и частной паразитологии». Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУВМ, 214–216. [Sarapultseva E.S., Starikov V.P., Volodina O.Yu. 2022a. Ixodes ticks of red-backed vole (*Myodes rutilus*) in the taiga and steppe zones of the Southern Trans-Urals. In: Mater. IV Mezhdunarodn. parazit. simpoziuma «Sovremennye problemy obshchej i chastnoj parazitologii». Saint-Peterburg, Izdatel'stvo SPbGUVU, 214–216. [(In Russian)].
- Сарапульцева Е.С., Стариков В.П., Берников К.А. 2022б. Иксодовые клещи красной полевки севера Западной Сибири. Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Матер. VII межрегион. науч. конф. (с международн. участием) паразитологов Сибири и Дальнего Востока, 29-31 августа 2022 г. Новосибирск, ИСиЭЖ СО РАН, 33. [Sarapultseva E.S., Starikov V.P., Bernikov K.A. 2022b. Ixodid ticks of bank vole on the north of Western Siberia. Parazitologicheskie issledovaniya v Sibiri i na Dal'nem Vostoke: Mater. VII mezhregion. nauch. konf. (s mezhdunarodn. uchastiem) parazitologov Sibiri i Dal'nego Vostoka, 29-31 august 2022, Novosibirsk, ISIEZH SO RAN, 33. (In Russian)].

- Стариков В.П., Левых А.Ю., Вершинин Е.А., Майорова А.Д., Сарапульцева Е.С., Кравченко В.Н. 2024. Материалы по эктопаразитам мелких млекопитающих северной тайги Западной Сибири. Биологические проблемы Севера: Матер. междунар. науч. конф., посвященной 300-летию РАН, 7-11 октября 2024 г. Москва, Знание-М, 261-262. [Starikov V.P., Levych A.YU., Vershinin E.A., Majorova A.D., Sarapul'tseva E.S., Kravchenko V.N. 2024. Materials on ectoparasites of small mammals of the northern taiga of Western Siberia. Biologicheskie problemy Severa: Mater. mezhhdunar. nauch. konf., posvyashchennoj 300-letiyu RAN, 7-11 oktober 2024, Moscow, Znanie-M, 261-262. (In Russian)].
- Стариков В.П., Милов С.С., Попова И.Ф., Вершинин Е.А., Ромашова Т.П. 1990. Материалы к зоолого-паразитологической характеристике Курганской области. В сб.: Лукьянов О.А. (ред.). Млекопитающие в экосистемах. Свердловск, УрО АН СССР, 50–51. [Starikov V.P., Milov S.S., Popova I.F., Vershinin E.A., Romashova T.P. 1990. Materialy k zoologo-parazitologicheskoy karakteristike Kurganskoj oblasti. In: Luk'yanov O.A. (eds). Mlekopitayushchie v ekosistemah. Sverdlovsk, UrO AN SSSR, 50–51. (In Russian)].
- Стариков В.П., Сапегина В.Ф. 1986. Эктопаразиты мелких млекопитающих лесостепного Зауралья // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биол. наук, Вып. 3: 76–82. [Starikov V.P., Sapegina V.F. 1986. Ektoparazitы melkih mlekopitayushchih lesostepnogo Zaural'ya // Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biol. nauk, Issue 3: 76–82. (In Russian)].
- Стариков В.П., Старикова Т.М. 2021. Видовой состав и распространение иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) в Курганской области. Вестник Северо-Восточного Федерального университета 1: 20–33. [Starikov V.P., Starikova T.M. 2021. Vidovoy sostav i rasprostranenie iksodovykh kleshchej (Parasitiformes, Ixodidae) v Kurganskoj oblasti. Vestnik Severo-Vostochnogo Federal'nogo universiteta 1: 20–33. (In Russian)]. <https://doi.org/10.25587/b9109-8666-3535-u>
- Сюткина К.А. 1957. Некоторые данные об иксодовых клещах Урала и сопредельных территорий. В сб.: Сборник научных работ по природноочаговым и кишечным инфекциям на Урале. Свердловск: Окружной санитарно-эпидемиологический отряд Уральского военного округа, 133–136. [Syutkina K.A. 1957. Nekotorye dannye ob iksodovykh kleshchah Urala i sopredel'nyh territorij. In: Sbornik nauchnykh rabot po prirodnoochagovym i kishhechnym infekciyam na Urale. Sverdlovsk: Otkruzhnoj sanitarno-epidemiologicheskij otryad Ural'skogo voennogo okruga, 133–136. (In Russian)].
- Тупикова Н.В., Заклинская В.П., Евсеева В.С. 1963. Учёт численности и массовый отлов мелких млекопитающих при помощи заборчиков. В кн.: Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 231–236. [Tupikova N.V., Zaklinskaya V.P., Evseeva V.S. 1963. Uchyot chislennosti i massovyy otlov melkih mlekopitayushchih pri pomoshchi zaborchikov. In: Organizaciya i metody uchyota ptic i vrednykh gryzunov. M., Izd-vo AN SSSR, 231–236. (In Russian)].
- Федоров В.Г. 1963. Материалы к фауне иксодовых клещей Омской области. В сб.: Матер. итоговой науч. конф. по природноочаговым болезням. Тюмень, 86–88. [Fedorov V.G. 1963. Materialy k faune iksodovykh kleshchej Omskoj oblasti. In: Mater. itogovoy nauch. konf. po prirodnoochagovym boleznyam. Tyumen', 86–88. (In Russian)].
- Федоров В.Г. 2009. Позвоночные животные-хозяева клеща *Ixodes trianguliceps* Bir. В кн.: Ильинских Н.Н. (ред.). Современный мир, природа и человек: сб. науч. тр. Томск, ТГУ, 40–41. [Fedorov V.G. 2009. Pozvonochnye zhivotnye-hozyaeva kleshcha Ixodes trianguliceps Bir. In: Il'inskih N.N. (eds). Sovremennyy mir, priroda i chelovek: sb. nauch. tr. Tomsk, TGU, 40–41. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1999. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней. Паразитология 33 (3): 223–241. [Filippova N.A. 1999. Sympatry of closely related species of ixodid ticks and its possible role in parasitic systems of natural foci of transmissible diseases. Parazitologia 33 (3): 223–241 (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 2011. Особенности биоразнообразия европейской фауны иксодовых клещей (Acari, Ixodidae) как переносчиков возбудителей природноочаговых болезней. Паразитология 45 (3): 161–181. [Filippova N.A. 2011. Characteristic features of biodiversity in european ixodid ticks (Acari, Ixodidae) as vectors of diseases with natural foci. Parazitologia 45 (3): 161–181. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 2017. История ареала у иксодовых клещей (Acari, Ixodidae) – переносчиков возбудителей природноочаговых болезней как одного из факторов формирования их внутривидового биоразнообразия // Энтомологическое обозрение 96 (1): 157–184. [Filippova N.A. 2017. History of the species range of ixodid ticks, vectors of pathogens with natural nidality (Acari, Ixodidae), as a prerequisite of their intraspecific biodiversity. Entomological Review 96 (1): 157–184. (In Russian)].
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. 2013. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск, Омский научный вестник, 240 с. [Jakimenko V.V., Maljkova M.G., Shpynov S.N. 2013. Iksodovye kleshchi Zapadnoi Sibiri: fauna, ekologiya, osnovnye metody issledovaniya. Omsk, Omskii nauchnyj vestnik, 240 s. (in Russian)].

- Starikov V.P., Bernikov K.A., Petukhov V.A., Vaganova E.A., Sarapultseva E.S., Nakonechny N.V., Borodin A.V., Morozkina A.V. 2024. Small Mammal Communities in the Middle Ob Valley. *Contemporary Problems of Ecology* 17(2): 268–279. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-82-88>
- Starikov V.P., Vartapetov L.G. 2021. Georaphic Ecological Analysis of Small Mammals of the Northern Taiga of Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology* 14 (1) 49–61. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1995425521010078>

IXODID TICKS (PARASITIFORMES, IXODIDAE) OF THE NOTHERN RED-BACKED VOLE (*MYODES RUTILUS* PALLAS, 1779) IN THE WEST SIBERIAN PLAIN

V. P. Starikov, E. S. Sarapultseva, A. Yu. Levykh

Keywords: ixodid ticks, red-backed vole, Western Siberian Plain, distribution, quantitative indices

SUMMARY

The article presents the complex of ixodid ticks of the red-backed vole on the West Siberia Plain. The following seven species (*Ixodes persulcatus*, *I. apronophorus*, *I. trianguliceps*, *I. pavlovskyi*, *Dermacentor marginatus*, *D. reticulatus*, and *D. silvarum*) were distinguished as parasites of the red-black vole. The quantitative indicators of ticks were traced from the herb-bunchgrass steppe to the northern taiga inclusive. *I. persulcatus* and *I. apronophorus* are widespread.

The optimum range of ixodid ticks of the red-backed vole is located in the sub-taiga. Their high diversity and abundance were recorded just there. The lowest quantitative indices are characteristic of the northern taiga. As a result, the northern and southern boundaries of the taiga tick range in the Western Siberia Plain were clarified.

УДК 595.771

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA, CULICIDAE) САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

© 2024 г. Е. Н. Кондратьев *, М. Г. Корнеев, А. М. Поршаков

ФКУН «Российский противочумный институт «Микроб»,
ул. Университетская, д. 46, Саратов, 410005 Российская Федерация
* e-mail: eugene.n.kondratyev@gmail.com

Поступила в редакцию 20.09.2024 г.

После доработки 22.11.2024 г.

Принята к публикации 23.11.2024 г.

Комары (Culicidae) являются членистоногими, имеющими медицинское значение, из-за болезней, таких как малярия, желтая лихорадка и лихорадка Западного Нила, которые они передают человеку. В 2017 г. последний опубликованный контрольный список комаров Саратовской области включал 34 вида, относящихся к шести родам. В статье представлен обзор исторических и новейших исследований по фауне кровососущих комаров на территории Саратовской области. На основе анализа литературных источников обновлен фаунистический список комаров. Обновленный контрольный список включает 37 видов, относящихся к пяти родам.

Ключевые слова: комары, Culicidae, фауна, Саратовская область, Нижнее Поволжье

DOI: 10.31857/S0031184724060061, **EDN:** VJRGCQ

Кровососущие комары (Culicidae) находятся в центре мировых энтомологических исследований, прежде всего из-за их медицинского значения как переносчиков опасных тропических болезней, таких как малярия, желтая лихорадка, денге, Зика, лихорадка Западного Нила, чикунгунья, усуту и другие (Imwong et al., 2011; Gubler et al., 2014; Epeleboin et al., 2017; Martinet et al., 2019). В умеренных широтах они также могут выступать в качестве переносчиков возбудителей болезней, а кроме того, являясь компонентом гнуса, причиняют значительные неудобства (Medlock et al., 2015; Martinet et al., 2019).

Научный интерес к комарам всегда был связан с их ролью в циркуляции возбудителей трансмиссивных болезней. Так, в начале XX века появляются первые работы с упоминанием о комарах, обитающих в Саратовской области, в связи с эпидемией малярии (Соловьева, 2015; Кистенева и др., 2023). В этот период большинство работ написаны сотрудниками медицинских учреждений и данные по видовому составу зачастую отсутствуют либо представлены только в виде родовых эпитетов (Шингарева, 1912; Кушев, 1924а, б; Сиротинина, 1924; Бессонова, 1928; Шляпина,

1930). Но многие работы данного периода содержат большое количество данных по экологии комаров в Саратовской области (Кушев, 1924а, б; Покровская и др., 1927; Бессонова, 1928; Шляпина, 1930). Работа Лепневой (1921) – первая, где указан вид комаров для Саратовской области, в ней автор рассматривает распространение *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818 в окрестностях г. Саратова.

В то время представления о фауне комаров Нижнего Поволжья были скудны, в связи с чем их изучение на данной территории представлялось весьма перспективным, в том числе и для зарубежных исследователей. В 1925 г. по приглашению директора Волжской биологической станции А. Л. Бенинга в Саратов приезжает Э. Мартини, заведующий энтомологическим отделением института тропической медицины им. Б. Нохта. Работая с мая по сентябрь, он посещает окрестности г. Саратова, совершает выезды в окрестные районы Саратовской обл., Палласовский район Волгоградской обл., Кузнецкий район Пензенской обл., а также в г. Астрахань и Наримановский район Астраханской обл. Для данной территории им установлено 25 видов комаров (Мартини, 1925, 1926а, б; Martini, 1928). Им же на основе собственных исследований составлен первый ключ по семейству Culicidae для Нижнего Поволжья и описано три новых вида комаров: *Aedes behningi* Martini, 1926, *Ae. duplex* Martini, 1926 и *Ae. subdiversus* Martini, 1926 (табл. 1). Ему не удалось собрать *Anopheles plumbeus* Stephens, 1828, *Coquillettidia richiardii* (Ficalbi, 1889), *Culiseta fumipennis* (Stephens, 1825), *Culiseta morsitans* (Theobald, 1901), однако он предположил возможность их обитания на территории степной зоны. Он также предположил, что северная граница ареалов *Anopheles sinensis* Wiedemann, 1828 и *Uranotaenia unguiculata* Edwards, 1913 проходит в Нижнем Поволжье.

Таблица 1. Список видов комаров (Diptera: Culicidae), найденных на территории Саратовской области (на основе литературных данных)

Table 1. The list of mosquito species (Diptera: Culicidae), found on the territory of Saratov oblast (based on the literature data)

Виды ¹	Мартини, 1925	Мартини, 1926а	Оленев, 1940	Давидович, 1968	Князева и др., 2017
1	2	3	4	5	6
<i>Anopheles claviger</i> (Meigen, 1804)	+	+	+	+	+
	(syn. <i>An. bifucatus</i>)	(syn. <i>An. bifucatus</i>)	(syn. <i>An. bifucatus</i>)	(syn. <i>An. bifucatus</i>)	
<i>Anopheles hyrcanus</i> (Pallas, 1771)	–	–	–	–	+
<i>Anopheles maculipennis</i> s.l.	+	+	+	+	+
<i>Anopheles sacharovi</i> Favre, 1903	+ (syn. <i>An. elutus</i>)	–	–	–	–
<i>Aedes cinereus</i> Meigen, 1818	+	+	+	+	+
<i>Aedes rossicus</i> Dolbeskin, Gorickaja et Mitrofanova, 1930	–	–	–	+	–

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6
<i>Aedes vexans</i> (Meigen, 1830)	+	+	+	+	+
<i>Aedes geniculatus</i> (Oliver, 1791)	+ (syn. <i>Ae. ornatus</i>)	+ (syn. <i>Ae. ornatus</i>)	+	+	+
<i>Aedes annulipes</i> (Meigen, 1830)	+ (syn. <i>Ae. quartus</i>)	+ (syn. <i>Ae. quartus</i>)	+	—	—
<i>Aedes behningi</i> Martini, 1926	—	+	+	+	+
<i>Aedes cantans</i> (Meigen, 1818)	+	+	+ (syn. <i>Ae. maculatus</i>)	+	+
<i>Aedes caspius</i> (Pallas, 1771)	+	+ ²	+ ²	+ ²	+
<i>Aedes cataphylla</i> Dyar, 1916	+ (syn. <i>Ae. rostochiensis</i>)	+ (syn. <i>Ae. rostochiensis</i>)	—	+	+
<i>Aedes communis</i> (De Geer, 1776)	+ (syn. <i>Ae. nemorosus</i>)	+ (syn. <i>Ae. nemorosus</i>)	+	+	+
<i>Aedes cyprius</i> Ludlow, 1920	+ (syn. <i>Ae. freyi</i>)	—	+	+	+
<i>Aedes detritus</i> (Haliday, 1833)	+ (syn. <i>Ae. salinus</i>)	+ (syn. <i>Ae. salinus</i>)	—	+	+
<i>Aedes diantaeus</i> Howard, Dyar et Knab, 1913	—	—	—	+	+
<i>Aedes dorsalis</i> (Meigen, 1830)	+	+	+	+	+
<i>Aedes excrucians</i> (Walker, 1856)	+	+	+	+	+
<i>Aedes flavescens</i> (Muller, 1764)	+ (syn. <i>Ae. variegatus</i>)	+ (syn. <i>Ae. variegatus</i>)	+ (syn. <i>Ae. lutescens</i>)	+	+
<i>Aedes intrudens</i> Dyar, 1919	—	+	+	+	—
<i>Aedes leucomelas</i> (Meigen, 1804)	+	+	+	+	+
<i>Aedes nigripes</i> (Zetterstedt, 1838)	—	—	—	+	—
<i>Aedes pulchritarsis</i> (Rondani, 1872)	—	—	—	+	—
<i>Aedes pullatus</i> (Coquillett, 1904)	—	+ (syn. <i>Ae. gallii</i>)	+	—	—
<i>Aedes punctor</i> (Kirby, 1837)	+ (syn. <i>Ae. meigenanus</i>)	+ (syn. <i>Ae. meigenanus</i>)	+	—	+
<i>Aedes riparius</i> Dyar et Knab, 1907	—	—	—	—	+
<i>Aedes subdiversus</i> Martini, 1926	—	+	+	+ ³	+ ³
<i>Culex modestus</i> Ficalbi, 1890	+	+	+	+	+

<i>Culex pipiens</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>Culex theileri</i> Theobald, 1903	–	–	–	+	+
<i>Culex torrentium</i> Martini, 1925	+	+	–	–	–
<i>Culex vagans</i> Wiedemann, 1828	–	–	+ (syn. <i>C. exilis</i>)	–	–
<i>Culex hortensis</i> Ficalbi, 1889	–	–	–	+	–
<i>Culex territans</i> Walker, 1856	+ (<i>C.</i> <i>sergenti</i>) ⁴	+ (<i>C.</i> <i>sergenti</i>) ⁴	+ (<i>C.</i> <i>apicalis</i>) ⁴	+ (<i>C.</i> <i>apicalis</i>) ⁴	–
<i>Culiseta longiareolata</i> (Macquart, 1838)	+ (syn. <i>Th.</i> <i>longiareolata</i>)	+ (syn. <i>Th.</i> <i>spathipalpis</i>)	+ (syn. <i>Th.</i> <i>longiareolata</i>)	+	+
<i>Coquillettidia richiardii</i> (Ficalbi, 1889)	–	–	–	+	+
Всего	23	25	24	31	26

Примечания. ¹ В статье систематика принята по: Халин и Горностаева (2008), Халин (2008), с дополнениями по: Wilkerson et al. (2021); ² данные по *Ae. duplex* включены в *Ae. caspius*; ³ данные по *Ae. lepidonotus* включены в *Ae. subdiversus*; ⁴ находки *C. impudicus* (syn. *C. sergenti*) и *C. apicalis* мы относим к виду *C. territans*, т.к. по современным данным (Халин, Горностаева, 2008; Wilkerson et al., 2021), – это единственный представитель подрода *Neoculex*, зарегистрированный на территории европейской части России.

В дальнейшем, после открытия видов-двойников у *An. maculipennis*, был проведен работы по изучению распространения их в СССР (Беклемишев, Виноградская, 1934; Гакетт, Барбер, 1935; Звягинцев, Демина, 1936; Оленев, 1938). В ходе этих работ было установлено, что на территории Саратовской области обитают два вида-двойника: *An. maculipennis messeae* Falleroni, 1926 и *An. maculipennis typicus* Hackett & Missiroli, 1935.

Следующей крупной сводкой, обобщающей данные по комарам на территории Нижнего Поволжья, стала монография Оленева (1940). В монографии автор обобщил имеющиеся литературные данные, опубликованные до него, и дополнил видовой состав Culicidae двумя видами: *Culiseta longiareolata* (Macquart, 1838) и *Aedes cyprius* Ludlow, 1920, найденными на территории Саратовской области (Оленев, 1938) (у Мартини (1926а, Martini, 1928) *Cul. longiareolata* был указан как *Theobaldia spathipalpis* Rondani, 1872, а для *Ae. cyprius* была указана находка из Пензенской области как *Aedes freyi* Edwards, 1921). Оленев указал для Саратовской области 24 вида комаров (*Ae. duplex* учитывался как отдельный вид), в то время как для АССР НП (Автономная Социалистическая Советская Республика Немцев Поволжья) – только 12 видов.

Период с 1950 г. по 1980 г. характеризуется спадом интереса к изучению фауны комаров, в том числе и в связи с закрытием противомаларийной станции в 1958 на фоне улучшения эпидемиологической обстановки (Кистенева и др., 2023). В 1950–1954 гг. Потуловой был установлен видовой состав комаров в Марксовском районе. К сожалению, в своих статьях она не указала список видов, которые были найдены

ею на данной территории, кроме новых находок для Марковского района: *Aedes subdiversus* Martini, 1926, *Ae. nigripes* (Zetterstedt, 1838), *Ae. lepidonotus* (Edwards, 1920) и *Culex theileri* Theobald, 1903 (Потулова, 1956а, б).

В конце 60-х годов XX века были изучены сезонная динамика комаров и влияние гидрологических условий на выплод комаров в разные годы, отмечено снижение численности *An. maculipennis messeae* в связи с изменившимися гидрологическими условиями (Викторов, 1967). Также в это время защищена диссертация Давидович (1968) по очагам туляремии в Саратовской области, в которой она систематизировала имеющиеся данные и указала 29 (*Ae. duplex* и *Ae. lepidonotus* указывались как отдельные виды) видов комаров для региона, а также рассмотрела биотопическую приуроченность и пространственную динамику численности разных видов комаров в связи с паводковыми явлениями на территории Саратовской области. Давидович отметила, что в ее сборах отсутствовали виды *Ae. annulipes*, *Ae. pullatus*, *Ae. punctor* и *C. vagans*.

В начале 80-х годов XX века с помощью кариологических методов проведено исследование на наличие видов-двойников *An. maculipennis* на территории Окско-Донской равнины, в ходе которого найдены только популяции *An. maculipennis messeae* в Аркадаке и Ртищево (Шуваликов, 1983).

В 90-е годы XX века появляется новый интерес к изучению комаров в связи с находками возбудителей вирусных инфекций (Батаи, Тягиня, Инко), которые могут циркулировать на территории Саратовской области (Щербакова, 1996). В последнее время работы по фауне и сезонной динамике комаров немногочисленны (Турцева и др., 2010; Князева и др., 2017), при этом в бо́льшей части публикаций приведены сведения о Лихорадке Западного Нила (Щербакова и др., 2005, 2009; Красовская и др., 2011; Матросов и др., 2013; Поршаков и др., 2014; Яковлев и др., 2014; Захаров и др., 2016; Захаров, 2019), которая имеет наибольшее медицинское значение как в Саратовской области, так и во всем Нижнем Поволжье (Львов и др., 2004; Онищенко и др., 2011; Путинцева и др., 2021).

При этом *Aedes duplex* Martini, 1926, описанный из Саратовской области (Martini, 1928), в отечественной литературе считается синонимом *Ae. caspius* (Pallas, 1771) (Гуцевич и др., 1970; Халин, 2008), в зарубежной литературе мнения разделились. Ряд авторов, основываясь на морфологическом описании, сделанном Мартини (1926а, б), рассматривают собранные им экземпляры самцов как отдельный вид (Harbach et al., 2007; Reinert et al., 2008; Wilkerson et al., 2021), в то время как другие рассматривают этих же самцов как aberrantные экземпляры *Ae. caspius* (Becker et al., 2020). Данные об обнаружении на территории Саратовской области комаров *Anopheles sacharovi* Favre, 1930, *Aedes nigripes* (Zetterstedt, 1838), *Ae. pulchritarsis* (Rondani, 1872), *Ae. lepidonotus* Edwards, 1920, *Ae. rossicus* Dolbeskin, Gorickaja et Mitrofanova, 1930, *Ae. riparius* Dyar et Knab, 1907, *Culex vagans* Wiedemann, 1828, *C. hortensis* Ficalbi, 1889, *C. impudicus* Ficalbi, 1890, *C. apicalis* Adams, 1903 и *C. theileri* Theobald, 1903 – сомнительны, так как эти находки удалены от известного ареала для этих видов. Хотя единичные находки таких видов, как *Ae. nigripes*, *Ae. pulchritarsis*, *Ae. rossicus*, *C. thei-*

leri и *C. hortensis*, могут быть связаны с заносами речным транспортом (Покровский, Поликарпова, 1937; Medlock et al., 2015), появление данных о большинстве других находок, по нашему предположению, обусловлено некорректным определением.

Таким образом, на территории Саратовской области по литературным данным общее число представителей семейства Culicidae составляет 37 видов пяти родов (*Anopheles claviger*, *An. hyrcanus*, *An. maculipennis* s. l., *An. sacharovi*, *Aedes cinereus*, *A. rossicus*, *A. vexans*, *A. geniculatus*, *A. annulipes*, *A. behningi*, *A. cantans*, *A. caspius*, *A. cataphylla*, *A. communis*, *A. cyprius*, *A. detritus*, *A. diantaeus*, *A. dorsalis*, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. intrudens*, *A. leucomelas*, *A. nigripes*, *A. pulchritarsis*, *A. pullatus*, *A. punctor*, *A. riparius*, *A. subdiversus*, *Culex modestus*, *C. pipiens*, *C. theileri*, *C. torrentium*, *C. vagans*, *C. hortensis*, *C. territans*, *Culiseta longiareolata*, *Coquillettidia richiardii*). Из них 11 видов (*An. sacharovi*, *Ae. nigripes*, *Ae. pulchritarsis*, *Ae. lepidonotus*, *Ae. rossicus*, *Ae. riparius*, *C. vagans*, *C. hortensis*, *C. impudicus*, *C. apicalis*, *C. theileri*) отмечены единожды и данные об обнаружении этих видов на территории области представляются сомнительными.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ФКУН Российский противочумный институт «Микроб» Роспотребнадзора. 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

- Беклемишев В.Н., Виноградская О.Н. 1934. О разновидностях *Anopheles maculipennis*, найденных в пределах СССР. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3 (5): 384–385. [Beklemishev W.N., Vinogradsky O.N. 1934. Sur les variétés d'*Anopheles maculipennis* trouvées dans l'URSS. Medical parasitology and parasitic diseases 3 (5): 384–385. (in Russian)].
- Бессонова С.А. 1928. Зимовка комаров на фильтровальной станции Саратовского водопровода. Русский журнал тропической медицины 6: 434–435. [Bezsonova S.A. 1928. Gites d'hibernation de moustiques à la Station de Filtration de la distribution d'eau de Saratoff. The Russian journal of tropical medicine 6: 434–435. (in Russian)].
- Викторов В.Ф. 1967. Влияние гидрологических условий Волгоградского водохранилища на выплод кровососущих комаров в пойме Волги. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 36 (1): 17–22. [Victorov V.F. 1967. The influence of hydrologic conditions of Volgograd water reservoir upon breeding of blood-sucking mosquitoes in the floodlands of the Volga. Medical parasitology and parasitic diseases 36 (1): 17–22. (in Russian)].
- Гакетт Л.В., Барбер М.А. 1935. Заметки о разновидностях *Anopheles maculipennis* в СССР. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4 (3): 188–199. [Hackett L.W., Barber M.A. 1935. Notes on the varieties of *Anopheles maculipennis* in the USSR. Medical parasitology and parasitic diseases 4 (3): 188–199. (in Russian)].

- Гутцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Комары, семейства Culicidae Фауна СССР. Насекомые, Двукрылые. Л., Наука, Т. III, вып. 4, 384 с. [Gutsevich A.V., Monchadsky A.S., Shtakelberg A.A. 1970. Mosquitoes, family Culicidae Fauna of the USSR. Diptera Insects. L., Nauka, V. III, № 4, 384 p. (in Russian)].
- Давидович В.Ф. 1968. Экологические факторы природной очаговости туляремии в Саратовской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 17 с. [Davidovich V.F. 1968. Ecological factors of natural focality of tularemia in the Saratov region. Thesis Diss. ... Cand. Sci. (Biol.). Saratov, 17 p. (in Russian)].
- Захаров К.С., Матросов А.Н., Чекашов В.Н., Поршаков А.М., Шилов М.М., Яковлев С.А., Князева Т.В., Кузнецов А.А., Красовская Т.Ю., Казорина Е.В., Найденова Е.В., Казанцев А.В. 2016. Биоценотическая структура антропоургического и природно-антропоургического очагов лихорадки Западного Нила в Саратовской области. Пест-менеджмент 3: 9–18. [Zakharov K.S., Matrosov A.N., Chekashov V.N., Porshakov A.M., Shilov M.M., Yakovlev S.A., Knyazeva T.V., Kuznetsov A.A., Krasovskaya T.Yu., Kazorina E.V., Naydenova E.V., Kazantsev A.V. 2016. Biocenotic structure of anthropourgic and natural-anthropourgic West-Nile fever foci in the Saratov region. Pest-management 3: 9–18. (in Russian)].
- Захаров К.С. 2019. Формирование природных и антропоургических очагов лихорадки Западного Нила в Саратовской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 23 с [Zakharov K.S. Formation of natural and anthropourgic foci of West Nile fever in the Saratov region. dis. Thesis Diss. ... Cand. Sci. (Biol.). Saratov, 23 p. (in Russian)].
- Звягинцев С.Н., Демина Н.А. 1936. Результаты реакции преципитации с желудками *A. maculipennis* Mgn. по материалам экспедиции в Саратовскую пригородную зону. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 5 (3): 370–378. [Zvyagintsev S.N., Demina N.A. 1936. Results of the precipitation reaction with stomachs of *A. maculipennis* Mgn. based on materials from an expedition to the Saratov suburban area. Medical parasitology and parasitic diseases 5 (3): 370–378. (in Russian)].
- Кистенева О.А., Пашченко Н.В., Черскова А.Ю., Кистенев В.В. 2023. История создания и деятельности первой в России противомаларийной станции (к 100-летию создания). Международный научно-исследовательский журнал 8: 1–4. [Kisteneva O.A., Pashchenko N.V., Cherskova A.Y., Kistenev V.V. 2023. History of creation and activities of the first Russian antimalarial station (to the 100th anniversary of its establishment). International research journal 8: 1–4. (in Russian)]. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.134.56>
- Князева Т.В., Поршаков А.М., Захаров К.С., Матросов А.Н., Толоконникова С.И., Чекашов В.Н., Шилов М.М., Яковлев С.А. 2017. Кровососущие комары (Diptera; Culicidae) Саратовской области. Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология 17 (4): 458–464. [Knyazeva T.V., Porshakov A.M., Zakharov K.S., Matrosov A.N., Tolokonnikova S.I., Chekashov V.N., Shilov M.M., Yakovlev S.A. 2017. Mosquitos (Diptera; Culicidae) of the Saratov Region. Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology 17 (4): 458–464. (in Russian)]. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2017-17-4-458-464>
- Красовская Т.Ю., Щербаклова С.А., Шарова И.Н., Найденова Е.В., Билько Е.А., Чекашов В.Н., Матросов А.Н., Яковлев С.А., Поршаков А.М., Шилов М.М., Рябова А.В., Князева Т.В., Мокроусова Т.В., Федорова З.П., Кресова У.А., Талаева Е.А., Миронова Н.И., Кутырев В.В. 2011. Изучение циркуляции вируса Западного Нила на территории Саратовской области в 2010 г. Проблемы особо опасных инфекций 3: 13–17. [Krasovskaya T.Yu., Shcherbakova S.A., Sharova I.N., Naydenova E.V., Bilko E.A., Chekashov V.N., Matrosov A.N., Yakovlev S.A., Porshakov A.M., Shilov M.M., Ryabova A.V., Knyazeva T.V., Mokrousova T.V., Fedorova Z.P., Kresova U.A., Talaeva E.A., Mironova N.I., Kutuyrev V.V. Studies of West Nile Virus Circulation in the Territory of the Saratov Region in 2010. Problems of Particularly Dangerous Infections 3: 13–17. (in Russian)]. [https://doi.org/10.21055/0370-1069-2011-3\(109\)-13-17](https://doi.org/10.21055/0370-1069-2011-3(109)-13-17)
- Кушев Н.Е. 1924а. Зимовки комаров в Саратове. Саратовский Вестник Здравкохранения 4-5: 52–53. [Kushev N.E. 1924a. Wintering of mosquitoes in Saratov. Saratov Health Bulletin 4-5: 52–53. (in Russian)].
- Кушев Н.Е. 1924б. Значение заливных лугов р. Волги в деле распространения малярии. Труды 1-го поволжского малярийного съезда, Саратов, СССР, 5-8 октября 1924, 66–68. [Kushev N.E. 1924b. The importance of water meadows of the river. Volga in the spread of malaria. Proceedings of the first Volga Malaria Congress, Saratov, USSR, 5-8 October 1924, 66–68. (in Russian)].

- Лепнева С.Г. 1921. *Anopheles maculipennis* Meigen в окрестностях Саратова. Труды Саратовского общества естествоиспытателей и любителей естествознания 8: 250–253. [Lepnewa S.G. 1921. *Anopheles maculipennis* Meig. in der umgebung von Saratow. Travaux de la Société des naturalists à Saratow 8: 250–253. (in Russian)].
- Львов Д.К., Писарев В.Б., Петров В.А., Григорьев Н.В. 2004. Лихорадка Западного Нила. Волгоград, Издатель, 104 с. [Lvov D.K., Pisarev V.B., Petrov V.A., Grigoriev N.V. 2004. West Nile fever. Volgograd, Izdatel, 104 p. (in Russian)].
- Мартини Э. 1925. Наблюдение над комарами в Саратовской и Астраханской губерниях. Труды II-го Поволжского малярийного съезда, Астрахань, СССР, 11–15 октября 1925, 82–85. [Martini E. 1925. Observation of mosquitoes in the Saratov and Astrakhan provinces. Proceedings of the second Volga Malaria Congress, Astrakhan, USSR, 11–15 October 1925, 82–85. (in Russian)].
- Мартини Э. 1926а. О комарах окрестностей гор. Саратова. Труды Саратовского общества естествоиспытателей и любителей естествознания 10 (3): 187–228. [Martini E. 1926a. Über die Stechmücken der Umgebung von Saratow. Travaux de la Société des naturalists à Saratow 10 (3): 187–228. (in German)].
- Мартини Э. 1926б. Комары среднего Поволжья. Известия Академии Наук СССР. VI серия 20 (9): 607–618. [Martini E. 1926b. Culiciden des mittleren Wolgagebiets. Bulletin de l'Academie des sciences de l'URSS 20 (9): 607–618. (in German)].
- Матросов А.Н., Чекашов В.Н., Поршаков А.М., Яковлев С.А., Шилов М.М., Кузнецов А.А., Захаров К.С., Князева Т.В., Мокроусова Т.В., Толоконникова С.И., Удовиков А.И., Красовская Т.Ю., Шарова И.Н., Кресова У.А., Кедрова О.В., Попов Н.В., Щербакова С.А., Кутырев В.В. 2013. Условия циркуляции вируса и предпосылки формирования природных очагов лихорадки Западного Нила в Саратовской области Проблемы особо опасных инфекций 3: 17–22. [Matrosov A.N., Chekashov V.N., Porshakov A.M., Yakovlev S.A., Shilov M.M., Kuznetsov A.A., Zakharov K.S., Knyazeva T.V., Mokrousova T.V., Tolokonnikova S.I., Udovikov A.I., Krasovskaya T.Yu., Sharova I.N., Kresova U.A., Kedrova O.V., Popov N.V., Shcherbakova S.A., Kutuyev V.V. 2013. Conditions for virus circulation and premises for natural West Nile fever foci formation in the territory of the Saratov region. Problems of Particularly Dangerous Infections 3: 17–22. (in Russian)]. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2013-3-17-22>
- Оленев Н.О. 1938. Кровососущие комары. Издание областной малярийной станции. Саратов, 1–6. [Olenev N.O. 1938. Blood-sucking mosquitoes. Publication of the regional malaria station. Saratov, 1–6. (in Russian)].
- Оленев Н.О. 1940. Комары Нижнего Поволжья и борьба с ними. Саратов, Саратовское областное государственное издательство, 88 с. [Olenev N.O. 1940. Mosquitoes of the Lower Volga region and the fight against them. Saratov, Saratov Regional State Publishing House, 88 p. (in Russian)].
- Онищенко Г.Г., Липницкий А.В., Алексеев В.Б., Антонов В.А., Крючкова Т.П., Крутоголова Т.А. 2011. Эпидемиологическая ситуация по лихорадке Западного Нила в России в 2010 г. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии 3: 115–120. [Onischenko G.G., Lipnitsky A.V., Alekseev V.V., Antonov V.A., Kryuchkova T.P., Krutogolovova T.A. 2011. Epidemiologic situation of West Nile fever in Russia in 2010. Journal of microbiology, epidemiology and immunobiology 3: 115–120. (in Russian)].
- Покровский С.Н., Поликарпова Л.И. 1937. Завоз малярийных комаров на пароходах местного плавания в Сталинград и Астрахань. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 6 (2): 224–230. [Pokrovski S.N., Polikarpova L.I. 1937. The transportation of malarial mosquitoes into Stalingrad and Astrakhan on local river steamers. Medical parasitology and parasitic diseases 6 (2): 224–230. (in Russian)].
- Покровская М., Доброва М., Зинковский Д. 1927. Работа подвижной малярийной станции Р.-У.жд. Русский журнал тропической медицины 2: 94–104. [Pokrovskaya M., Dobrova M., Zinkovsky D. 1927. Operation of the mobile malaria station of the R.-U.zh.d. The Russian journal of tropical 2: 94–104. (in Russian)].
- Поршаков А.М., Яковлев С.А., Захаров К.С., Матросов А.Н., Князева Т.В., Кузнецов А.А., Чекашов В.Н., Шилов М.М., Толоконникова С.И., Казорина Е.В., Красовская Т.Ю., Найденова Е.В., Шарова И.Н., Щербакова С.А., Попов Н.В. 2014. Роль комаров комплекса *Culex pipiens* в сохранении вируса лихорадки Западного Нила в урбанизированных биоценозах Саратова. Проблемы особо опасных инфекций 2: 66–68. [Porshakov A.M., Yakovlev S.A., Zakharov K.S., Matrosov A.N., Knyazeva T.V., Kuznetsov A.A., Chekashov V.N., Shilov M.M., Tolokonnikova S.I., Kazorina E.V., Krasovskaya T.Yu., Naidenova E.A., Shcherbakova S.A., Popov N.V. 2014. Role of mosquitoes of the complex *Culex pipiens* in the preservation of the virus of West Nile fever in urbanized biocenoses of Saratov. Problems of Particularly Dangerous Infections 2: 66–68. (in Russian)].

- E.V., Sharova I.N., Shcherbakova S.A., Popov N.V. 2014. Role of mosquitoes, *Culex pipiens* complex, in West Nile fever virus persistence in urbanized biocoenoses of Saratov. Problems of Particularly Dangerous Infections 2: 66–68. (in Russian)]. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2014-2-66-68>
- Потулова Е.В. 1956а. Новые данные по фауне кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Саратовской области. Энтомологическое обозрение 35 (1): 130–131. [Potulova E.V. 1956a. New data on blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) of Saratov district. Revue d'entomologie de l'URSS 35 (1): 130–131. (in Russian)].
- Потулова Е.В. 1956б. К изучению фауны комаров в Марксовском районе Саратовской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 25 (3): 269. [Potulova E.V. 1956b. To the study of the mosquito fauna in the Markovsky district of the Saratov region. Medical parasitology and parasitic diseases 25 (3): 269. (in Russian)].
- Путинцева Е.В., Удовиченко С.К., Бородай Н.В., Никитин Д.Н., Батурин А.А., Молчанова Е.В., Шпак И.М., Фомина В.К., Несговорова А.В., Антонов А.С., Прилепская Д.Р., Викторов Д.В., Топорков А.В. 2021. Особенности эпидемиологической ситуации по лихорадке Западного Нила в Российской Федерации в 2020 г. и прогноз ее развития в 2021 г. Проблемы особо опасных инфекций 1: 63–72. [Putintseva E.V., Udovichenko S.K., Boroday N.V., Nikitin D.N., Baturin A.A., Molchanova E.V., Shpak I.M., Fomina V.K., Nesgovorova A.V., Antonov A.S., Prilepskaya D.R., Viktorov D.V., Toporkov A.V. 2021. Peculiarities of Epidemiological Situation on the West Nile Fever in the Russian Federation in 2020 and Forecast for Its Development in 2021. Problems of Particularly Dangerous Infections 1: 63–72. (in Russian)]. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2021-1-63-72>
- Сиротинина Н.Н. 1924. Обследование водоемов и условия борьбы с комарами в Заволжских степях. Труды 1-го поволжского малярийного съезда, Саратов, СССР, 5-8 октября 1924, 65–66. [Sirotinina N.N. 1924. Inspection of reservoirs and conditions for mosquito control in the Trans-Volga steppes. Proceedings of the first Volga Malaria Congress, Saratov, USSR, 5-8 October 1924, 65–66. (in Russian)].
- Соловьева Т.А. 2015. Борьба с эпидемическими и инфекционными заболеваниями в Саратове в 1920-1930-е гг. Современные проблемы гуманитарных и естественных наук. Материалы XXII международной научно-практической конференции, Москва, Россия, 2-3 апреля 2015, 80–84. [Solovyova T.A. 2015. The fight against epidemic and infectious diseases in Saratov in the 1920-1930s. Modern problems of the humanities and natural sciences. Materials of the XXII International Scientific and Practical Conference, Moscow, Russia, 2-3 April 2015, 80–84. (in Russian)].
- Турцева М.А., Сантылова О.А., Котоманова В.Г., Сапирова О.Л. 2010. Фенологические наблюдения за малярийными комарами *Anopheles* по Саратову (2006–2009 гг.). Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье 8: 58–62. [Turtseva M.A., Santilova O.A., Kotomanova V.G., Sapirova O.L. 2010. Phenological observations of malarial mosquitoes *Anopheles* in Saratov (2006-2009). Entomological and parasitological investigations in Volga region 8: 58–62. (in Russian)].
- Халин А.В. 2008. Проблемы синонимии кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) фауны России (Литературный обзор). Паразитология 42 (6): 452–466. [Khalin A.V. 2008. Problems of synonymy of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from Russia (literature review). Parazitologiya 42 (6): 452–466. (in Russian)].
- Халин А.В., Горностаева Р.М. 2008. К таксономическому составу кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) мировой фауны и фауны России (критический обзор). Паразитология 42 (5): 360–381. [Khalin A.V., Gornostaeva R.M. 2008. On the taxonomic composition of mosquitoes (Diptera: Culicidae) of the world and Russian fauna (critical review). Parazitologiya 42 (5): 360–381. (in Russian)].
- Шингарева А.И. 1912. Отчет о деятельности экспедиции по борьбе с малярией в Новоузенском уезде летом 1910 и 1911 гг. Труды второго совещания по вопросам Бактериологии и Эпидемиологии, Москва, СССР, 28 марта-1 апреля 1912, 121–130. [Shingareva A.I. 1912. Report on the activities of the expedition to combat malaria in Novouzensky district in the summer of 1910 and 1911. Proceedings of the second meeting on issues of Bacteriology and Epidemiology, Moscow, USSR, 28 March-1 April 1912, 121–130. (in Russian)].
- Шляпина К.В. 1930. Некоторые результаты по обследованию водоемов г. Саратова и его окрестностей на содержание в них потомства *Anopheles maculipennis*. Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии 9 (3): 383–390. [Chlapina K.V. 1930. Résultats de recherché de la descendance d'*Anopheles maculipennis* dans les réservoirs de Saratov et de ses banlieux. Revue de microbiologie, d'épidémiologie et de parasitologie 9 (3): 383–390. (in Russian)].

- Шуваликов В.Б. 1983. Инверсионный полиморфизм в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Окско-Донской равнины. Вестник зоологии 3: 83–85. [Shuvalikov V.B. 1983. Inversion polymorphism in populations of the malaria mosquito *Anopheles messeae* of the Oka-Don Plain. Bulletin of Zoology 3: 83–85. (in Russian)].
- Щербакова С.А. 1996. Распространение и экология вирусов Батаи, Тягиня и Инко (семейство Bunyaviridae) в Нижнем Поволжье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 26 с. [Shcherbakova S.A. 1996. Distribution and ecology of the Batai, Tahina and Inko viruses (family Bunyaviridae) in the Lower Volga region. dis. Thesis Diss. ... Cand. Sci. (Biol.). Saratov, 26 p. (in Russian)].
- Щербакова С.А., Билько Е.А., Клюева Е.В., Данилов А.Н., Плотнокова Е.А., Тарасов М.А., Чекашов В.Н., Удовиков А.И., Князева Т.В., Шилов М.М., Самойлова Л.В., Храмов В.Н., Казакова Л.В. 2005. Экология и распространение арбовирусов на территории Саратовской области. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии 5: 27–30. [Shcherbakova S.A., Bilko E.A., Klyueva E.V., Danilov A.N., Plotnikova E.A., Tarasov M.A., Chekashov V.N., Udovikoy A.I., Knyazeva T.V., Shilov M.M., Samoilova L.V., Khramov V.N., Kazakova L.V., Kuklev E.V., Kulichenko A.N. 2005. The ecology and prevalence of arboviruses on the territory of the Saratov region. Journal of microbiology, epidemiology and immunobiology 5: 27–30. (in Russian)].
- Щербакова С.А., Билько Е.А., Найденова Е.В., Кутырев И.В., Красовская Т.Ю., Слудский А.А., Князева Т.В., Матросов А.Н., Чекашов В.Н., Шарова И.Н., Самойлова Л.В. 2009. Выявление антигенов арбовирусов в комарах и клещах, обитающих на территории Саратовской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 38–41. [Shcherbakova S.A., Bilko E.A., Naydenova E.V., Krasovskaya T.Yu., Sludsky A.A., Knyazeva T.V., Matrosov A.N., Chekashov N.V., Sharova I.N., Samoylova L.V., Kuttyrev V.V. 2009. Arbovirus antigen detection in mosquitoes and Ixodic ticks habitant in the territory of the Saratov region. Medical parasitology and parasitic diseases 2: 38–41. (in Russian)].
- Яковлев С.А., Захаров К.С., Поршаков А.М., Матросов А.Н., Шилов М.М., Чекашов В.Н., Попов Н.В. 2014. Эпизоотологический мониторинг и неспецифическая профилактика заболеваний лихорадкой Западного Нила в Саратовской области. Пест-менеджмент 1: 23–30. [Yakovlev S.A., Zaharov K.S., Porshakov A.M., Matrosov A.N., Shilov M.M., Chekashov V.N., Popov N.V. 2014. Epizootologic monitoring and nonspecific prophylaxis of West-Nile encephalitis in the Saratov region. Pest-management 1: 23–30. (in Russian)].
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M.B., Dahl Ch., Kaiser A. 2020. Mosquitoes. Identification, Ecology and Control (3rd ed.). Springer, 570 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-11623-1>
- Epelboin Y., Talaga S., Epelboin L., Dusfour I. 2017. Zika virus: An updated review of competent or naturally infected mosquitoes. PLoS neglected tropical diseases 11 (11): 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0005933>
- Gubler D.J., Ooi E.E., Vasudevan S., Farrar J. 2014. Dengue and dengue hemorrhagic fever (2nd ed.). Oxfordshire, CABI books, 624 p.
- Harbach R.E., Howard T.M. 2007. Index of currently recognized mosquito species (Diptera: Culicidae). European Mosquito Bulletin 23: 1–66.
- Imwong M., Nakeesathit S., Day N.P., White N.J. 2011. A review of mixed malaria species infections in anopheline mosquitoes. Malaria Journal 10 (253): 1–12. <https://doi.org/10.1186/1475-2875-10-253>
- Martinet J.P., Ferté H., Failloux A.B., Schaffner F., Depaquit, J. 2019. Mosquitoes of north-western Europe as potential vectors of arboviruses: a review. Viruses 11 (11): 1–18. <https://doi.org/10.3390/v11111059>
- Martini E. 1928. Beitrage zur medizinischen Entomologie und zur malaria-epidemiologie des unteren Wolgagebiets. Hamburg, Friederichsen, de Gruyter & Co. m.b.H., 134 p.
- Medlock J.M., Hansford K.M., Versteirt V., Cull B., Kampen H., Fontenille D., Hendrickx G., Zeller H., Van Bortel W., Schaffner F. 2015. An entomological review of invasive mosquitoes in Europe. Bulletin of entomological research 105 (6): 637–663. <https://doi.org/10.1017/S0007485315000103>
- Reinert J.F., Harbach R.E., Kitching I.J. 2008. Phylogeny and classification of Ochlerotatus and allied taxa (Diptera: Culicidae: Aedini) based on morphological data from all life stages. Zoological Journal of the Linnean Society 153: 29–114. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00382.x>
- Wilkerson R.C., Linton Yv.-M., Strickman D. 2021. Mosquitoes of the World. V. 1. Baltimore, John Hopkins University Press, 599 p.

HISTORY OF THE STUDY OF BLOOD-SUCKING MOSQUITOES (DIPTERA, CULICIDAE) IN SARATOV PROVINCE (LITERARY REVIEW)

E. N. Kondratev, M. G. Korneev, A. M. Porshakov

Keywords: mosquitoes, Culicidae, fauna, Saratov Province, Lower Volga region

SUMMARY

Mosquitoes (Culicidae) are the most significant arthropods of medical importance because of the burden of diseases, such as malaria, yellow fever, and West Nile fever, that they transmit to humans. In 2017, the most recently published checklist of mosquitoes from Saratov Province included 34 species representing six genera. This article provides a review of historical and recent studies on the fauna of blood-sucking mosquitoes in Saratov Province. Based on the analysis of literature data, the checklist of mosquitoes has been updated. The updated checklist includes 37 species of five genera.

УДК 576.8/616-093

ПРИМЕНЕНИЕ ТИГЛЯ ГУЧА ПРИ ИЗГОТОВЛЕНИИ ТОТАЛЬНЫХ ПРЕПАРАТОВ ИЗ ТРЕМАТОД

© 2024 г. Б. В. Ромашов ^{a, b, *}, Н. Б. Ромашова ^{a, **},
С. Н. Семенов ^b, А. В. Бахтина ^b

^a Воронежский государственный заповедник,
Воронеж, 394080 Россия

^b Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I,
ул. Мичурина 1, Воронеж, 394087 Россия

* e-mail: bvrom@rambler.ru

** e-mail: borisromashov36@gmail.com

Поступила в редакцию 19.04.2024

После доработки 22.06.2024

Принята к публикации 25.06.2024

Для изготовления тотальных препаратов из трематод применили тигель Гуча. Тигель позволяет готовить одновременно сравнительно большое число препаратов трематод, а также многократно использовать реактивы.

Ключевые слова: тигель Гуча, трематоды, изготовление тотальных препаратов

DOI: 10.31857/S0031184724060073, **EDN:** VJRFFK

Во многих уже довольно известных и опубликованных в последние годы методических и справочных изданиях приведены методики и их модификации по изготовлению тотальных препаратов плоских червей (Судариков, Шигин, 1965; Хотеновский, 1966; Ивашкин и др., 1971; Куклин, 2013). В частности, Хотеновский (1966), обращая внимание на значительные затраты времени при изготовлении тотальных препаратов, предложил модифицировать уже известную методику, что позволило ускорить этот процесс. В настоящее время способ приготовления предусматривает: 1) подготовку трематод, обусловленную их состоянием – нативный или фиксированный материал; 2) окраску с возможной дифференцировкой; 3) обезвоживание; 4) просветление; 5) заключение в балъзам.

Наши предложения связаны с оптимизацией технологии подготовки, проводки и приготовления тотальных препаратов. С этой целью мы применили в качестве своеобразного «контейнера» для проводки трематод тигель Гуча – фарфоровый стаканчик с отверстиями на дне (рис. 1). В тигель помещали трематод и вели их, не извлекая, до этапа заключения в балъзам. Тигель, за счет отверстий на дне, хорошо пропускает жидкости в процессе проводки, а также является устойчивым и нейтральным в отношении используемых реактивов. Согласно ГОСТу тигли имеют номера, которые характеризуют следующие параметры фарфорового стаканчика: высоту, верхний

и нижний диаметр, количество отверстий на дне и их диаметр (табл.) (<https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/>). Тигли с минимальным диаметром отверстий 0.85–1.00 мм (соответствуют №№ 1, 2 и 3) являются оптимальными для изготовления препаратов (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1. Размеры фарфоровых тиглей Гуча (ГОСТ 9147-80)
(<https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/>)

Table 1. Dimensions of Gooch crucibles (GOST 9147-80)
(<https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/>)

Размерные параметры тигля Гуча (фарфорового стаканчика), мм	Номера (типы) тиглей		
	№ 1	№ 2	№ 3
H (высота)	32±2	43±2	55±3
D (наружный)	25±1	35±2	45±2
d (донышка)	14±1	18±1	22±1
d ₁ (отверстия в донышке)	0.85±0.20	1.00±0.20	1.00±0.20
Число отверстий	26	37	49



Рисунок 1. Тигель Гуча, общий вид (<https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/>)
Figure 1. Gooch crucible (<https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/>)

В процессе «проводки» применяли вспомогательные сосуды – стеклянные бюксы. В бюксы заливали реактивы, далее в них помещали тигель Гуча с трематодами. Диаметр бюкса должен быть больше, чем диаметр тигля, использовали бюксы диаметром от 40 мм и более (объем 30–40 мл). Тигель Гуча с трематодами помещали в бюкс с реактивом, после прохождения соответствующего этапа тигель перемещали в следующий бюкс (рис. 2). Проводку и изготовление препаратов из плоских червей производили по уже известным методикам (Судариков, Шигин, 1965; Хотеновский, 1966; Ивашкин и др., 1971).



Рисунок 2. Проводка материала, тигель Гуча с трематодами помещен в бюкс с реактивом (ориг).

Figure 2. Material wiring, Gooch crucible with trematodes placed in byuks with reagent (orig.)

Практическим преимуществом применения тигля являются, прежде всего, возможность изготовления одновременно большого числа (серии) тотальных препаратов трематод. Например, таким способом мы изготовили серии препаратов из марит трематод от различных видов и групп хозяев (*Dicrocoelium dendriticum*, *Parafasciolopsis fasciolaemorphia*, *Opisthorchis felineus*, *Pseudamphistomum truncatum*, *Metorchis bilis*, *M. xanthosomus*, *Alaria alata* и др.). Еще одним плюсом применения тигля является возможность многократного использования реактивов.

Следует обратить внимание на некоторые ограничения в применении тигля Гуча. Рискованно использовать тигель для трематод размером менее 1.0 мм и для личинок (метацеркарий) трематод, т.к. подобные мелкие объекты могут при проводке «выходить» за пределы тигля.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Минприроды России, государственное задание № 051-00013-23-02.

СОБЛЮЖДЕНИЕ 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

- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Л., Назарова Н.С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М., Наука, 123 с. [Ivashkin V.M., Kontrimavichus V.L., Nazarova N.S. 1971. Methods for collecting and studying helminths of terrestrial mammals. M., Nauka, 123 p. (in Russian)].
- Куклин В.В. 2013. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей. Российский паразитологический журнал 4: 66–67. [Kuklin V.V. 2013. Modified technique for making total preparations of parasitic Platyhelminthes. Russian Journal of Parasitology 4: 66–67. (in Russian)].
- Судариков В.Е., Шигин А.А. 1965. К методике работы с метацеркариями отр. Stregiida // Труды Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. 15: 158–166. [Sудариков В.Е., Шигин А.А. 1965. On the method of working with metacercariae ord. Stregiida // Proceedings of the Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences. T. 15: 158–166. (in Russian)].
- Хотеновский И.А. 1966. О применении методики, предложенной Чаббом (1962), для изготовления тотальных препаратов из трематод. Зоологический журнал 45(11): 1720–1721. [Khotenovsky I.A. 1966. On Chubb's (1962) technique used for making total preparations of trematodes. Zoologicheskii Zhurnal. 45 (11): 1720–1721. (in Russian)].
- Тигель Гуча (электронный ресурс). Режим доступа: <https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/> [Gucha's crucible (electronic resource). Access mode: <https://reaktivtorg.ru/tigel-gucha/> (in Russian)].

GOOCH CRUCIBLE USED FOR MAKING TOTAL PREPARATIONS OF TREMATODES

B. V. Romashov, N. B. Romashova, S. N. Semenov, A. V. Bakhtina

Keywords: Gooch crucible, trematodes, making of total preparations

SUMMARY

The Gooch crucible was used to make total preparations from trematodes. The crucible allows you to simultaneously prepare a relatively large number of preparations from trematodes, as well as reuse reagents.

**ПРОФЕССОР КИРИЛЛ ВЛАДИМИРОВИЧ ГАЛАКТИОНОВ.
К 70-ЛЕТИЮ ИССЛЕДОВАТЕЛЯ-ПАРАЗИТОЛОГА**



Редакционная коллегия журнала «Паразитология» *
Межрегиональная общественная организация Паразитологическое общество
(Паразитологическое общество при РАН) **

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

* e-mail: parazitologiya@zin.ru

** e-mail: parsoc@zin.ru; nema@zin.ru

DOI: 10.31857/S0031184724060085, **EDN:** VJMDNY

Двадцатого декабря 2024 г. исполняется 70 лет выдающемуся паразитологу России, Кириллу Владимировичу Галактионову. На протяжении всей жизни Кирилла Владимировича характеризуют любовь к Арктике и ее природе. Его исследовательский интерес обращен к познанию удивительного мира паразитов и их хозяев, связывающих невидимыми нитями все разнообразие организмов экосистемы. Особое место в них занимает расшифровка сложных жизненных циклов гельминтов со сменой многих видов хозяев.

Становление Кирилла Владимировича как ученого началось в 1967 году, когда он в 12 лет, как ученик 6-го класса, пришел в кружок при кафедре зоологии беспозвоночных (ЗБП) Ленинградского государственного университета (ЛГУ, ныне СПбГУ). Этим кружком, созданным для талантливых школьников, руководил Андрей Добровольский – тогда аспирант профессора Татьяны Александровны Гинецинской (1917–2009). Обаяние личности прекрасного педагога, известного ученого-паразитолога, Андрея

Александровича Добровольского (1939–2019) имело большое значение в жизни многих будущих ученых-паразитологов. Юный Кирилл Галактионов сразу вошел во вкус исследований и освоил разнообразные и сложные методики. Он быстрее, лучше и основательнее других кружковцев изготавливал препараты, составлял атласы рисунков и фаунистические тексты на основе имеющихся материалов.

Став студентом ЛГУ (1971–1976), Кирилл Владимирович слушал прекрасные лекции заведующего кафедрой член-корреспондента АН СССР Юрия Ивановича Полянского (1904–1993), которые запомнились многим поколениям ленинградских биологов. Ежедневная самостоятельная работа на кафедре студента Кирилл Галактионова чередовалась с экспедициями на Дальний Восток. Эти поездки организовывались в летний период совместно с будущим академиком РАН – Олегом Николаевичем Пугачевым. Материал по эндемичным трематодам – паразитам моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) — был впервые собран Кириллом Галактионовым совместно с А.А. Добровольским и А.В. Оленевым в Грузии. Интереснейшие данные по жизненным циклам и биологии двух видов трематод сем. Syathocotylidae легли в основу дипломной работы Кирилла Владимировича, которая была блестяще защищена в 1976 году. В это же время у К.В. Галактионова сформировался интерес к практически не изученному ранее партеногенетическому поколению трематод и его эволюционной значимости для модификаций в циклах паразитов.

В 1976–1981 гг. Кирилл Владимирович проходил обучение в аспирантуре под руководством А.А. Добровольского и Ю.И. Полянского в Кольском филиале АН СССР. В этот период он был прикомандирован от Мурманского морского биологического института в Дальних Зеленцах к кафедре ЗБП Ленинградского государственного университета. Завершив учебу в аспирантуре, Кирилл Владимирович успешно защитил диссертацию «Партеногенетические поколения трематод семейства Microphallidae Travassos, 1920 (развитие, размножение, экология)» (1981 г.). К трематодам микрофаллидам с их запутанными циклами, изворотливой эволюцией с упрощениями и реверсиями циклов, а также сложной видовой диагностикой К.В. Галактионов сохранил привязанность на всю жизнь.

После успешной защиты кандидатской диссертации Кирилл Владимирович принял неожиданное для всех решение: из комфортного Ленинграда отправился в суровую Арктику, где прошел путь от младшего научного сотрудника до заведующего лабораторией паразитологии и заместителя директора по науке Мурманского морского биологического института РАН с биостанциями в пос. Дальние Зеленцы и на архипелаге Шпицберген (1981–1996). Там он провел масштабные исследования в новых для себя регионах: Баренцево, Белое и Охотское моря, Вайгач, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Исландия, Северная Норвегия; там, не прерывая связей с кафедрой зоологии беспозвоночных ЛГУ, в 1993 г. Кирилл Владимирович подготовил и защитил докторскую диссертацию: «Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae)». Результаты исследований также были оформлены как книги: Галактионов (1993); Галактионов, Добровольский (1987, 1998); Краснов и др. (1995); Berger et al. (2001).

Начав с морфологии, морфогенеза и эволюции по сути криптического компонента арктических экосистем – партеногенетического поколения трематод и его роли

как резервуара гельминтозов в жизненном цикле трематод, Кирилл Владимирович с 2000-х годов пришел к концепции функциональной взаимосвязанности экосистем на обширных территориях Арктики через сложные (поликсенные) циклы паразитов. Он выдвинул положение о ключевом значении паразитарной трансмиссии не только для исторической филогеографии Trematoda, но и для понимания эволюции жизненных циклов паразитов при естественной и антропогенно-обусловленной трансформации экосистем в условиях глобальных климатических изменений. Эта концепция получила мировое признание уже в XXI веке. Им был вычленен базовый комплекс адаптаций трематод и пути его реализации в морских, сухопутных и пресноводных экосистемах, дан прогноз динамики биоразнообразия паразитов в прибрежье арктических морей в условиях климатических изменений и растущего антропогенного пресса.

Это привело к расширению направлений исследований к тому времени большого, возглавляемого им научного коллектива – группы паразитологов в составе Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (ББС ЗИН РАН, с 1996 г.), а с 2013 г. – также лаборатории по изучению паразитических червей и протистов ЗИН РАН. Сотрудники и ученики Кирилла Владимировича стали не только оценивать долговременные изменения в паттернах зараженности промежуточных и окончательных хозяев трематод-паразитов птиц побережья Арктики, но и моделировать воздействия сезонных факторов климата на процесс паразитарной трансмиссии экспериментально, на базе ББС в Белом и Баренцевом морях. В этом новом теоретическом ключе продолжают масштабные исследования на всем побережье российской Арктики, включая Сахалин и Курильские острова, и опубликовано более сотни работ в отечественных и международных рейтинговых журналах, а также книга (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003, 2013), выдержавшая два издания.

Всего Кириллом Владимировичем опубликованы 225 научных статей и пять книг, а также пять глав в концептуальных международных коллективных монографиях. Им воспитаны девять кандидатов и один доктор биологических наук, он руководил семью инициативными проектами РФФИ и тремя грантами РНФ для научных групп, а также (с российской стороны) международными грантами Королевского общества Великобритании, Исландского университета, Северного Совета, Норвежского департамента охраны природы. В 2005 г. вместе с А.А. Добровольским Кирилл Владимирович удостоен Премии Президиума Российской академии наук имени академика Е.Н. Павловского – за две монографии на тему: «Биология и эволюция трематод» (Галактионов, Добровольский, 1987, 1998).

Кирилл Владимирович – действующий президент Паразитологического общества при РАН, он также входил в состав советов международных обществ: Всемирной Федерации паразитологов, Европейской Федерации паразитологов, Скандинавско-Балтийского общества паразитологов. Он был членом оргкомитетов двух Европейских мультиколлоквиумов по паразитологии (EMOP X – Paris, 2008; EMOP XI – Cluj-Napoca, Romania, 2012) и Европейского симпозиума по морской биологии (49 EMBS, 2014), организовал и провел совместный симпозиум Российского и Скандинавского паразитологических обществ “Ecological parasitology on the turn of Millennium” (СПб., 2000), секцию “Parasites in coastal ecosystem” в рамках Международного конгресса по паразитологии (ICOPA XI, Glasgow, 2006). Способствовал организации и прове-

дению регулярных конференций по теоретической и морской паразитологии (2007, 2012, 2016, 2019) и съездов Паразитологического общества при РАН (2008, 2013, 2018, 2023). Выступал с приглашенными докладами о роли паразитов в экосистемах Арктики на крупных международных конференциях, в том числе на Международном конгрессе по паразитологии ICOPA XI (2006), на Конгрессе по Арктическому биоразнообразию (Arctic Biodiversity Congress, Trondheim, 2014), на Европейском симпозиуме по морской биологии (49 EMBS, 2014), Европейском мультиколлоквиуме по паразитологии (ЕМОП XII – Turku, 2016).

Профессор Галактионов – заместитель главного редактора академического журнала «Паразитология», он входит в состав редколлегии журналов «Труды Зоологического института РАН», «Protistology», «Труды ВНИРО», с 2003 г. читает курсы лекций для студентов-зоологов как профессор Санкт-Петербургского университета («Паразиты системы паразит–хозяин», «Популяционная и эволюционная биология паразитов»), разработал и реализует магистерскую программу по паразитологии, в ходе которой под его руководством защищены 10 бакалаврских и магистерских диссертаций. Он автор четырех учебников для общеобразовательных учреждений и вузов, многие годы в Санкт-Петербургской Академии постдипломного образования читал лекции для учителей по современным проблемам биологии. Кирилл Владимирович – член двух диссертационных советов по специальности «Паразитология» в ЗИН РАН (зам. Председателя диссертационного совета) и в ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН.

Пожелаем Кириллу Владимировичу дальнейшей успешной и плодотворной работы и новых талантливых учеников, для прогресса теории и практики паразитологии.

Список основных публикаций

- Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1987. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука, 192 с.
- Галактионов К.В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: изд. Кольского научного центра РАН, 190 с.
- Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н. 1995. Морские колониальные птицы Мурмана. СПб.: Наука, 224 с.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 404 с.
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. 2001. White Sea, ecology and environment. St. Petersburg – Tromsø, 157 pp.
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 2003. The Biology and Evolution of Trematodes: an Essay on the Biology, Morphology, Life Cycles, Transmission, and Evolution of Digenetic Trematodes. Boston, Dordrecht, London: Kluwer Academic Publishers. 592 pp. ISBN: 1402016344
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 2013. The Biology and Evolution of Trematodes: an Essay on the Biology, Morphology, Life Cycles, Transmission, and Evolution of Digenetic Trematodes. Springer Science + Business Media B. V. 592 pp. ISBN: 9048164303

PROFESSOR KIRILL VLADIMIROVICH GALAKTIONOV.
TO THE 70TH ANNIVERSARY OF THE RESEARCHER-PARASITOLOGIST

*Editorial Board of «Parazitologia»,
Society of Parasitologists belongs to the Russian Academy of Sciences*