

ISSN 0031-1847

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 59

2025

ВЫПУСК 1



НАУКА  
— 1727 —

# СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 59, № 1, 2025

---

Trans-Arctic distribution of marine fish digenean <i>Progonus muelleri</i> (Derogenidae) tested by molecular data	3
<i>Krupenko D., Kremnev G., Gonchar A., Skobkina O., Regel K.</i>	
Haptorad hard part variability in <i>Gyrodactylus teuchis</i> Lautraite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999 (Monopisthocotyla: Gyrodactylidae) parasitizing cage-reared rainbow trout in Karelia	27
<i>Parshukov A. N., Gorbach V. V., Ieshko E. P.</i>	
Паразитофауна <i>Succinea putris</i> (Mollusca: Pulmonata) на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области	34
<i>Токмакова А. С., Прохорова Е. Е., Усманова Р. Р., Корниенко А. А., Виноградова А. А., Пчеленок Е. А., Атаев Г. Л.</i>	
Методы сбора и оценки численности имаго кровососущих комаров (Diptera: Culicidae)	49
<i>Мирзаева А. Г., Панюкова Е. В.</i>	
Особенности распространения и паразитирования <i>Dermacentor silvarum</i> Olenov, 1931 на западной периферии ареала	72
<i>Старииков В. П., Сарапульцева Е. С., Володина О. Ю., Тарикулиева С. Э.</i>	
Авторский указатель статей за 2024 г. (Том 58)	84

# CONTENTS

---

Том 59, № 1, 2025

---

Trans-Arctic distribution of marine fish digenean <i>Progonus muelleri</i> (Derogenidae) tested by molecular data	3
<i>Krupenko D., Kremnev G., Gonchar A., Skobkina O., Regel K.</i>	
Haptor al hard part variability in <i>Gyrodactylus teuchis</i> Lautreite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999 (Monopisthocotyla: Gyrodactylidae) parasitizing cage-reared rainbow trout in Karelia	27
<i>Parshukov A. N., Gorbach V. V., Ieshko E. P.</i>	
Parasitofauna of <i>Succinea putris</i> (Mollusca: Pulmonata) in the territory of St. Petersburg and Leningrad region	34
<i>Tokmakova A. S., Prokhorova E. E., Usmanova R. R., Kornienko A. A., Vinogradova A. A., Pchelenok E. A., Ataev G. L.</i>	
Methods for collection and estimation of populations imago of mosquitoes (Diptera: Culicidae)	49
<i>Mirzaeva A. G., Panyukova E. V.</i>	
Features of distribution and parasitism of <i>Dermacentor silvarum</i> Olenov, 1931 on the western periphery of the range	72
<i>Starikov V. P., Sarapultseva E. S., Volodina O. Yu., Tarikulieva S. E.</i>	
Author Index Volume 58 (2024)	84

УДК 595.122.2:594.32

**TRANS-ARCTIC DISTRIBUTION OF MARINE FISH  
DIGENEAN *PROGONUS MUELLERI* (DEROGENIDAE)  
TESTED BY MOLECULAR DATA**

**© 2025 D. Yu. Krupenko <sup>a, b, \*</sup>, G. A. Kremnev <sup>a</sup>, A. G. Gonchar <sup>a, b</sup>,  
O. A. Skobkina <sup>a</sup>, K. V. Regel <sup>c</sup>**

<sup>a</sup> Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,  
Universitetskaya emb., 1, Saint Petersburg, 199034 Russia

<sup>b</sup> Saint Petersburg University,  
Universitetskaya emb., 7/9, Saint Petersburg, 199034 Russia

<sup>c</sup> Institute of the Biological Problems of the North,  
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Portovaya str., 18, Magadan, 685000 Russia

\* e-mail: krupenko.d@gmail.com

Received November 17, 2024

Revised December 04, 2024

Accepted December 05, 2024

In the digenean superfamily Hemiuroidea, a number of species are registered from a wide geographic range including the Arctic, Atlantic and Pacific Oceans. However, these distributions have not yet been confirmed with the molecular methods. In the present study, we performed molecular analysis of *Progonus muelleri* (Levensen, 1881) (Derogenidae) from distant regions: the European sub-Arctic (the White, Barents and Pechora Seas) and the Pacific Northwest (the Sea of Okhotsk and the Pacific coast of the northern Kuril Islands). Two genetic lineages within *P. muelleri*, PM1 and PM2, are proved to occur in sympatry in the European sub-Arctic. We found minor differences in their maritae structure, and thus suppose they represent two pseudocryptic species. PM1 was also registered in the Pacific Northwest (PM1b) where it has differences in *cox1* gene from the European sub-Arctic lineage (PM1a). The intramolluscan life-cycle stages of *P. muelleri* from the Sea of Okhotsk are described and compared with the ones from the White Sea. We hypothesize that PM1a, PM1b and PM2 are three distinct species, but this should be further tested.

**Keywords:** Trematoda, Hemiuroidea, geographical range, cryptic species, life cycles

**DOI:** 10.31857/S0031184725010016, **EDN:** UMTSPG

Marine organisms with trans-Arctic distribution have been widely studied by molecular genetic methods in recent decades. Data on the genetic variability show that often instead of species with wide geographic ranges, complexes of cryptic or pseudocryptic species are common as a result of vicariance (Carr et al., 2011; Laakkonen et al., 2015, 2021; Kienberger et al., 2016; Borges et al., 2022; Chaban et al., 2023). Relevant studies on the marine parasites are few, and some species demonstrate genetic isolation between the

Pacific and Atlantic, some do have continuous distribution across the Arctic, and others do not demonstrate high genetic divergence though they have interrupted geographic range (Galaktionov et al., 2012, 2023, 2024a, 2024b). Digenetic trematodes (Digenea) are of a special interest for the studies of genetic variability on a wide geographic scale for two reasons. First, cryptic species are substantially more abundant within this group than in other parasitic helminths (Pérez-Ponce de León, Poulin, 2018). Second, the host identity and biology play an important role in their complex life cycles, and may incite speciation (Huyse et al., 2005). Among the marine digeneans with the trans-Arctic distribution, only those utilizing birds as the definitive hosts have been somewhat investigated in terms of genetic variability (Gonchar, Galaktionov, 2020, 2022; Galaktionov et al., 2023). As for the digeneans in the marine fish, there are just a few data on trans-Arctic distributions, and no intensive effort with many isolates and several genetic markers has been made.

Superfamily Hemiuroidea Looss, 1899 is a promising group for the study of cryptic species complexes, as its representatives have a wide specificity for the definitive hosts, high morphological variability and tremendous geographical distributions. This study is focused on *Progonus muelleri* (Levinsen, 1881) Looss, 1899 (family Derogenidae Nicoll, 1910) which has been documented from most regions of the Northern Hemisphere, including the Pacific, Atlantic and both Canadian and Russian Arctic (Odhner, 1905; Issaitschikov, 1933; Polyansky, 1955; Zhukov, 1963; Brinkmann, 1975; Bray, 1979). Previous studies demonstrated that specimens of *P. muelleri* from the Pacific Northwest and the European sub-Arctic do not differ in 28S rDNA (Sokolov et al., 2021; Krupenko et al., 2022), a molecular marker that is often used to delimit species of the Digenea. However, the lack of difference in 28S rDNA sequence dataset solely cannot be conclusive to state species integrity, and the analysis of variable markers like internal transcribed spacers 1 and 2 (ITS1, ITS2) and mitochondrial genes is necessary. Additionally, isolates from the White Sea form two groups divergent in 18S rDNA, 28S rDNA, ITS2 and *cox1* gene: *P. muelleri* PM1 and PM2 (Krupenko et al., 2022). To estimate if there are species-level differences within *P. muelleri*, in the present study, we performed the molecular analysis of isolates from distant regions: the European sub-Arctic (the White, Barents and Pechora Seas) and the Pacific Northwest (the Sea of Okhotsk and the Pacific coast of the northern Kuril Islands). We also described the life-cycle stages of *P. muelleri* from the first intermediate host in the Sea of Okhotsk, and compared them with the previously described ones of PM1 from the White Sea.

#### MATERIAL AND METHODS

Samples were collected in 2022–2024 from the European sub-Arctic seas (the White, Barents, and Pechora), and from the Pacific Northwest (the Sea of Okhotsk and the Pacific Ocean near the northern Kuril Islands) (table 1). Obtained putative life-cycle stages of *P. muelleri* (24 isolates) were fixed in 96% ethanol. Maritae were heat-killed prior to fixation. Some of the measurements (body length, oral sucker size) were taken from ethanol-fixed worms before cutting a piece for molecular analysis. Maritae and rediae were stained with acetocarmine (Sigma Aldrich, Germany), destained in 0.1 M HCl in 70% ethanol, dehydrated in a graded alcohol series, clarified in xylol, and mounted in BioMount medium (Bio Optica, Italy). Cercariae were observed alive and fixed in 2.5% glutaraldehyde in sea water for morphological descriptions. The whole mounts were studied under Leica DM 500 or Leica DM 2500 compound microscopes (Leica Microsystems, Germany) in bright field or with differential interference contrast (DIC). Photographs were taken using a Nikon DS Fi3 camera

(Nikon, Japan) or with a smartphone camera. Measurements were made in Fiji software (Schindelin et al., 2012). All measurements are in micrometers.

**Table 1.** Geographical locations of sampling sites

Coordinates	Site	Area	Region
66°18'N 33°38'E	Keret Archipelago	Kandalaksha Bay	White Sea
69°06'N 36°03'E	Dalniye Zelentsy	Kola Peninsula	Barents Sea
69°50'N 59°24'E	Lyamchina Bay	Vaygach Island	Pechora Sea
69°42'N 60°03'E	Varnek Bay	Vaygach Island	Pechora Sea
59°33'N 151°17'E	Ola lagoon	Tau Bay	Sea of Okhotsk
59°31'N 150°45'E	Nagaev Bay	Tau Bay	Sea of Okhotsk
59°29'N 150°55'E	Veselaya Bay	Tau Bay	Sea of Okhotsk
59°33'N 150°54'E	Gertnera Bay	Tau Bay	Sea of Okhotsk
50°02'N 155°19'E	Vasilieva Bay	Paramushir Island	Kuril Islands

The list of isolates taken for the molecular analysis is in table 2. To extract DNA, we used fragments of maritae (piece of the oral sucker) and whole rediae fixed with 96% ethanol. They were dried completely in 1.5 ml tubes, incubated in 200  $\mu$ l of 5% Chelex® 100 resin (Bio-Rad, USA) with 0.2 mg/ml proteinase K (Evrogen, Russia) at 56°C for 3–4 h, then heated for 8 min at 90°C and centrifuged for 10 min at 16,000 g. The supernatant with DNA was transferred into a new tube and stored at –20°C.

We amplified partial 28S rDNA (D1–D3 domains), the complete ITS2 (with partial 5.8S and 28S rDNA), and the partial *cox1* mitochondrial gene, with primers and conditions listed in table 3. The PCR mixture contained 4  $\mu$ l of ScreenMix-HS (Evrogen), 0.5  $\mu$ l of each primer (10 pmol/ $\mu$ l), 2  $\mu$ l of DNA and 13  $\mu$ l of PCR-grade water (Evrogen). PCRs were run on a BioRad T100 thermal cycler (Bio-rad Laboratories Inc., USA). PCR products were stained with 0.5% ethidium bromide and visualized through electrophoresis in a 1% agarose gel. Sequencing was performed with the PCR primers on an AB3500xL genetic analyzer (Applied Biosystems, USA). Geneious Prime 2023.2.1 (<https://www.geneious.com>) was used to assemble sequences and to build alignments. The relevant data for comparison were obtained from GenBank (table 2). Pairwise genetic distances (as the number of base differences per site) were calculated in MEGA 11 (Tamura et al., 2021). The haplotype network for *cox1* gene sequences was constructed in PopART 1.7 (Leigh, Bryant, 2015) with the TCS network algorithm (Clement et al., 2002).

Alignments of nuclear rDNA markers were visually inspected for phylogenetically important substitutions. The phylogenetic analysis was run for the *cox1* dataset. The substitution model was determined as HKY+G in MEGA 11 (Tamura et al., 2021) for the Maximum likelihood (ML) analysis, and as TN93+G+I in bModelTest (Bouckaert, Drummond, 2017) for the Bayesian inference (BI) analysis. The ML analysis was run in PhyML 3.0 (Guindon et al., 2010) with the standard bootstrap option with 1000 replicates. The BI analysis was conducted using Monte Carlo Markov Chain (MCMC) analysis available in Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees (BEAST2) (Bouckaert et al., 2019) on XSEDE at the CIPRES Science Gateway (<https://www.phylo.org>). Three independent runs of MCMC were performed, each with 10,000,000 generations and sampling every 1000 generations. The trace files were checked for convergence with Tracer v1.7 (Rambaut et al., 2018). The log files were combined using LogCombiner, discarding the first 10% as burn-in. Trees were summarized with TreeAnnotator using the maximum clade credibility tree option and with node heights as mean heights.

Table 2. Derogenidae analyzed in this study

Species	Stage	Host species	Region	GenBank accession numbers			Reference
				28S	ITS2	coxI	
<i>D. abba</i>	marita	<i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius, 1780)	Svalbard, Arctic Ocean	—	—	PP384389	Bouguerche et al., 2024
<i>D. abba</i>	rediae and cercariae	<i>Euspira pallida</i> (Broderip & G. B. Sowerby I, 1829)	White Sea	—	—	OM807194	Krupenko et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>Galaxias maculatus</i> (Jenyns, 1842)	Argentina	—	—	LC586092	Tsuchida et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)	Argentina	—	—	LC586093	Tsuchida et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1814)	Argentina	—	—	LC586094	Tsuchida et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	Argentina	—	—	LC586095	Tsuchida et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>P. trucha</i>	Argentina	—	—	LC586096	Tsuchida et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>G. maculatus</i>	Argentina	—	—	LC586097	Tsuchida et al., 2022
<i>D. lacustris</i>	marita	<i>G. maculatus</i>	Argentina	—	—	LC586098	Tsuchida et al., 2022
<i>D. ruber</i>	marita	<i>Chelidonichthys lastoviza</i> (Bonnaterre, 1788)	Western Mediterranean	—	—	OR245386	Gharbi et al., 2024
<i>D. ruber</i>	marita	<i>Ch. lastoviza</i>	Western Mediterranean	—	—	OR245546	Gharbi et al., 2024
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Limanda limanda</i> (Linnaeus, 1758)	White Sea	—	—	OM807173	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Gadus morhua</i> Linnaeus, 1758	White Sea	—	—	OM807174	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Myoxocephalus scorpius</i> (Linnaeus, 1758)	White Sea	—	—	OM807175	Krupenko et al., 2022

<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Anarhichas lupus</i> Linnaeus, 1758	White Sea	—	—	OM807176	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>L. limanda</i>	White Sea	—	—	OM807177	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Eleginus nawaga</i> (Walbaum, 1792)	White Sea	—	—	OM807178	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>L. limanda</i>	White Sea	—	—	OM807179	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847	White Sea	—	—	OM807180	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Cl. pallasii</i>	White Sea	—	—	OM807181	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>G. morhua</i>	Barents Sea	—	—	OM807182	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Barents Sea	—	—	OM807183	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Barents Sea	—	—	OM807184	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	rediae and cercariae	<i>Cryptonatica affinis</i> (Gmelin, 1791)	White Sea	—	—	OM807188	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	White Sea	—	—	OM807189	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	White Sea	—	—	OM807190	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	Barents Sea	—	—	OM807191	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	Barents Sea	—	—	OM807192	Krupenko et al., 2022
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)	North Sea	—	—	OR507183	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Mer. merlangus</i>	North Sea	—	—	OR507184	Bouguerche et al., 2023



Table 2. Continuation

Species	Stage	Host species	Region	GenBank accession numbers			Reference
				28S	ITS2	cox/	
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Mer. merlangus</i>	North Sea	—	—	OR507185	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>G. morhua</i>	Norway, Svalbard, Arctic Ocean	—	—	OR140779	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>G. morhua</i>	Norway, Svalbard, Arctic Ocean	—	—	OR140832	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Mer. merlangus</i>	North Sea	—	—	OR140894	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>G. morhua</i>	Norway, Svalbard, Arctic Ocean	—	—	OR140895	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>G. morhua</i>	North Sea	—	—	OR140896	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Mer. merlangus</i>	North Sea	—	—	OR140897	Bouguerche et al., 2023
<i>D. varicus</i> s. str.	marita	<i>Mer. merlangus</i>	North Sea	—	—	OR140909	Bouguerche et al., 2023
<i>P. muelleri</i> PM1	marita	<i>Myo. scorpius</i>	White Sea	OM761979	OM762019	OM807186	Krupenko et al., 2022
<i>P. muelleri</i> PM1	marita	<i>Myo. scorpius</i>	White Sea	OM761980	OM762020	OM807187	Krupenko et al., 2022
<i>P. muelleri</i> PM1	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	White Sea	OM761992	OM762032	OM807196	Krupenko et al., 2022
<i>P. muelleri</i> PM1	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	White Sea	OM761993	OM762033	OM807197	Krupenko et al., 2022
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D19.1	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	Barents Sea	—	—	<b>PQ463716</b>	Present study

<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D19.2	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	Barents Sea	—	—	PQ463717	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D19.11	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Barents Sea	—	—	PQ463718	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.2	marita	<i>Myo. stelleri</i>	Sea of Okhotsk	PQ568260	PQ567370	PQ463719	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.3	marita	<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> (Pallas, 1814)	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463720	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.4	marita	<i>Myo. jaok</i>	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463721	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.5	marita	<i>Megalocottus platycephalus</i> (Pallas, 1814)	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463722	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.6	marita	<i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1814)	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463723	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.9	rediae and cercariae	<i>Cryptonatica janthostoma</i> (Deshayes, 1839)	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463724	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.10	rediae and cercariae	<i>Cr. janthostoma</i>	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463725	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.11	rediae and cercariae	<i>Cr. janthostoma</i>	Sea of Okhotsk	PQ568261	PQ567371	PQ463726	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D45.12	rediae and cercariae	<i>Cr. janthostoma</i>	Sea of Okhotsk	—	—	PQ463727	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D46.3	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Barents Sea	—	PQ567372	PQ463728	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D46.4	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Barents Sea	—	—	PQ463729	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D46.5	rediae and cercariae	<i>Cr. affinis</i>	Barents Sea	—	—	PQ463730	Present study

Table 2. Continuation

Species	Stage	Host species	Region	GenBank accession numbers			Reference
				28S	ITS2	cox/ PQ463732	
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D46.7	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Pechora Sea	—	<b>PQ567373</b>	<b>PQ463732</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D48.5	marita	<i>Lepidopsetta bilineata</i> (Ayres, 1855)	Kuril Islands	—	—	<b>PQ463735</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D48.6	marita	<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904	Kuril Islands	<b>PQ568262</b>	<b>PQ567375</b>	<b>PQ463736</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D48.7	marita	<i>Myo. scorpius</i>	White Sea	—	—	<b>PQ463737</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D48.8	metacercaria	<i>Caprella septentrionalis</i> Krøyer, 1838	Barents Sea	—	—	<b>PQ463738</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM1 isolate D48.9	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Barents Sea	<b>PQ568263</b>	—	<b>PQ463739</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM2	marita	<i>Myo. scorpius</i>	White Sea	OM761978	OM762018	OM807185	Krupenko et al., 2022
<i>P. muelleri</i> PM2 isolate D46.6	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Pechora Sea	—	—	<b>PQ463731</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM2 isolate D46.8	marita	<i>Myo. scorpius</i>	Pechora Sea	—	—	<b>PQ463733</b>	Present study
<i>P. muelleri</i> PM2 isolate D46.9	marita	<i>Myoxocephalus quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	Pechora Sea	—	<b>PQ567374</b>	<b>PQ463734</b>	Present study
<i>Allognathorhynchus problematica</i>	redia	<i>Semistulospira libertina</i> (A. Gould, 1859)	Japan	—	—	LC805323	Miura, Takisawa, 2024
<i>Didymocystis wedli</i>	marita	<i>Thunnus orientalis</i> (Temminck & Schlegel, 1844)	Japan	—	—	AB725624	Unpublished
<i>Genarhopsis goppo</i>	redia	<i>S. libertina</i>	Japan	—	—	LC805294	Miura, Takisawa, 2024
<i>Thomotrema patagonica</i>	marita	<i>P. trucha</i>	Argentina	—	—	LC586100	Tsuchida et al., 2022

Newly obtained sequences are in bold.

**Table 3.** Primers and PCR temperature profiles used in this study

Fragment	F/R	Name	Sequence (5'–3')	Reference	Thermocycling profile
28S rDNA	F	digl2	AAGCATATCACTAAGCGG	Tkach et al., 1999	95°C 3 min (95°C 30 s, 54°C 30 s,
	R	1500R	GCTATCCTGAGGGAACTTCG	Olson et al., 2003	72°C 2 min) ×40 72°C 10 min
ITS2	F	3S	GGTACCGGTGGATCACGTGGCTAGTG	Morgan, Blair, 1995	95°C 5 min (94°C 30 s, 55°C 30 s,
	R	ITS2.2	CCTGGTTAGTTTCTTTCTCCGC	Cribb et al., 1998	72°C 1 min) ×40 72°C 10 min
<i>cox1</i> gene	F	JB3	TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTAT	Bowles et al., 1993	95°C 2 min (95°C 30 s, 52°C 40 s,
	R	trem. <i>cox1.rnrl</i>	AATCATGATGCAAAAGGTA	Králová-Hromadová et al., 2008	72°C 1 min) ×35 72°C 10 min

## RESULTS

**General account on *Progonus muelleri* occurrence**

Data on inspected hosts and infection rates are provided in tables 4 and 5. In the Barents Sea, the maritae of *P. muelleri* were recovered from the European sculpin *Myoxocephalus scorpius*, metacercariae were found in the skeleton shrimps *Caprella septentrionalis*, and rediae with cercariae were obtained from the moon snail *Cryptonatica affinis*. In the White Sea, new isolates of *P. muelleri* maritae were recovered from *Myo. scorpius*. In the Pechora Sea, the maritae of *P. muelleri* were found in *Myo. scorpius* and in the fourhorn sculpin *Myo. quadricornis*.

**Table 4.** List of examined potential definitive hosts of *Progonus muelleri* and infection data

Region	Host order and family	Host species	<i>N</i> fish collected	<i>N</i> fish infected	Prevalence, %	Mean intensity	<i>N</i> isolates taken into molecular analysis
White Sea	<b>Clupeiformes</b>						
	Clupeidae	<i>Clupea pallasii</i>	43	0	0	—	—
	<b>Gadiformes</b>						
	Gadidae	<i>Eleginus nawaga</i>	46	0	0	—	—
		<i>Gadus morhua</i>	127	0	0	—	—
	<b>Osmeriformes</b>						
	Osmeridae	<i>Osmerus dentex</i>	20	0	0	—	—

**Table 4.** *Continuation*

Region	Host order and family	Host species	<i>N</i> fish collected	<i>N</i> fish infected	Prevalence, %	Mean intensity	<i>N</i> isolates taken into molecular analysis
Barents Sea	<b>Perciformes</b>						
	Agonidae	<i>Agonus cataphractus</i>	2	0	0	—	—
	Anarhichadidae	<i>Anarhichas lupus</i>	28	0	0	—	—
	Cottidae	<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	1	0	0	—	—
		<i>Myoxocephalus quadricornis</i>	5	0	0	—	—
		<i>Myoxocephalus scorpius</i>	93	3	3.2	1.3	4
		<i>Triglops murrayi</i>	5	1	20	1	—
	Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	5	0	0	—	—
	Zoarcidae	<i>Zoarces viviparus</i>	2	0	0	—	—
	<b>Pleuronectiformes</b>						
	Pleuronectidae	<i>Limanda limanda</i>	116	1	0.9	1	—
		<i>Liopsetta glacialis</i>	27	0	0	—	—
		<i>Platichthys flesus</i>	80	0	0	—	—
	<b>Salmoniformes</b>						
	Salmonidae	<i>Coregonus lavaretus</i>	6	0	0	—	—
		<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	5	0	0	—	—
	<b>Gadiformes</b>						
	Gadidae	<i>Gadus morhua</i>	25	0	0	—	—
		<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	3	0	0	—	—
		<i>Pollachius virens</i>	2	0	0	—	—
	<b>Perciformes</b>						
	Cottidae	<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	6	0	0	—	—
		<i>Myoxocephalus scorpius</i>	12	4	33.3	1.3	5
	<b>Pleuronectiformes</b>						
	Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i>	1	0	0	—	—

Pechora Sea		<i>Pleuronectes platessa</i>	1	0	0	—	—
	<b>Salmoniformes</b>						
	Salmonidae	<i>Salmo salar</i>	1	0	0	—	—
	<b>Gadiformes</b>						
	Gadidae	<i>Eleginus nawaga</i>	20	0	0	—	—
	<b>Perciformes</b>						
	Cottidae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	6	3	50	1.0	3
		<i>Myoxocephalus quadricornis</i>	2	1	50	3	1
		<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	1	0	0	—	—
	<b>Pleuronectiformes</b>						
Sea of Okhotsk	Pleuronectidae	<i>Liopsetta glacialis</i>	1	0	0	—	—
	<b>Gadiformes</b>						
	Gadidae	<i>Gadus chalcogrammus</i>	1	0	0	—	—
	<b>Osmeriformes</b>						
	Osmeridae	<i>Osmerus dentex</i>	1	0	0	—	—
	<b>Perciformes</b>						
	Cottidae	<i>Myoxocephalus stelleri</i>	4	3	75	5.7	1
		<i>Myoxocephalus jaok</i>	2	2	100	8.0	1
		<i>Megalocottus platycephalus</i>	2	2	100	1.0	1
		<i>Porocottus minutus</i>	1	0	0	—	—
	Gasterosteidae	<i>Pungitius pungitius</i>	1	0	0	—	—
	Hexagrammidae	<i>Hexagrammos stelleri</i>	2	0	0	—	—
		<i>Hexagrammos octogrammus</i>	1	0	0	—	—
	Pholidae	<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>	1	1	100	1	—
	Stichaeidae	<i>Alectrias alectrolophus</i>	4	0	0	—	—
	<b>Pleuronectiformes</b>						
	Pleuronectidae	<i>Limanda aspera</i>	4	4	100	5.0	1

**Table 4.** *Continuation*

Region	Host order and family	Host species	<i>N</i> fish collected	<i>N</i> fish infected	Prevalence, %	Mean intensity	<i>N</i> isolates taken into molecular analysis
Kuril Islands	<b>Salmoniformes</b>						
	Salmonidae	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	2	0	0	—	—
		<i>Oncorhynchus keta</i>	1	0	0	—	—
		<i>Oncorhynchus kisutch</i>	3	0	0	—	—
		<i>Oncorhynchus nerka</i>	1	0	0	—	—
	<b>Gadiformes</b>						
	Gadidae	<i>Gadus chalcogrammus</i>	1	0	0	—	—
		<i>Gadus macrocephalus</i>	1	0	0	—	—
	<b>Perciformes</b>						
	Cottidae	<i>Hemilepidotus papilio</i>	1	0	0	—	—
		<i>Myoxocephalus stelleri</i>	1	1	100	11.0	—
	<b>Pleuronectiformes</b>						
	Pleuronectidae	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	3	3	100	3.0	1
		<i>Lepidopsetta bilineata</i>	2	1	50	1	1

**Table 5.** List of examined potential first intermediate hosts of *Progonus muelleri* (Gastropoda: Naticidae) and infection data

Region	Host species	<i>N</i> specimens collected	<i>N</i> specimens infected	Prevalence, %	<i>N</i> isolates taken into molecular analysis
White Sea	<i>Amauropsis islandica</i>	44	0	0	—
	<i>Crypronatica affinis</i>	498	5	1.00	2
	<i>Euspira pallida</i>	71	0	0	—
Barents Sea	<i>Crypronatica affinis</i>	247	3	1.21	3
	<i>Euspira pallida</i>	32	0	0	—
Sea of Okhotsk	<i>Cryptonatica jantostoma</i>	173	11	6.36	4

In the Sea of Okhotsk, maritae of *P. muelleri* were found in the yellowfin sole *Limanda aspera*, the Steller's sculpin *Myo. stelleri*, the plain sculpin *Myo. jaok*, the belligerent sculpin *Megalocottus platycephalus*, and in the stippled gunnel *Rhodymenichthys dolichogaster*. At the Pacific coast of the northern Kuril Islands, *P. muelleri* maritae were recovered from the Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis*, the Pacific rock sole *Lepidopsetta bilineata*, and *Myo. stelleri*. Rediae with cercariae similar to those of *P. muelleri* PM1 were recovered from the moon snail *Cr. janthostoma* from the Sea of Okhotsk.

### **Variation of nuclear rDNA markers**

Partial 28S rDNA sequences were obtained for four new isolates: two from the Sea of Okhotsk, one from the Kuril Islands and one from the Barents Sea. They were 1128–1132 base pairs (bp) long, and completely identical to the previously published 28S rDNA sequences of PM1 (OM761979–81, OM761992–3). All PM1 sequences differed from those of PM2 (OM761978, OM761982–3) by one substitution.

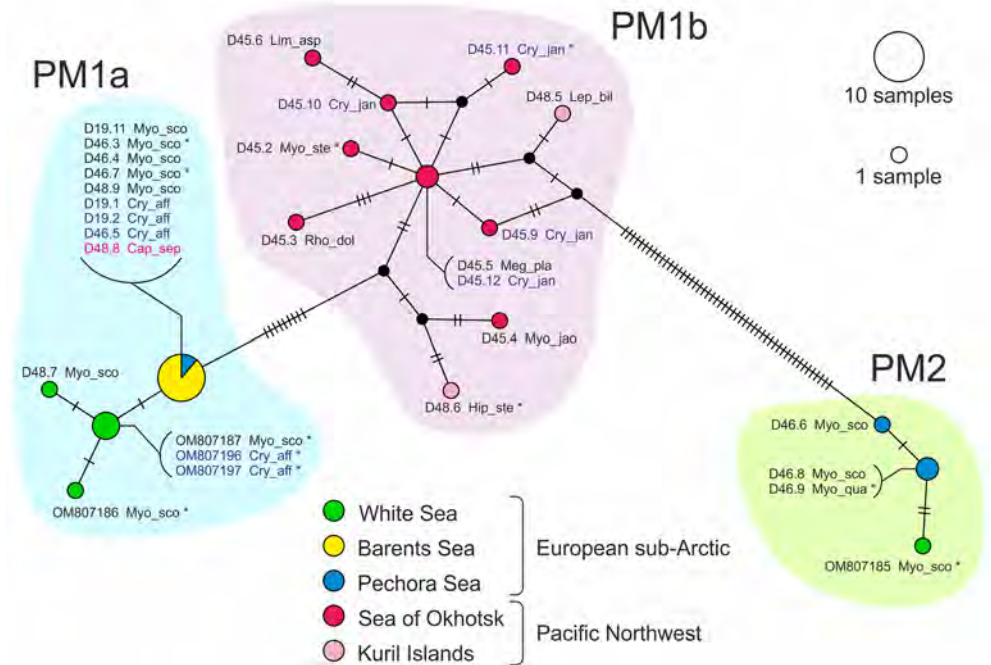
Sequences containing ITS2 flanked with the partial 5.8S and 28S rDNA, 514–554 bp long, were obtained for six new isolates: one from the Barents Sea, two from the Pechora Sea, two from the Sea of Okhotsk, and one from the Kuril Islands. They split into two groups. A single sequence from the Pechora Sea was identical to the previously published ITS2 sequences of PM2 from the White Sea (OM762018, OM762022–3). The rest of the new sequences were identical to the ones of PM1 from the White Sea (OM762019–21, OM762032–33). The difference between PM1 and PM2 was in a single nucleotide. Sequences from the Sea of Okhotsk and from the Kuril Islands were obtained for the same isolates as in the 28S rDNA analysis, and they all matched the PM1 group.

### **Variation of mitochondrial *cox1* gene**

Fragments of *cox1* mtDNA (795 bp long) were obtained for 24 new isolates of *P. muelleri*. Five sequences from Krupenko et al. (2022) were also included in the analysis. Thus, the alignment comprised 29 sequences, and it was trimmed to the shortest one, 788 bp. The *cox1*-based haplotype network is in figure 1. Two highly diverged groups were evident in the network, with a minimal intergroup distance  $0.066 \pm 0.009$  (52 substitutions) (supplementary table 1). These groups corresponded to PM1 and PM2 from the nuclear marker analysis and from the previously published data on *cox1* (Krupenko et al., 2022). The distances within groups did not exceed  $0.021 \pm 0.005$  (16 substitutions). PM2 comprised three haplotypes, two from the Pechora Sea, and one from the White Sea. Within PM1, we had isolates from all the sampled areas. Also, PM1 split into two subsets (PM1a and PM1b) matching the geographical origin: one subset comprised isolates from the European seas, and the other from the Pacific Northwest. The maximal genetic distances within the European subset were  $0.003 \pm 0.002$  (2 substitutions); within the Pacific subset, the distances were higher, up to  $0.010 \pm 0.004$  (8 substitutions). The minimal distance between the subsets was  $0.014 \pm 0.004$  (11 substitutions).

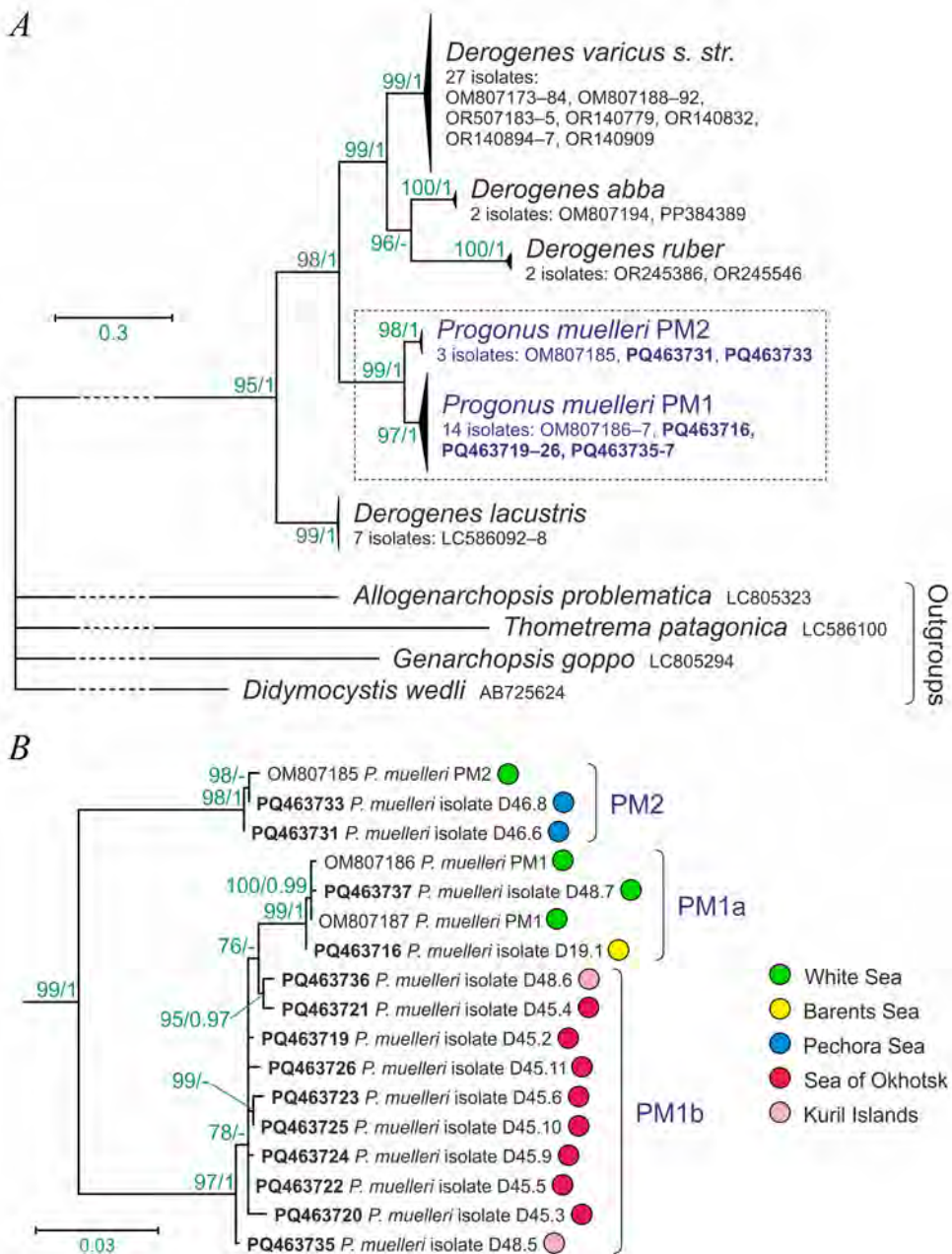
The 11 isolates in the Pacific subset PM1b formed ten different haplotypes. In the European subset PM1a, there were only four haplotypes among 14 isolates. Three of these haplotypes were restricted to the White Sea, and one more, the dominant, combined isolates from the Barents and Pechora Seas.





**Figure 1.** Haplotype network of *Progonus muelleri* isolates (N = 29) based on partial *cox1* gene sequences. Circle size represents the haplotype frequency. Black dots indicate missing haplotypes. Number of hatch marks corresponds to the number of substitutions between haplotypes. Colored background indicates three haplogroups within the *P. muelleri* species complex. Isolates taken from first intermediate hosts labeled purple, from second intermediate hosts labeled pink, and from definitive hosts labeled black. Asterisks mark the isolates for which nuclear ribosomal data are available (see table 2). Abbreviations: Cap\_sep – *Caprella septentrionalis*; Cry\_aff – *Cryptonatica affinis*; Cry\_jan – *Cryptonatica janthostoma*; Hip\_ste – *Hippoglossus stenolepis*; Lep\_bil – *Lepidopsetta bilineata*; Lim\_asp – *Limanda aspera*; Meg\_pla – *Megalocottus platycephalus*; Myo\_jao – *Myoxocephalus jaok*; Myo\_qua – *Myoxocephalus quadricornis*; Myo\_sco – *Myoxocephalus scorpius*; Myo\_ste – *Myoxocephalus stelleri*; Rho\_dol – *Rhodymenichthys dolichogaster*.

For the phylogenetic reconstruction, we removed the identical sequences from our *cox1* dataset of *P. muelleri*, and added other species from the subfamily Derogeninae: *Derogenes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901, *D. abba* Bouguerche, Huston, Karlsbakk, Ahmed & Holovachov, 2024, *D. ruber* Lühe, 1900, and *D. lacustris* Tsuchida, Flores, Viozzi, Rauque & Urabe, 2021. The following outgroups were selected: *Allogenarchopsis problematica* (Faust, 1924) Urabe & Shimazu, 2013, *Didymocystis wedli* Ariola, 1902, *Genarchopsis goppo* Ozaki, 1925, and *Thometrema patagonicum* (Szidat, 1956) Lunaschi & Drago, 2001. The alignment comprised 59 sequences, and after trimming it was 788 bp long. ML and BI analyses resulted in similar tree topologies, except for the relationship between *D. abba* and *D. ruber* (fig. 2A). Two groups of *P. muelleri* (PM1 and PM2) were closely related to each other with 99% (ML) and 1 (BI) support values. They formed a common branch



**Figure 2.** Phylogenetic relationships within the Derogeninae resulting from Maximum Likelihood analysis based on partial *cox1* gene sequences. **A.** Complete tree (nodes with sequence differences below 0.02 are collapsed). **B.** Expanded part of **A** (in rectangle) with *Progonus* sequences. Bootstrap support values in percent are shown at nodes, followed by posterior probabilities from the tree built for the same dataset with BI method. Support values lower than 75 (ML) and 0.9 (BI) are not shown. Scale bars show the substitution rate. Newly generated sequences are in bold.

with a clade comprising *D. varicus*, *D. abba*, and *D. ruber*, with high support values in both ML and BI analyses. *Derogenes lacustris* fell separately from the other species of the genus. All species-level taxa were well-supported. Within PM1, the isolates from the European seas (PM1a) formed a well-supported clade (fig. 2B). PM1b from the Pacific Northwest was resolved as paraphyletic. Within both PM1a and PM2, the most diverged were the isolates from the White Sea.

**General considerations on morphology**

Molecular data outline three groups within *Progonus muelleri*: PM1a, PM1b and PM2. The measurements of maritae for these groups are given separately in table 6, together with the measurements from Odhner (1905). Maritae of PM1a and PM1b were very similar in metrical characteristics. However, the sucker ratio was smaller in PM1b, as well as the range of egg lengths. Maritae of PM2 were generally larger than those of PM1, and in this characteristic closer to the specimens of Odhner. The sucker ratio was higher in PM2. Among the non-metrical characters, one was conspicuous: the wall of the sinus sac was substantially thinner in PM2 than in PM1, and thus the outline of this organ was barely visible (fig. 3).

**Table 6.** Measurements of *Progonus muelleri* maritae

Measured character	<i>P. muelleri</i> (Odhner, 1905)	PM1a (based on 8 hologenophores <sup>1</sup> )	PM1b (based on 7 hologenophores)	PM2 (based on 5 hologenophores <sup>2</sup> )
Body length	1500–2000	1231 (745–1827)	1222 (848–1575)	1724 (1351–2110)
Body maximum width	370–500	326 (242–471)	342 (229–471)	449 (359–610)
Forebody	N/A	559 (300–828)	523 (362–727)	714 (548–973)
Forebody to body length ratio	N/A	45 (40–48) %	43 (33–49) %	41 (39–46) %
Post-cecal region	N/A	163 (115–206)	186 (118–286)	303 (206–390)
Oral sucker	150–180 (diameter)	121 (97–147) × 131 (97–153)	136 (96–166) × 137 (98–174)	152 (104–182) × 164 (115–225)
Ventral sucker	320–400 (diameter)	241 (174–351) × 256 (176–362)	246 (172–325) × 253 (179–345)	363 (291–464) × 379 (294–464)
Sucker-length ratio	2.13–2.22 (calculated)	2.01 (1.65–2.44)	1.79 (1.39–2.11)	2.44 (2.08–2.80)
Sucker-width ratio	from minimal and maximal diameter values)	2.02 (1.67–2.58)	1.91 (1.53–2.38)	2.34 (2.06–2.56)
Pharynx	85	62 (49–73) × 74 (62–85)	66 (53–79) × 73 (37–91)	72 (60–96) × 91 (73–126)
Sinus sac	N/A	72 (59–86) × 85 (72–112)	76 (54–90) × 92 (65–116)	76 (64–114) × 86 (78–104)

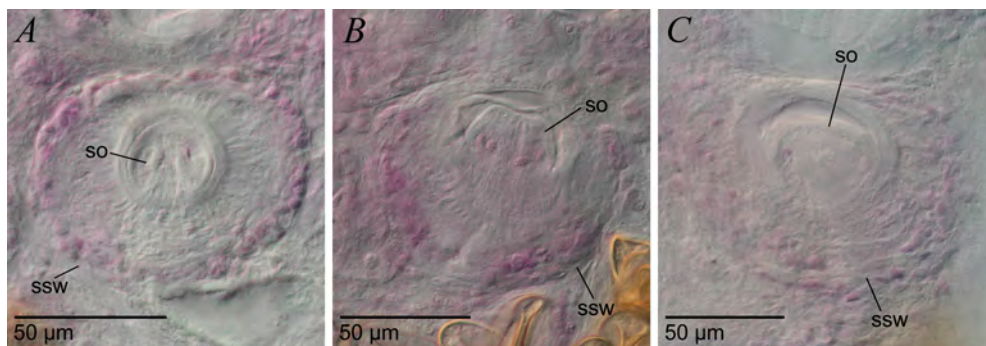
Sinus organ length	25	32 (23–40)	28 (21–38)	37 (26–56)
Pars prostatica length	N/A	118 (65–184)	98 (61–166)	145 (116–161)
Seminal vesicle	N/A	86 (53–148) × 54 (28–62)	116 (78–179) × 57 (44–71)	154 (111–173) × 77 (65–93)
Left testis	N/A	85 (65–110) × 80 (32–113)	115 (92–146) × 104 (57–142)	139 (125–164) × 116 (103–134)
Right testis	N/A	107 (78–166) × 76 (49–123)	119 (86–142) × 94 (50–142)	139 (113–167) × 119 (95–142)
Ovary	N/A	129 (98–186) × 105 (63–177)	113 (70–149) × 92 (62–120)	141 (111–177) × 119 (78–151)
Left vitelline mass	N/A	142 (99–203) × 106 (76–173)	104 (52–142) × 80 (61–104)	136 (124–144) × 91 (80–100)
Right vitelline mass	N/A	135 (93–206) × 90 (50–129)	101 (65–131) × 83 (59–113)	136 (123–148) × 102 (94–114)
Eggs	54–60 × 25–29	53 (44–63) × 26 (22–31)	49 (41–55) × 25 (20–31)	50 (43–56) × 26 (21–30)

<sup>1</sup> Five new specimens and three specimens from Krupenko et al. (2022).

Some measurements of hologenophores from the previous study are revised and corrected.

<sup>2</sup> Three new specimens and two specimens from Krupenko et al. (2022).

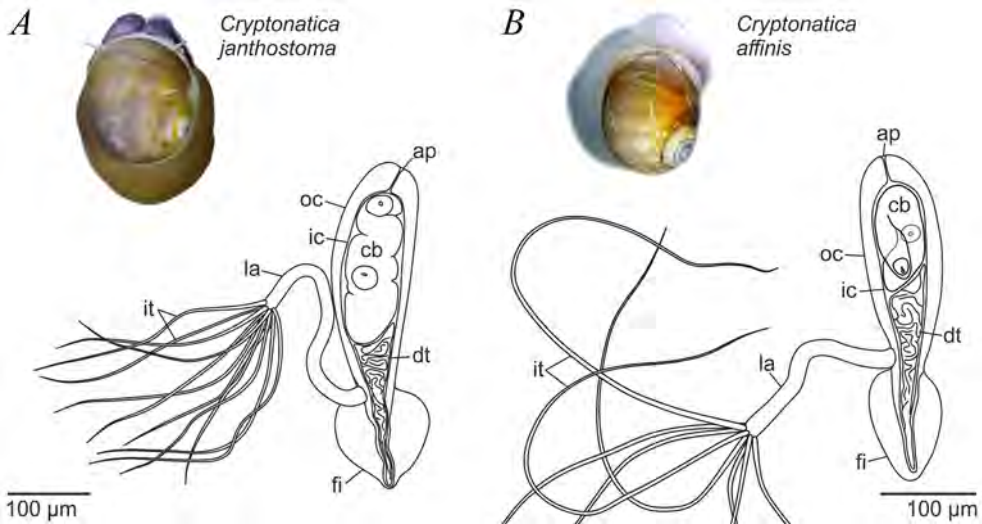
Some measurements of hologenophores from the previous study are revised and corrected.



**Figure 3.** Sinus sac and sinus organ in maritae of PM1a (A), PM1b (B) and PM2 (C). Acetocarmine, DIC. Abbreviations: so – sinus organ, ssw – sinus sac wall.

Cercariae of PM1b from *Cr. janthostoma* (fig. 4A) were apparently different from those of PM1a from *Cr. affinis* (fig. 4B) previously described from the White Sea (Krupenko et al., 2022). The caudal cyst of PM1b was larger; the fin was different in shape, wider; immotile threads were shorter and more numerous (11–13 versus 7–11, often 8 in PM1a). Below we provide infection data for PM1b and describe its intramolluscan life-cycle stages.

For the prevalence and intensity values in the definitive hosts, we assume that all the *P. muelleri* maritae obtained from the Pacific Northwest belong to PM1b. We also suggest referring to the genetic lineages of *P. muelleri* defined through molecular data as ‘*Progonus* cf. *muelleri*’ followed by a genetic group name.



**Figure 4.** Comparison of cercariae of PM1b (A) and PM1a (B); host names and photographs placed along with the cercariae drawings. Abbreviations: ap – caudal cyst aperture, cb – cercaria body, dt – delivery tube, fi – fin, ic – inner cyst layer, it – immotile threads, la – locomotory appendage, oc – outer cyst layer.

### Description of *Progonus* cf. *muelleri* PM1b

Family Derogenidae Nicoll, 1910

Subfamily Derogeninae Nicoll, 1910

Genus *Progonus* Looss, 1899

Localities: Taui Bay (Sea of Okhotsk); Paramushir Island (Kuril Islands).

Definitive hosts: *Limanda aspera*, *Myoxocephalus stelleri*, *Myo. jaok*, *Megalocottus platycephalus*, *Rhodymenichthys dolichogaster*, *Hippoglossus stenolepis*, *Lepidopsetta bilineata*.

Site in definitive host: stomach.

Prevalence in definitive host: 4 of 4 *Lim. aspera*, 2 of 2 *Meg. platycephalus*, 3 of 4 *Myo. stelleri*, 2 of 2 *Myo. jaok*, 1 of 1 *R. dolichogaster* (Taui Bay, Sea of Okhotsk); 2 of 2 *H. stenolepis*, 1 of 1 *Lep. bilineata*, 1 of 1 *Myo. stelleri* (Paramushir Island, Kuril Islands).

Mean intensity in definitive host: 5 in *Lim. aspera*, 1 in *Meg. platycephalus*, 5.7 in *Myo. stelleri*, 8 in *Myo. jaok*, 1 in *R. dolichogaster* (Taui Bay, Sea of Okhotsk); 2.5 in *H. stenolepis*, 1 in *Lep. bilineata*, 11 in *Myo. stelleri* (Paramushir Island, Kuril Islands).



First intermediate host: *Cryptonatica janthostoma* (Deshayes, 1839) (Caenogastropoda, Littorinimorpha, Naticidae).

Site in first intermediate host: reproductive and digestive glands.

Prevalence in first intermediate host: Gertner Bay 6.0%, N = 67; Nagaev Bay 7.7%, N = 26; Ola lagoon 1.5%, N = 65; Veselaya Bay 20.0%, N = 15.

Voucher material: Isogenophores 2024.11.13.001–003 of isolates D45.9, D45.11 and D45.12, and hologenophores 2024.11.13.004–10 of isolates D45.2, D45.3, D45.4, D45.5, D45.6, D48.5 and D48.6 are deposited in the Helminths collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (ZISP), section Trematoda (non-type material).

Representative DNA sequences in GenBank: PQ568260–2 (28S); PQ567370–1, PQ567375 (ITS2); PQ463719–27, PQ463735–6 (*cox1*).

Maritae structure complies with the description of Levinsen (1881) and to the redescrptions by Odhner (1905) and Bouguerche et al. (2024). The measurements based on seven hologenophores are provided in table 6. Our specimens were smaller than those of Odhner on average, and the sucker ratio was smaller. Eggs were also smaller on average than in the descriptions of Levinsen (1881) and Odhner (1905).

Rediae measurements based on 16 ethanol-fixed worms from three different host specimens. Rediae vermiform, 2262 (1322–3487) × 233 (167–303). Pharynx 54 (43–68) × 42 (35–51). Cecum 1085 (593–1640) long, 49 (32–71)% of body length. Birth pore near mouth opening. Infective cercariae found only in isolate D45.12. Rediae with infective cercariae generally bigger (2216–3487), though proportions of body and organs similar to those of smaller rediae with developing cercariae.

Infective cercariae measurements based on ten glutaraldehyde-fixed specimens. Cercariae of cystophorous type, with tail forming caudal cyst 403 (380–416) long, rounded in cross section, maximal diameter 87 (77–109). Anterior end spherical, with aperture, opposite end pointed. Cyst two-layered, with broad space between layers. Outer layer forming heart-shaped fin at pointed end, 121 (108–131) long, 105 (77–119) wide. Delivery tube and cercaria body within cyst in infective cercariae. Locomotory appendage attached near fin base, 284 (267–303) long, 19 (17–21) in diameter at base. At end of locomotory appendage, 11–13 immotile threads, 314 (283–350) long.

## DISCUSSION

Criteria for species recognition are widely discussed in light of constantly emerging new molecular data. For the trematodes, Bray et al. (2022) proposed that differentiation of any two close species must be based on (1) reciprocal monophyly in the most discriminating available molecular marker, and (2) either morphological differences or distinct host distribution. Here, we tested this model of species recognition on *Progonus muelleri*, one of the fish hemiuroid trematodes with the widest geographic range covering the Arctic, Atlantic and Pacific Oceans in the Northern Hemisphere (Levinsen, 1881; Odhner, 1905; Issaitschikov, 1933; Polyansky, 1955; Zhukov, 1963; Brinkmann, 1975; Bray, 1979).

*Progonus muelleri* has quite a wide specificity for the definitive hosts, being recorded from over 60 fish species (summarized at WoRMS, 2024). However, it tends to occur more often in sculpins and flatfishes. The life cycle of *P. muelleri* has been described recently; it involves the naticid gastropod *Cryptonatica affinis* as the first intermediate host and caprellid amphipods as the second (Sokolov et al., 2021; Krupenko et al., 2022). Previous data

also showed the possible existence of cryptic species within *P. muelleri*, lineages PM1 and PM2, living in sympatry in the White Sea (Krupenko et al., 2022). In the present study, new isolates of *P. muelleri* maritae were obtained from the Barents and Pechora Seas, and from the Pacific Northwest from several fish species. Along with this, in the Pacific Northwest, rediae and cercariae morphologically similar to those of *P. muelleri* PM1 were obtained from another first intermediate host, *Cr. janthostoma*. Through the nuclear markers (28S rDNA and ITS2), isolates from the Pacific Northwest were identical to the ones of PM1 from the European sub-Arctic. Consistent results were obtained from the analysis of *cox1* gene fragments, indicating high similarity of PM1 isolates from the European sub-Arctic and from the Pacific Northwest. Moreover, these isolates differ from each other less than those of PM1 and PM2 in sympatry. This indicates that PM1 and PM2 probably represent two different species. Notably, intermediate hosts are known only for PM1, not for PM2. Of these, one may represent *P. muelleri* sensu stricto. However, we can't tell exactly which one, as the maritae of these species demonstrate minor morphological differences, and both are similar to the type material described by Levinsen (1881) and to the more detailed redescrptions by Odhner (1905) and Bouguerche et al. (2024).

In general, sampled maritae of PM2 are bigger, and their sucker ratio is greater than in PM1, though the ranges overlap. A possible good differential characteristic is linked with the sinus sac: its wall is visibly thinner in PM2. The documented distribution of PM1 and PM2 may be a clue to the question of which one of them is *P. muelleri* sensu stricto. PM1 has been sampled in regions both with high salinity (like the south coast of the Barents Sea) and lower salinity (the White and Pechora Seas). PM2 has been sampled only in the White and Pechora Seas, not in the Barents Sea. Thus, its distribution may be restricted to the regions with the salinity below an average oceanic, possibly depending on the distribution of the first intermediate host which is yet unknown. The type locality of *P. muelleri* is the West Greenland Shelf (Levinsen, 1881), an area with normal oceanic salinity (Rysgaard et al., 2020). So PM1 is more likely to be *P. muelleri* s. str. However, as long as strong evidence is lacking, we suggest the usage of temporary names *P. cf. muelleri* PM1 and *P. cf. muelleri* PM2.

Another question is the conspecificity of the two distant lineages of PM1 from the European sub-Arctic (PM1a) and from the Pacific Northwest (PM1b). They do not differ in the analyzed nuclear markers, but demonstrate clear divergence in the *cox1* gene. It could be intraspecific and resulting from geographic remoteness enhanced by the life-cycle traits: usage of benthic crustaceans as the second intermediate hosts (instead of planktonic in the related species of *Derogenes* (Køie, 1979)) and sedentary fish (sculpins and flatfishes) as preferred definitive hosts. However, differences between PM1a and PM1b in the structure of cercariae and first intermediate host species may rather be treated as interspecific. Alternatively, these differences could be host-induced and intraspecific, if PM1 utilizes various species of the genus *Cryptonatica* as the first intermediate hosts. We suggest that the latter hypothesis is likely improbable, but to reject it more data are needed: either material from *Cr. affinis* from the Pacific Northwest for comparison, or experiments on cross-infection of the first intermediate hosts. If PM1b appears distinct from PM1a, it should be described as a new species. An uncertainty of the PM1b status is also due to our *cox1*-based phylogeny (Fig. 2): PM1b is not resolved as monophyletic, and thus does not meet the most impor-

tant taxonomic criterion (Bray et al., 2022). So, isolates of *P. muelleri* should probably be tested with alternative markers, or with an extended dataset comprising more derogenids.

It is also important to point out that the circumpolar distribution of *Cr. affinis* has never been tested by the molecular methods, and we cannot be sure that *Cr. affinis* from the Pacific is the same as in the Arctic and Atlantic. Preliminary unpublished data indicate that even in the White Sea two species of “*Cr. affinis*” live in sympatry (Dr T. Neretina, personal communication). Thus, the lack of knowledge on the host cryptic diversity hinders the investigations on parasites.

Regarding the genetic variation in *cox1* gene, there are a few more details to discuss. First is the lack of shared haplotypes between the White Sea and nearby Barents and Pechora Seas both in PM1 and PM2. This suggests a restricted gene flow between these areas, and is probably linked with the low mobility of all the hosts in the life cycle (Blasco-Costa et al., 2012). Such restrictions may eventually incite speciation (Huyse et al., 2005). Second, the haplotype diversity of PM1b from the Pacific Northwest is much higher than that of PM1a in the European sub-Arctic. This indicates possible bottleneck occurrence for the PM1a, and suggests the Pacific origin of the whole PM1 lineage. The position of PM1b isolates on the *cox1*-based tree supports this conclusion. Thus, in this respect, PM1 is similar to the majority of the marine organisms in the Arctic which have a Pacific origin (Vermeij, 1991; Briggs, 2003). Further speculations on how the lineages of *P. muelleri* diverged, and is there a clear genetic gap between PM1a and PM1b, are limited by the lack of data from the Arctic seas of Siberia.

The interrelationships within the subfamily Derogeninae resolved here with the *cox1* data are similar to the previous assessment through the 28S rDNA sequences (Bouguerche et al., 2023, 2024). Notably, *D. lacustris* forms a branch separate from the other species of the genus which have sister relationships with the *P. muelleri* complex. This indicates that *D. lacustris* should be probably transferred to a separate genus, differentiated through its affinity to the freshwater environment. However, there are 24 more species of the *Dero-**genes* lacking any molecular data. These are needed for a well-grounded revision of the Derogeninae and a differential diagnosis of a new genus for *D. lacustris*.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank our colleagues who helped with sample collection, especially Anastasia Lianguzova, Vladimir Krapivin, Dr Valeriia Khabibulina (Saint Petersburg University, Saint Petersburg, Russia) and Dr Aleksei Mirolubov (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia). We are also grateful to the staff of institutions which provided facilities for field-work, specifically, the N.A. Pertsov White Sea Biological Station of Lomonosov Moscow State University, and Biological Research Station of Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences in Dalnie Zelentsy. For the experimental work, the equipment of the resource center “Molecular and Cell Technologies” of the Research Park of SPbU was used. We also thank Dr Anna Romanovich for excellent sequencing.

#### FUNDING

The study was performed with financial support of Russian Science Foundation, project No 23-24-00376, <https://rscf.ru/project/23-24-00376/>.



## CONFLICT OF INTEREST

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

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary table 1 is available through the following link: <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.21423.44961>.

## REFERENCES

- Blasco-Costa I., Waters J.M., Poulin R. 2012. Swimming against the current: genetic structure, host mobility and the drift paradox in trematode parasites. *Molecular ecology* 21 (1): 207–217. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05374.x>
- Borges L.M., Treneman N.C., Haga T., Shipway J.R., Raupach M.J., Altermark B., Carlton J.T. 2022. Out of taxonomic crypsis: a new trans-arctic cryptic species pair corroborated by phylogenetics and molecular evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 166: 107312. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107312>
- Bouckaert R.R., Drummond A.J. 2017. bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology* 17: 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107312>
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kühnert D., De Maio N., Matschiner M., Mendes F.K., Müller N.F., Ogilvie H.A., du Plessis L., Poppinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard M.A., Wu C-H., Xie D., Zhang C., Stadler T., Drummond, A.J. 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* 15 (4): e1006650. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107312>
- Bouguerche C., Huston D.C., Cribb T.H., Karlsbakk E., Ahmed M., Holovachov O. 2023. Hidden in the fog: morphological and molecular characterisation of *Derogenes varicus sensu stricto* (Trematoda, Derogenidae) from Sweden and Norway, and redescription of two poorly known *Derogenes* species. *Parasite*, 30: 35. <https://doi.org/10.1051/parasite/2023030>
- Bouguerche C., Huston D.C., Karlsbakk E., Ahmed M., Holovachov O. 2024. Untangling the *Derogenes varicus* species complex in Scandinavian waters and the Arctic: description of *Derogenes abba* n. sp. (Trematoda, Derogenidae) from *Hippoglossoides platessoides* and new host records for *D. varicus* (Müller, 1784) *sensu stricto*. *Parasite* 31: 26. <https://doi.org/10.1051/parasite/2024024>
- Bowles J., Hope M., Tiu W.U., Liu X., McManus D.P. 1993. Nuclear and mitochondrial genetic markers highly conserved between Chinese and Philippine *Schistosoma japonicum*. *Acta Tropica* 55 (4): 217–229. [https://doi.org/10.1016/0001-706X\(93\)90079-Q](https://doi.org/10.1016/0001-706X(93)90079-Q)
- Bray R.A. 1979. Digenea in marine fishes from the eastern seaboard of Canada. *Journal of Natural History* 13 (4): 399–431. <https://doi.org/10.1080/00222937900770331>
- Bray R.A., Cutmore S.C., Cribb T.H. 2022 A paradigm for the recognition of cryptic trematode species in tropical Indo-west Pacific fishes: The problematic genus *Prepetos* (Trematoda: Lepocreadiidae). *International Journal for Parasitology* 52 (2–3): 169–203. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2021.08.004>
- Briggs J.C. 2003. Marine centres of origin as evolutionary engines. *Journal of Biogeography* 30: 1–18. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00810.x>
- Brinkmann A.J. 1975. Trematodes from Greenland. *Meddelelser om Grønland* 205 (2): 1–88.
- Carr C.M., Hardy S.M., Brown T.M., Macdonald T.A., Hebert P.D. 2011. A tri-oceanic perspective: DNA barcoding reveals geographic structure and cryptic diversity in Canadian polychaetes. *PLoS One* 6 (7): e22232. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022232>
- Chaban E., Ekimova I., Stanovova M., Schepetov D. 2023. Integrative Analysis of *Retusa pertenuis* (Heterobranchia: Cephalaspidea) from Arctic and Russian Far East Seas with Discussion of Its Morphology, Validity and Population Structure. *Diversity* 15 (9): 974. <https://doi.org/10.3390/d15090974>
- Clement M., Snell Q., Walke P., Posada D., Crandall K. 2002. TCS: estimating gene genealogies. Parallel and Distributed Processing Symposium, International Proceedings 2: 184. <https://doi.org/10.1109/IPDPS.2002.1016585>
- Cribb T.H., Adlard R.D., Bray R.A. 1998. A DNAbased demonstration of a three-host life-cycle for the Bivesiculidae (Platyhelminthes: Digenea). *International Journal for Parasitology* 28 (11): 1791–1795. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(98\)00127-1](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(98)00127-1)
- Galaktionov K.V., Blasco-Costa I., Olson P.D. 2012. Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography of the ‘*pygmaeus*’ microphallids (Digenea: Microphallidae): widespread parasites of marine and coastal birds in the Holarctic. *Parasitology* 139 (10): 1346–1360. <https://doi.org/10.1017/S0031182012000583>
- Galaktionov K.V., Solovyeva A.I., Blakeslee A.M., Skirnisson K. 2023. Overview of renicolid digeneans (Digenea, Renicolidae) from marine gulls of northern Holarctic with remarks on their species statuses, phylogeny and phylogeography. *Parasitology* 150 (1): 55–77. <https://doi.org/10.1017/S0031182022001500>

- Galaktionov K.V., Gonchar A., Postanogova D., Miroljubov A., Bodrov S.Y. 2024a. *Parvatrema* spp. (Digenea, Gymnophallidae) with parthenogenetic metacercariae: Diversity, distribution and host specificity in the palaearctic. *International Journal for Parasitology* 54 (7): 333–355. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2024.02.002>
- Galaktionov K.V., Solovyeva A.I., Miroljubov A.A., Romanovich A.E., Skirnisson K. 2024b. Untangling the “*Renicola somateria*” (Digenea, Rencolidae) Muddle: Actual Number of Species and Their Distribution and Transmission in the Holarctic. *Diversity* 16 (7): 402. <https://doi.org/10.3390/d16070402>
- Gharbi K., Bouguerche C., Ahmed M., Pérez-Ponce de León G., Tazerouti F. 2024. Redescription and Molecular Characterisation of *Derogenes ruber* Lühe, 1900 (Hemiuroidea: Derogenidae) from *Chelidonichthys lastoviza* (Scorpaeniformes: Triglidae) in the Western Mediterranean. *Acta Parasitologica* 69 (1): 309–323. <https://doi.org/10.1007/s11686-023-00749-z>
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2020. New data support phylogeographic patterns in a marine parasite *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae). *Journal of Helminthology* 94: 1–5. <https://doi.org/10.1017/S0022149X19000786>
- Gonchar A., Galaktionov K.V. 2022. The Pacific *Notocotylus atlanticus* (Digenea: Notocotylidae). *Parasitology International* 88: 102559. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2022.102559>
- Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic biology* 59(3): 307–321. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010>
- Huysse T., Poulin R., Theron A. 2005. Speciation in parasites: a population genetics approach. *Trends in Parasitology* 21 (10): 469–475. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2005.08.009>
- Issaitschikov I.M. 1933 Contributions to the knowledge of parasitic helminths of some groups of vertebrates in the Russian Arctic. A. Trematodes (part 2). *Trudy Gosudarstvennogo Okeanograficheskogo Instituta* 3 (1): 3–44. [In Russian with English summary].
- Kienberger K., Carmona L., Pola M., Padula V., Gosliner T.M., Cervera J.L. 2016. *Aeolidia papillosa* (Linnaeus, 1761) (Mollusca: Heterobranchia: Nudibranchia), single species or a cryptic species complex? A morphological and molecular study. *Zoological Journal of the Linnean Society* 177 (3): 481–506. <https://doi.org/10.1111/zoj.12379>
- Koie M. 1979. On the morphology and life-history of *Derogenes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuridae). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 59: 67–78. <https://doi.org/10.1007/BF00927847>
- Králová-Hromadová I., Špakulová M., Horáčková E., Turčáková L., Novobilský A., Beck R., Koudela B., Marinculic A., Rajský D., Pybus M. 2008. Sequence analysis of ribosomal and mitochondrial genes of the giant liver fluke *Fascioloides magna* (Trematoda: Fasciolidae): intraspecific variation and differentiation from *Fasciola hepatica*. *Journal of Parasitology* 94 (1): 58–67. <https://doi.org/10.1645/GE-1324.1>
- Krupenko D., Kremnev G., Gonchar A., Uryadova A., Miroljubov A., Krapivin V., Skobkina O., Gubler A., Knyazeva O. 2022. Species complexes and life cycles of digenetic trematodes from the family Derogenidae. *Parasitology* 149 (12): 1590–1606. <https://doi.org/10.1017/S003118202200110X>
- Laakkonen H.M., Hardman M., Strelkov P., Väinölä R. 2021. Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and diversification of the amphiboreal marine fauna. *Journal of Evolutionary Biology* 34 (1): 73–96. <https://doi.org/10.1111/jeb.13674>
- Laakkonen H.M., Strelkov P., Väinölä R. 2015. Molecular lineage diversity and inter-oceanic biogeographical history in *Hiattella* (Mollusca, Bivalvia). *Zoologica Scripta* 44 (4): 383–402. <https://doi.org/10.1111/zsc.12105>
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology & Evolution* 6 (9): 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Levensen G.M.R. 1881. Bidrag til kundskap om Gronlands trematodfauna. Oversigt over det kongelige Dansk videnskadernes Selskabs Forhandling 23: 52–84. [In Danish].
- Miura O., Takisawa S. 2024. Biogeography of larval trematodes in the freshwater snail, *Semisulcospira libertina*: a comparison of the morphological and molecular approaches. *Parasitology International* 102: 102924. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2024.102924>
- Morgan J.A.T., Blair D. 1995. Nuclear rDNA ITS sequence variation in the trematode genus *Echinostoma*: an aid to establishing relationships within the 37-collarspine group. *Parasitology* 111 (5): 609–615. <https://doi.org/10.1017/S003118200007709X>
- Odhner T. 1905. Die Trematoden des arktischen Gebietes. *Fauna Arctica* 4: 289–372. [In German].
- Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Bray R.A., Littlewood D.T.J. 2003. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology* 33 (7): 733–755. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(03\)00049-3](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(03)00049-3)
- Pérez-Ponce de León G., Poulin R. 2018. An updated look at the uneven distribution of cryptic diversity among parasitic helminths. *Journal of Helminthology* 92 (2): 197–202. <https://doi.org/10.1017/S0022149X17000189>
- Polyansky Y.I. 1955. Studies on the parasitology of the fish in the northern seas of the USSR. Parasites of fish of the Barents Sea. *Trudy Zoologicheskogo Instituta* 19: 5–170. [In Russian: English translation (1966) Israel Program for Scientific Translations, Cat. No. 1655].

- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67 (5): 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Rysgaard S., Boone W., Carlson D., Sejr M.K., Bendtsen J., Juul-Pedersen T., Lund H., Meire L., Mortensen J. 2020. An updated view on water masses on the pan-west Greenland continental shelf and their link to proglacial fjords. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 125 (2): e2019JC015564. <https://doi.org/10.1029/2019JC015564>
- Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E., Kaynig V., Longair M., Pietzsch T., Preibisch S., Rueden S., Saalfeld S., Schmid B., Tinevez J.Y., White D.J., Hartenstein V., Eliceiri K., Tomancak P., Cardona A. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9 (7): 676–682. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>
- Sokolov S.G., Atopkin D.M., Gordeev I.I. 2021. Phylogenetic position of the hemiuroid genus *Paraccacladium* Bray & Gibson, 1977 (Trematoda: Hemiuroidea) and the status of the subfamily Paraccacladiinae Bray & Gibson, 1977. *Marine Biology Research* 17 (1): 31–40. <https://doi.org/10.1080/17451000.2021.1891252>
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38 (7): 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Tkach V., Grabda-Kazubska B., Pawlowski J., Swiderski Z. 1999. Molecular and morphological evidence for close phylogenetic affinities of the genera *Macrodera*, *Leptophallus*, *Metaleptophallus* and *Paralepoderma* [Digenea, Plagiorchiata]. *Acta Parasitologica* 44 (3): 170–179.
- Tsuchida K., Rauque C., Viozzi G., Flores V., Urabe M. 2022. First report of post-cyclic transmission in trematodes: *Derogenes lacustris* (Digenea: Hemiuroidea) in Patagonian freshwater fishes. *Parasitology* 149 (2): 234–238. <https://doi.org/10.1017/S0031182021001736>
- Vermeij G.J. 1991. Anatomy of an invasion: The trans-Arctic interchange. *Paleobiology* 17: 281–307. <https://doi.org/10.1017/S0094837300010617>
- WoRMS. 2024. *Progonus muelleri* (Levinsen, 1881) Looss, 1899. <https://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=109275> on 2024-11-13.
- Zhukov E.V. 1963 Parasite fauna of fish in Chukotka. Part II. Endoparasites of marine and fresh-water fish. *Parazitologicheski Sbornik* 21: 96–139. [In Russian with English summary].

## ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ О ТРАНСАРКТИЧЕСКОМ АРЕАЛЕ ДИГЕНЕИ *PROGONUS MUELLERI* (DEROGENIDAE) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ

Д. Ю. Крупенко, Г. А. Кремнев, А. Г. Гончар, О. А. Скобкина, К. В. Регель

**Ключевые слова:** Trematoda, Hemiuroidea, географическое распространение, криптические виды, жизненные циклы

### РЕЗЮМЕ

Многие представители трематод надсемейства Hemiuroidea характеризуются широким географическим распространением, включающим Северный Ледовитый, Атлантический и Тихий океаны. Однако попыток проверить молекулярными методами эти данные о распространении практически не предпринималось. В данной работе мы провели молекулярный анализ вида *Progonus muelleri* (Levinsen, 1881) (Derogenidae) из отдаленных регионов: европейской субарктики (Белое, Баренцево и Печорское моря) и северо-запада Тихого океана (Охотское море и тихоокеанское побережье Курильских островов). Показано, что два псевдокриптических вида в пределах *P. muelleri*, PM1 и PM2, встречаются в симпатрии в европейской субарктике. Они имеют незначительные различия в строении марит. PM1 также был зарегистрирован на северо-западе Тихого океана (PM1b), где он имеет четкие отличия в гене *cox1* от европейской субарктической линии (PM1a). Были описаны стадии жизненного цикла *P. muelleri* из моллюсков Охотского моря, и проведено их сравнение с таковыми из Белого моря. Мы предполагаем, что наш материал представлен тремя разными видами, однако пока недостаточно данных, чтобы сказать это наверняка, а также выяснить, какой из них представляет собой *P. muelleri sensu stricto*.

УДК 576.895.1/639.3.09

**HAPTORAL HARD PART VARIABILITY  
IN GYRODACTYLUS TEUCHIS LAUTRAITE, BLANC, THIERY,  
DANIEL & VIGNEULLE, 1999  
(MONOPISTHOCOTYLA: GYRODACTYLIDAE)  
PARASITIZING CAGE-REARED RAINBOW TROUT IN KARELIA**

**© 2025 A. N. Parshukov <sup>a,\*</sup>, V. V. Gorbach <sup>b</sup>, E. P. Ieshko <sup>a</sup>**

<sup>a</sup> Institute of Biology of the Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences,  
Pushkinskaya Street 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

<sup>b</sup> Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, 185910 Russia

\* e-mail: aleksey.nik.parshukov@gmail.com

Received October 29, 2024

Revised November 11, 2024

Accepted December 02, 2024

Variability of the marginal hooks of *Gyrodactylus teuchis* parasitizing rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) was studied in cage farms situated in water bodies of the Baltic and White Sea drainage basins. Differences between groups proved to be predicated on two characters – marginal hook total length (*MHTL*) and marginal hook sickle length (*MHSL*). The probability of correctly identifying a specimen as belonging to the White Sea or Baltic group relying on the discriminant function based on these predictors is 98.6%. Meanwhile, when the function was tested on the worms whose samples were not involved in discriminant analysis, its predictions were correct only in 73% cases. These results indicate substantial intraspecific variability in the above mentioned characters in *G. teuchis*.

**Keywords:** *Oncorhynchus mykiss*, aquaculture, ectoparasites, haptor al hooks

**DOI:** 10.31857/S0031184725010028, **EDN:** UMTAZT

In Europe, *Gyrodactylus teuchis* Lautraite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999 is a widespread parasite of wild and farmed salmonids (Harris et al., 2004; Rokicka et al., 2007). For a long time, the lack of adequate genetic characterization and morphological similarity led to confusion between *G. teuchis* and the widely known potentially epizootic parasite of salmonids *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. Some authors (Cunningham et al., 2001) described these species as cryptic to each other, so the species identification of *G. teuchis* still required a combination of the morphological and molecular approaches. Advancements in optical and digital techniques as well as latest multivariate statistical analysis packages have enabled convincing visualization of morphological differences between gyrodactylid species, namely *G. teuchis* vs. *G. salaris* (Hahn et al., 2011). As we know, morphological analysis in the traditional taxonomy of gyrodactylids largely builds

upon the assessment of a stable species characters – the shape of the hamuli and marginal hooks of the opisthaptor (Ergens, 1985). On the other hand, morphometric analysis of individual structural elements demonstrated high variability of their values, which was sharper for hamuli and smoother for marginal hooks (Kulemina, 1977). The variability vector depends on external environmental impacts, most importantly water temperature (Ergens, 1976; Kulemina, 1977).

The aim of this study was to assess the distinctive morphometric features of marginal hooks in *G. teuchis* worms collected from rainbow trout reared in cages in lakes of Karelia (Baltic and White Sea basins) during the cold season.

MATERIALS AND METHODS

Fish were sampled on 11–30 May 2023 from cages located in “Tulguba” (Lake Onego), “Raiguba” (Lake Sundozero, Lake Onego catchment), “Rautalahti”, “Lamberg” (Lake Ladoga), and “Tiksha” (Lake Kalmozero, catchment of the Kem River, draining to the White Sea) (Table 1).

**Table 1.** Sampling sites and characteristics of the fishes

Farm	Localities (bay or lake)	Drainage basin	Number of fish examined	Weight, g (mean±SE)	Length (AB), cm
Tulguba	Kondopozhskaya Bay, Lake Onego	Baltic Sea	16	228.7±18.8	29.2±0.7
Raiguba	Sundozero, Lake Onego	Baltic Sea	15	65±6.1	19.8±0.6
Lamberg	Lake Ladoga	Baltic Sea	20	47.6±3.1	16.6±0.3
Rautalahti	Rautalahti, Lake Ladoga	Baltic Sea	15	210.6±9.8	28.5±0.4
Tiksha	Kalmozero	White Sea	18	21.1±1.3	11.9±0.3

Water temperature was measured with a hand-held temperature meter (Polaris) at 1–3 m and 7 m depths.

Partial parasitological dissection was applied to 84 rainbow trout specimens. Parasitological samples were processed by standard techniques (Bykhovskaya-Pavlovskaya, 1985). The fish were immobilized and all fins were examined under LOMO MSP-2 microscope with magnification ranging from ×7 to ×45. When finding helminth-infected fins, they were transferred to and stored in 5 ml Eppendorf tubes with 96° ethanol. When making glycerol-gelatin slides, the cut-off attachment disk was moved from the water drop on the glass slide into a drop of Proteinase K (60 µg/ml) for several minutes to digest the soft tissues and separate the hard parts. Images were taken on Olympus BX-53 microscope with DIC option (KarRC RAS Core Facility, Petrozavodsk, Russia).

Measurements of marginal hooks (µm) from 92 helminth specimens were taken in the Levenhuk ToupView program, V. Levenhuk, Inc., for seven features, according to Shinn et al. (2004): marginal hook sickle length (MHSL), marginal hook sickle proximal width (MHSPW), marginal hook toe length (MHSTL), marginal hook sickle distal width (MHSDW), marginal hook aperture (MHAD), marginal hook total length (MHTL), and marginal hook shaft length (MHSHL). The measurements of one marginal hook of a *G. teuchis* specimen were randomly chosen to be used in the statistical analysis.

The distributions of morphological character values were tested for normality using the Shapiro-Wilk test. Two-sample tests were applied for pairwise comparisons between sample sets. The observed frequency distributions were compared by the Kolmogorov–Smirnov test, homogeneity of the variances was assessed by the Fisher’s test and significance of the difference in means by the Student’s test (basic functions in R Core Team, 2024). The homogeneity of covariance matrices of

the characters (multivariate normality) was checked by Box’s M-test with approximated Pearson’s chi-squared test (da Silva, 2022). The standard  $\alpha = 0.05$  level was accepted as a critical value for the significance of differences. The worms were classified by linear discriminant analysis (LDA, Ripley et al., 2024). The predictors, i.e. the morphological characters of greatest discriminatory value, were selected by a stepwise procedure with between-group differences estimated by Wilk’s  $\lambda$  value approximated by Fisher’s criterion (Roever et al., 2023). Coefficients of the discriminant function and then its values for each specimen were calculated from the predictor datasets. The significance of the resultant equation was measured by the ratio of the between-group covariance matrix discriminant to the within-group covariance matrix discriminant (Wilk’s  $\lambda$  test). The value of the discriminant function at the point of intersection of the Gaussian curves for the tested groups was taken as the intergroup separation boundary.

The data were processed in the MS Excel and R 4.4.0 (R Core Team, 2024) environments with the use of basic functions and functions of the packages ‘biotools’ (da Silva, 2022), ‘klaR’ (Roever et al., 2023), and ‘MASS’ (Ripley et al., 2024).

## RESULTS AND DISCUSSION

Testing of our helminth samples showed that only a combination of three of them (from “Tulguba” ( $n = 21$ ), “Lamberg” ( $n = 29$ ), and “Tiksha” ( $n = 20$ )) meets the requirements for discriminant analysis (normal distribution and homogeneous variances for each morphological character). Furthermore, as there were no significant differences between worms from lakes Onego and Ladoga (“Tulguba” and “Lamberg”, Baltic Sea basin) in the means of any of the haptoral (marginal hooks) character measurements (Student’s test:  $t < 1.51$ ,  $p > 0.139$ ), the subsets could be pooled together. Worms from Lake Kalmozero (“Tiksha”, White Sea basin) had smaller hooks on average (Table 2).

**Table 2.** Statistical parameters of the marginal hook measurements of different samples of *G. teuchis*

Measurements	Parameters	Drainage basin		Two sample tests	
		Baltic Sea	White Sea	Test	$p$
	$n$	50	20		
Marginal hook sickle length (MHSL)	range	7.97–9.10	7.33–8.24	$KS = 0.91$	<b>&lt;0.001</b>
	$M$	8.571	7.733	$t = 12.49$	<b>&lt;0.001</b>
	$S$	0.251	0.260	$F = 1.07$	0.814
	$pW$	0.927	0.340		
Marginal hook sickle proximal width (MHSPW)	range	4.82–6.09	4.67–5.49	$KS = 0.75$	<b>&lt;0.001</b>
	$M$	5.557	4.992	$t = 6.85$	<b>&lt;0.001</b>
	$S$	0.266	0.234	$F = 1.28$	0.563
	$pW$	0.417	0.748		
Marginal hook toe length (MHSTL)	range	1.84–2.56	1.49–2.31	$KS = 0.46$	<b>0.003</b>
	$M$	2.205	2.030	$t = 3.86$	<b>&lt;0.001</b>
	$S$	0.160	0.198	$F = 1.53$	0.234
	$pW$	0.978	0.147		
Marginal hook sickle distal width (MHSDW)	range	6.86–8.35	6.58–7.91	$KS = 0.26$	0.248
	$M$	7.487	7.345	$t = 1.78$	0.078
	$S$	0.286	0.341	$F = 1.43$	0.316
	$pW$	0.310	0.725		



**Table 2.** Continuation

Measurements	Parameters	Drainage basin		Two sample tests	
		Baltic Sea	White Sea	Test	<i>p</i>
	<i>n</i>	50	20		
Marginal hook aperture (MHAD)	range	6.39–7.73	6.07–6.88	<i>KS</i> = 0.88	<b>&lt;0.001</b>
	<i>M</i>	7.111	6.532	<i>t</i> = 9.24	<b>&lt;0.001</b>
	<i>S</i>	0.252	0.192	<i>F</i> = 1.73	0.191
	<i>pW</i>	0.202	0.845		
Marginal hook total length (MHTL)	range	36.90–42.05	33.68–37.60	<i>KS</i> = 0.98	<b>&lt;0.001</b>
	<i>M</i>	39.561	35.197	<i>t</i> = 16.32	<b>&lt;0.001</b>
	<i>S</i>	0.987	1.072	<i>F</i> = 1.18	0.624
	<i>pW</i>	0.664	0.164		
Marginal hook shaft length (MHSHL)	range	28.69–34.09	26.55–30.17	<i>KS</i> = 0.94	<b>&lt;0.001</b>
	<i>M</i>	31.533	27.961	<i>t</i> = 14.36	<b>&lt;0.001</b>
	<i>S</i>	0.912	1.009	<i>F</i> = 1.22	0.555
	<i>pW</i>	0.226	0.071		

Note. *n* – sample size, range – range of variability, *M* – mean, *S* – standard deviation, *pW* – significance of difference from normal distribution (Shapiro–Wilk test), *KS* – difference of observed distributions (Kolmogorov–Smirnov test), *t* – difference of means (Student’s test), *F* – difference of variances (Fisher’s test), *p* – significance of the differences. Significant differences are shown in bold.

Considering that water temperature in Lake Kalmozero during the sampling period was higher (12.9°C at 1 m depth, 8.1°C at 7 m) than in lakes Onego and Ladoga (4.7°C and 5.3°C at 1 m depth, 5°C and 6.5°C at 7 m), then by analogy with, for example, cyprinid-hosted or salmonid-hosted gyrodactylids, for which inverse correlation between the size of attachment organs and the temperature was demonstrated (Ergens, 1976, 1985; Kulemina, 1977; Mo, 1991a, b, c), we can suppose that the intergroup differences observed in our case are due to the different thermal regimes of the lakes.

Generalized distinctions between worms from waters in the Baltic and White Sea drainage basins were measured by linear discriminant analysis (LDA). Selection by a stepwise procedure yielded two meaningful morphological characters, which were used as predictors of specimens’ group identity (Table 3).

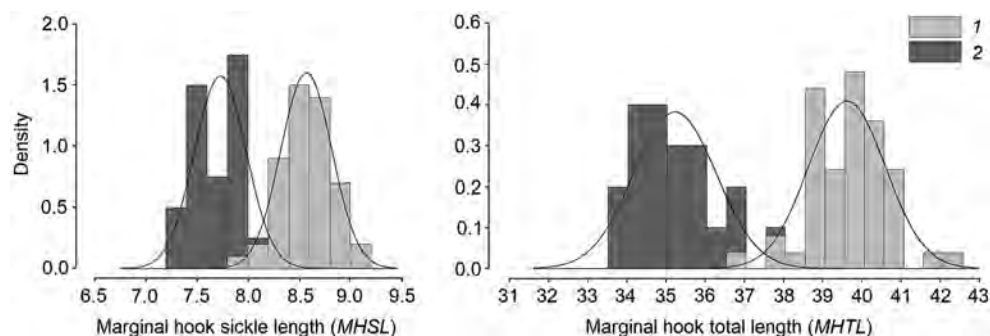
**Table 3.** Results of stepwise selection of meaningful characters and the linear discriminant function *Z* for morphology-based classification of *G. teuchis* from water bodies in the Baltic and White Sea drainage basins

Attribute	Wilk’s $\lambda$	<i>F</i>	<i>p</i>	Coefficients
Marginal hook total length (MHTL)	0.203	266.22	< 0.001	-0.767
Marginal hook sickle length (MHSL)	0.185	147.30	< 0.001	-1.462

Linear discriminant function:  $Z = -0.767 \cdot MHTL - 1.462 \cdot MHSL + 41.569$

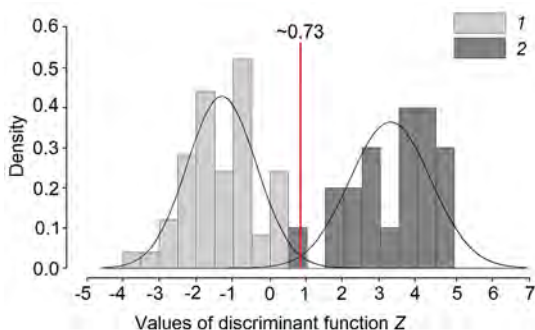
Note. Wilk’s  $\lambda$  – between-group difference estimate, *F* – approximated Fisher criterion, *p* – significance of differences.

They are the marginal hook total length (*MHTL*) and marginal hook sickle length (*MHSL*), the transgression of their distributions shown in Fig. 1.



**Figure 1.** Transgression of the frequency distributions of the morphological characters that predict the discriminant function *Z*: 1 – Baltic Sea basin, 2 – White Sea basin.

The rest of the characters did not improve the discrimination. The between-group variance of the predictors was significantly greater than within-group variance (Wilk's  $\lambda = 0.185$ , approximate  $F = 147.30$ ,  $p < 0.001$ ), the overall probability of predicting correctly was 98.6%, i.e. only one of 70 specimens was misidentified. The upper boundary for worms from the Baltic Sea basin and the lower boundary for worms from the White Sea basin are aligned in point  $Z \sim 0.73$  with  $P = 96.4\%$  (Fig. 2), indicating the probability that no more than 4.6% of individuals from the sampled localities can be classified erroneously.



**Figure 2.** Distribution of the discriminant function *Z* values for *G. teuchis* from water bodies in the Baltic (1) and White (2) Sea drainage basins. Deviation from normality is insignificant (Shapiro–Wilk test:  $W < 0.939$ ,  $p > 0.225$ ). Red line marks the threshold value (correct prediction probability  $P \sim 96.4\%$ , see also text).

At the same time, based on the values of the discriminant function *Z* computed for the available 22 specimens of *G. teuchis* from other water bodies in the Baltic Sea drainage basin – “Rautalahti” (Lake Ladoga) and “Raiguba” (Lake Sundozero), at least 73% of the worms were placed into the Baltic group and the rest fell into the White Sea group.



The morphological features of gyroductylid haptor parts studied previously by Hahn et al. (2011) exhibited no intraspecies variation where the environmental conditions were the same. In several species examined (*G. teuchis*, *G. salaris* and *G. thymalli*), only 16 of 26 characters tested the normality for further calculations of parametric statistics. Similarly to our results, they found that not a single character can be diagnostic on its own and discrimination between species or, in our case, between geographical groups of populations, requires a combination of characters. Ultimately, Hahn et al. (2011) found that the marginal hook characters that can provide discrimination between samples of *G. teuchis* and *G. thymalli* were *MHTL* and *MHSHL*, while *G. teuchis* was discriminated from *G. salaris* by *MHSDW* and *MHAD*.

Our results provide evidence of a wide intraspecies variability of *G. teuchis* and likely bring out the trend for a smaller size of hooks in dependence with the thermal regime of the water bodies. This will need to be verified using larger samples covering a wide temperature range. The key characters that permitted reliable discrimination between gyroductylid specimens were the marginal hook total length (*MHTL*) and marginal hook sickle length (*MHSL*). A task that remains relevant is building up data on the haptor sclerites of gyroductylids to enable more effective discrimination between the parasites and to expand their applicability for diagnosing quarantine species by veterinary services.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Olga Kislova for language editing.

#### FUNDING

The research was supported by the Russian Science Foundation No. 23-24-10073, <https://rscf.ru/en/project/23-24-10073/> and Venture Capital Fund of the Republic of Karelia (No. 18-P23).

#### CONFLICT OF INTEREST

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

#### REFERENCES

- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu (Fish Parasites: Manual). Leningrad: Nauka, 121 pp. (in Russian).
- Cunningham C., Mo T., Collins C., Buchmann K., Thierry R., Blanc G., Lautraite A. 2001. Redescription of *Gyrodactylus teuchis* Lautraite, Blanc, Thierry, Daniel & Vigneulle, 1999 (Monogenea: Gyrodactylidae); a species identified by ribosomal RNA sequence. *Syst. Parasitol.* 48: 141–150. <https://doi.org/10.1023/A:1006407428666>.
- Ergens R. 1976. Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogeneoidea) from *Phoxinus phoxinus* (L.). *Folia Parasitologica* 23: 111–126. PMID: 1278817.
- Ergens R. 1985. Order Gyrodactylidea Bychowsky, 1937. In: Bauer O.N. (Ed.) [Key to the parasites of freshwater fish of the fauna of the USSR. 2. Parasitic metazoans. Part 1.] Leningrad: Nauka. P. 269–347. (In Russian).
- Hahn C., Bakke T., Bachmann L., Weiss S., Harris P. 2011. Morphometric and molecular characterization of *Gyrodactylus teuchis* Lautraite, Blanc, Thierry, Daniel & Vigneulle, 1999 (Monogenea: Gyrodactylidae) from an Austrian brown trout population. *Parasitol Int.* 60(4): 480–7. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2011.08.016>.
- Harris P., Shinn A., Cable J., Bakke T. 2004. Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. *Syst Parasitol* 59: 1–27. <https://doi.org/10.1023/B:SYPA.0000038447.52015.e4>.
- Kulemina I.V. 1977. Size variability of the adhesive elements in some species of *Gyrodactylus*. In: Investigations of monogeneans in the USSR, O.A. Skarlato (ed.). English translation, Oxonian Press Pvt. Ltd., New Delhi, India. P. 34–37.

Mo T.A. 1991a. Seasonal variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) on parr of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the River Batnfjordselva, Norway. Syst. Parasitol. 19: 231–240.

Mo T.A. 1991b. Variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) on rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in a fish farm, with comments on the spreading of the parasite in south-eastern Norway. Syst. Parasitol. 20: 1–9.

Mo T.A. 1991c. Variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) on parr of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in laboratory experiments. Syst. Parasitol. 20: 11–19.

R Core Team (2024) R: a language and environment for statistical computing. R version 4.4.0 (2024–04–24). R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available online: <http://www.r-project.org/>.

Ripley B., Venables B., Bates D.M., Hornik K., Gebhardt A., Firth D. 2024. Package ‘MASS’ version 7.3–61. Support Functions and Datasets for Venables and Ripley’s MASS, 2024–06–13. <https://cran.r-project.org/web/packages/MASS/index.html>.

Roever C., Raabe N., Luebke K., Ligges U., Szepannek G., Zentgraf M., Meyer D. 2023. Package ‘klaR’ version 1.7–3. Classification and Visualization, 2023–12–13. <https://cran.r-project.org/web/packages/klaR/klaR.pdf>.

Rokicka M., Lumme J., Ziętara M. 2007. Identification of *Gyrodactylus* ectoparasites in Polish salmonid farms by PCRFLP of the nuclear ITS segment of ribosomal DNA (Monogenea, Gyrodactylidae). Acta Parasitol. 52: 185–195. <https://doi.org/10.2478/s11686-007-0032-1>.

da Silva A.R. 2022. Package ‘biotools’ version 4.2. Tools for Biometry and Applied Statistics in Agricultural Science, 2021–08–26. <https://cran.r-project.org/web/packages/biotools/biotools.pdf>.

Shinn A., Hansen H., Olstad K., Bachmann L., Bakke T. 2004. The use of morphometric characters to discriminate specimens of laboratory-reared and wild populations of *Gyrodactylus salaris* and *G. thymalli* (Monogenea). Folia Parasitol. 51(2–3): 239–252. <https://doi.org/10.14411/fp.2004.029>.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУР ПРИКРЕПИТЕЛЬНОГО ДИСКА  
ГЕЛЬМИНТОВ *GYRODACTYLUS TEUCHIS* LAUTRAITE, BLANC, THIERY,  
DANIEL & VIGNEULLE, 1999 (MONOPISTHOCOTYLA: GYRODACTYLIDAE),  
ПАЗАРИТИРУЮЩИХ НА САДКОВОЙ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ  
В ВОДОЕМАХ КАРЕЛИИ

А. Н. Паршуков, В. В. Горбач, Е. П. Иешко

**Ключевые слова:** *Oncorhynchus mykiss*, аквакультура, эктопаразиты, прикрепительные крючья

РЕЗЮМЕ

Изменчивость краевых крючьев червей *Gyrodactylus teuchis*, паразитирующих на радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), изучали в садковых хозяйствах, расположенных в акваториях водоемов бассейнов Балтийского и Белого морей. Установлено, что межгрупповые различия определяются двумя признаками – общей длиной краевого крючка (*MHTL*) и длиной собственно крючка (*MHSL*). Вероятность правильного прогноза принадлежности особи к беломорской или балтийской группе по сконструированной на основе этих предикторов дискриминантной функции составила 98.6%. Между тем апробация функции на паразитах, выборки которых не использовали в дискриминантном анализе, дала правильный прогноз лишь в 73% случаев. Полученные результаты указывают на существенную внутривидовую изменчивость изученных признаков у *G. teuchis*.

УДК 594.382.1

**ПАРАЗИТОФАУНА *Succinea putris* (MOLLUSCA: PULMONATA)  
НА ТЕРРИТОРИИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА  
И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

**© 2025 А. С. Токмакова <sup>а</sup>, Е. Е. Прохорова <sup>а</sup>, Р. Р. Усманова <sup>а</sup>,  
А. А. Корниенко <sup>а</sup>, А. А. Виноградова <sup>б</sup>, Е. А. Пчеленок <sup>а</sup>,  
Г. Л. Атаев <sup>а, \*</sup>**

<sup>а</sup> Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,

Лаборатория экспериментальной зоологии,

наб. реки Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

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

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

\* e-mail: [ataev.gennady@gmail.com](mailto:ataev.gennady@gmail.com)

Поступила в редакцию 22.03.2024

После доработки 11.05.2024

Принята к публикации 15.05.2024

На протяжении 2018–2024 годов изучалась инвазия моллюсков *Succinea putris* в Санкт-Петербурге и Ленинградской области. Основное внимание уделялось заражённости улиток спороцистами трематод *Leucochloridium*. Было найдено три вида этого рода: *L. paradoxum*, *L. perturbatum* и *L. vogtianum*. Однако в ходе вскрытия моллюсков *Succinea putris* было отмечено еще семь видов паразитов, относящихся как к трематодам, так и к другим группам многоклеточных и даже протистов: инфузории подтипа *Intramacronucleata*, кокцидии *Klossia* sp., метацеркарии трематод *Brachylaima mesostoma* и *Pseudoleucochloridium soricis*, метацестоды *Monocercus* sp., нематоды семейства Mermithidae, личинки двукрылых *Pherbellia* sp. Кроме этого, были отмечены различные комбинации множественных заражений, образованных этими паразитами.

**Ключевые слова:** *Succinea putris*, трематоды, протисты, цестоды, нематоды, двукрылые

**DOI:** 10.31857/S003118472501003X, **EDN:** UMQNKO

Наземные моллюски *Succinea putris* Linnaeus, 1758 относятся к семейству Succineidae (янтарки). Этот вид распространен по всей Европе, кроме Средиземноморья, а также в Сибири (Prokhorova et al., 2020). Его обычные места обитания – это пойменные и низинные луга, кустарники и т. п. Особая известность янтарок связана с их уникальным паразитом – спороцистами трематод рода *Leucochloridium*.

Тело этих спороцист представляет собой стolon, центральная часть которого находится в гепатопанкреасе улитки (Ataev et al., 2024). От него отходят отростки, которые

по мере созревания приобретают видоспецифичную окраску. Рисунок пигментации, наряду с характерными движениями отростков, делает их похожими на личинок насекомых. Сами отростки могут проникать в щупальца моллюсков, что делает их хорошо заметными для птиц, которые склёвывают их и заражаются расположенными внутри отростков метацеркариями. Зрелые отростки также способны самостоятельно выходить во внешнюю среду через разрывы в наружных покровах моллюска.

На протяжении многих лет мы проводили изучение видового разнообразия и биологии спороцист рода *Leucochloridium* (Атаев и др., 2013; Атаев, Токмакова, 2015; Ataev et al., 2016; Usmanova et al., 2023; Ataev et al., 2024 и др.). Однако при вскрытии заражённых моллюсков основное внимание обращали на партенит, имеющих зрелые отростки. И лишь в последние годы стали проводить полное паразитологическое вскрытие с целью обнаружения спороцист, находящихся на ранних стадиях развития. При этом, кроме партенит трематод, в улитках были описаны трематоды других родов, а также паразиты, относящиеся к другим типам многоклеточных, и даже протисты. В составе паразитофауны *Succinea putris* обнаружено десять видов, описанию которых и посвящена эта статья.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *Succinea putris* L., 1758 были собраны в 2022–2024 гг. в Удельном парке Санкт-Петербурга (60°00'24.4"N, 30°18'41.1"E); в 2018–2023 гг. – на территории посёлка Вырица (59°24'42.3"N, 30°19'08.1"E) и города Бокситогорск (59°28'27.2"N, 33°47'58.9"E) Ленинградской области.

Предварительно заражённость моллюсков выявляли при их вскрытии под стереомикроскопом Leica M165C, Leica M125. Для определения обнаруженных паразитов использовали тотальные и гистологические препараты, а также методы генотипирования.

Виды спороцист трематод рода *Leucochloridium* определяли по форме и окраске зрелых отростков (Zhukova et al., 2014; Ataev et al., 2016; Usmanova et al., 2023). В ряде случаев для видовой идентификации молодых партенит, не имеющих окрашенных отростков, проводили молекулярно-генетический анализ с использованием в качестве маркера участка кластера генов рДНК (фрагмент 18S–ITS1–5.8S–ITS2–фрагмент 28S) (Ataev et al., 2016; Usmanova et al., 2023).

Обнаруженных при вскрытии метацеркарий трематод, личинок нематод, цестод и мух фиксировали в 70% этаноле. Для окраски тотальных препаратов метацеркарий использовали квасцовый кармин. Микрофотографии личинок нематод и мух получены с использованием стереомикроскопа Leica M165C с камерой Leica DFC 290 (Leica, Germany).

Изучение кокцидий проводили на временных препаратах тканей улиток в режиме дифференциально-интерференционного контраста, а также на мазках, окрашенных гематоксилин-эозином (микроскоп Leica DM 5000). Микрофотографии кокцидий, личинок метастод и метацеркарий были получены с помощью камеры Truechrome 4K Pro (Tucsen, China).

Для уточнения видовой принадлежности метацеркарий *Brachylaima mesostoma* также проводилось генотипирование ( $n = 2$ ). Для этого из тканей личинок выделяли тотальную ДНК с использованием коммерческого набора ДНК-сорб-С-М (AmpliSens, Россия) согласно инструкции производителя. Генотипирование осуществляли по участку рДНК (фрагмент 18S–ITS1–5.8S–ITS2–фрагмент 28S) по описанному ранее протоколу (Usmanova, Prokhorova, 2023). ПЦР-продукты из геля выделяли при помощи коммерческого набора Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega, США). Секвенирование по Сэнгеру проводили в коммерческой фирме ЗАО Евроген. Анализ, сборку и выравнивание последовательностей проводили с использованием программ BioEdit v. 7.2.5 (Hall, 1999) и MEGA v. 10.2.4 (Kumar et al., 2018).

Филогенетическая реконструкция была выполнена по участку рДНК, включающему частичные последовательности гена 5.8S рДНК и ITS2 (длина выравнивания 543 п.н.). Математическая модель для расчета генетических дистанций была выбрана с использованием критерия Акаике в программе jModelTest v. 2.1.7 (Darriba et al., 2012). Филогенетическую реконструкцию методом максимального правдоподобия (ML) осуществляли с использованием двухпараметрической модели Джукса–Кантора (Jukes, Cantor, 1969) в программе MEGA v. 10.2.4 (Kumar et al., 2018). Бутстреп-поддержка была рассчитана на основе 1000 реплик (Felsenstein, 1985). В качестве внешних групп использовали представленные в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>) нуклеотидные последовательности трематод. Номера последовательностей представлены на рис. 2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Трематоды рода *Leucochloridium*.** В моллюсках *Succinea putris*, собранных на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области, были обнаружены спороцисты трёх видов трематод рода *Leucochloridium*: *L. paradoxum*, *L. perturbatum*, *L. vogtianum*.

Для дочерних спороцист *L. paradoxum* характерно наличие 1–3 зрелых отростков (количество неокрашенных отростков может достигать 10 и более), окрашенных в полосы зелёного, белого и чёрного цветов (рис. 1А). Гораздо реже в улитках отмечалось 4 и более зрелых отростков. Однако при анализе таких явлений необходимо учитывать, что они могут представлять собой случаи множественного заражения моллюсков несколькими спороцистами.

Спороцисты *L. perturbatum* также образуют 1–3 зрелых отростка, но окрашенных в поперечные полосы коричневого и бледно-жёлтого цветов (рис. 1А). Лишь в одной улитке было обнаружено 10 зрелых отростков, которые, очевидно, принадлежали нескольким спороцистам.

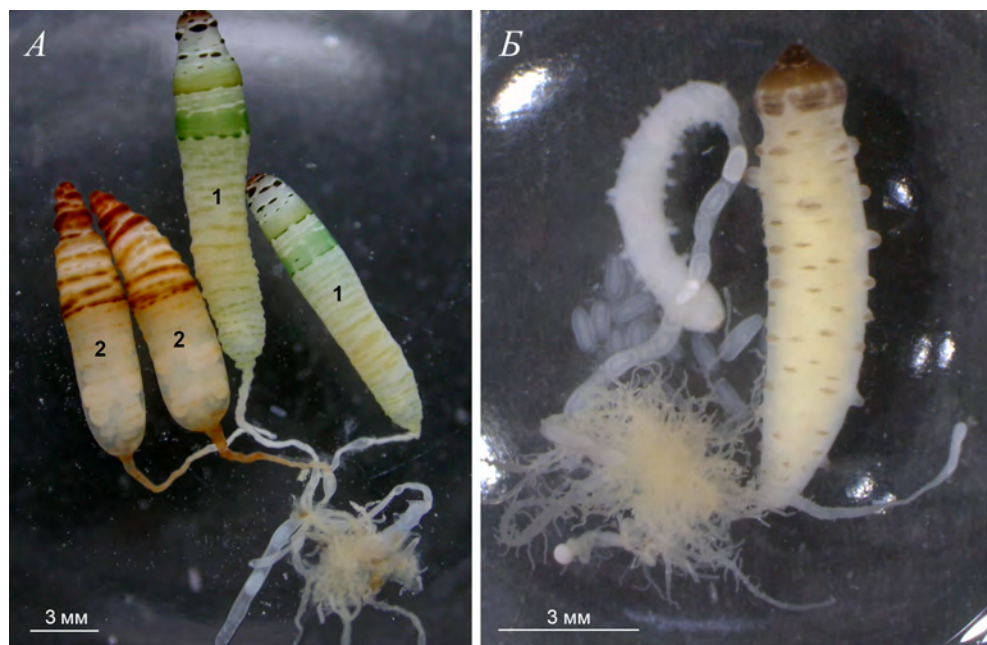
У отростков спороцист *L. vogtianum* дистальная часть окрашена в коричневый цвет, но наиболее характерным признаком этого вида являются латерально расположенные на поверхности отростка папиллы, также несущие коричневый пигмент (рис. 1Б). Количество зрелых отростков у спороцист этого вида не превышает 1–2. При этом случаев паразитирования нескольких партенит *L. vogtianum* в одном моллюске не обнаружено.

Для оценки природной заражённости сукциней партенитами рода *Leucochloridium* с мая по сентябрь 2018–2023 годов были вскрыты 1080 улиток бокситогорской и вырицкой популяций. Так как по морфологическим признакам можно определить вид спороцист только при наличии у них зрелых отростков, все данные о заражении улиток молодыми партенитами *Leucochloridium* были объединены. Общая экстенсивность инвазии составила 8.1%. Всего в 76 заражённых моллюсках обнаружено 80 спороцист рода *Leucochloridium*. Среди них отмечены: 41 незрелая спороциста (вид не определен), 28 – *L. paradoxum*, 6 – *L. perturbatum* и 5 – *L. vogtianum*. Кроме того, обнаружены 3 случая двойного заражения с участием двух спороцист *L. paradoxum*, а также один случай паразитирования спороцисты *L. perturbatum* и молодой спороцисты *Leucochloridium* (вид не определен).

В Удельном парке Санкт-Петербурга экстенсивность инвазии янтарок ( $n = 476$ ) партенитами рода *Leucochloridium* (представленными только *L. paradoxum* и *L. perturbatum*) заметно уступала значениям этого показателя в Ленинградской

области и не превышала 1–3%. Важно отметить, что в течение года это значение в каждом месте сбора держится примерно на одном уровне (Атаев и др., 2023).

Таким образом, в моллюсках *Succinea putris* на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области обнаружено три вида спороцист рода *Leucochloridium* (*L. paradoxum*, *L. perturbatum*, *L. vogtianum*). При этом отмечались случаи совместного паразитирования как партенит одного вида, так и различные комбинации с участием разных видов (рис. 1А). Однако нам не удалось выявить множественное заражение улитки спороцистами трех видов *Leucochloridium*, как это было отмечено ранее (Атаев et al., 2016).



**Рисунок 1.** Спороцисты трематод рода *Leucochloridium*:  
А – *Leucochloridium paradoxum* (1), *L. perturbatum* (2); Б – *L. vogtianum*.

**Figure 1.** Sporocysts of trematodes of the genus *Leucochloridium*:  
А – *Leucochloridium paradoxum* (1), *L. perturbatum* (2); Б – *L. vogtianum*.

Кроме спороцист рода *Leucochloridium*, в сукцинеях регулярно обнаруживались метацеркарии, которые ранее также относили к видам этого рода. Однако на протяжении мая–октября 2023 г., при более тщательном изучении паразитофауны улиток в Удельном парке, выяснилось, что эти метацеркарии относятся к другим семействам. Общая экстенсивность заражения ими составила 7.58% ( $n = 475$ ). Последние различались по размерам – в основном встречались мелкие ( $< 750 \times 270$  мкм), но примерно у трети заражённых улиток обнаружены более крупные метацеркарии ( $> 1000 \times 650$  мкм). По морфологическим признакам мы определили их как виды *Brachylaima mesostoma* Rudolphi, 1803 (Brachylaimidae) и *Pseudoleucochloridium soricis* Soltys, 1952



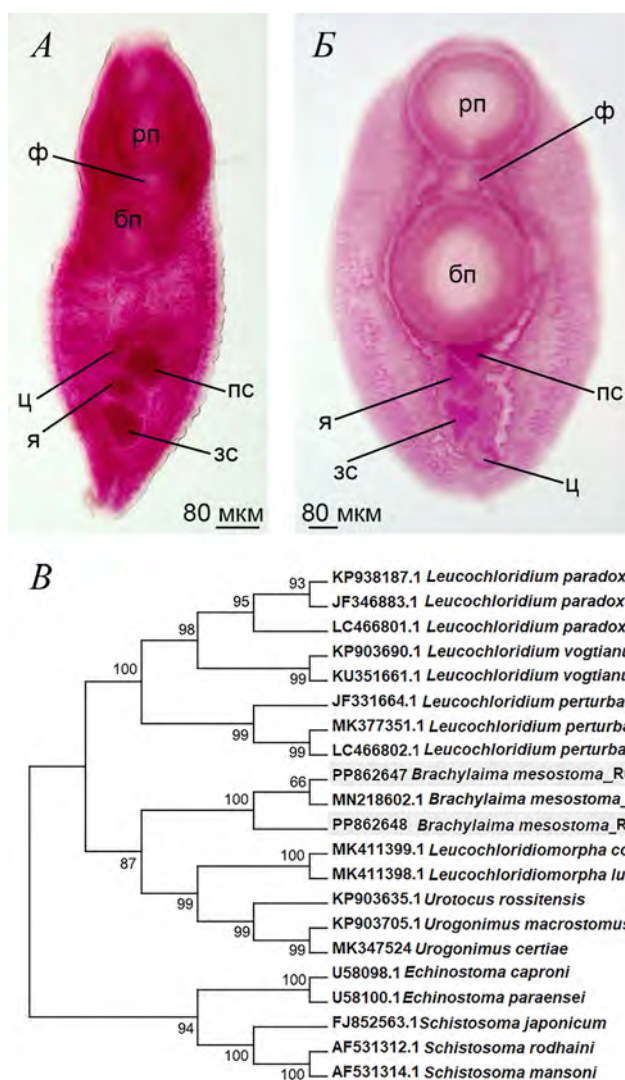
(Panopistidae) соответственно. Также было отмечено 4 случая двойных заражений, представленных личинками этих видов.

Церкариумы брахилимид, вышедшие из улиток, могут оставаться жизнеспособными до нескольких суток (Соболева, 1986). При этом они активно пытаются прикрепиться к наземным моллюскам того же или других видов. Далее через отверстие мочеточника личинки пробираются в почку второго промежуточного хозяина, где и происходит дальнейшее развитие метацеркарий.

**Метацеркарии *Brachylaima mesostoma* Rudolphi, 1803 (семейство Brachylaimidae)** обычно локализуются в почке, мочеточнике и перикарде, реже в мантийном воротничке и гепатопанкреасе. Важно отметить, что многие метацеркарии были подвижны, а у некоторых личинок кишечник был заполнен клетками хозяина. Максимальная экстенсивность заражения улиток метацеркариями *B. mesostoma* достигала в конце лета 15–20%. При этом интенсивность инвазии в начале лета обычно не превышала 1–2 метацеркарии на улитку, но в августе–сентябре возрастала до 10–16. Средние размеры метацеркарий *B. mesostoma* составляют  $700 \times 270$  мкм (рис. 2А). На их покровах расположены многочисленные шипики. Для личинок характерны субтерминально расположенная ротовая ( $160 \times 112$  мкм) и брюшная присоски ( $113 \times 121$  мкм). Пищевод не выражен, от крупной глотки ( $100 \times 70$  мкм) отходят ветви кишки, которые под острым углом направляются к переднему концу тела, где разворачиваются и, не образуя изгибов, достигают заднего конца тела. Гонады расположены в одну линию: между двумя округлыми семенниками ( $85 \times 59$  мкм) локализуется небольшой яичник ( $60 \times 40$  мкм). Сумка цирруса имеет размер  $66 \times 23$  мкм. Половое отверстие находится на уровне переднего семенника. Зачатки желточников залегают в виде плотных клеточных тяжей с внешней стороны кишечных ветвей, тянутся от нижней границы брюшной присоски до переднего семенника.

В результате генотипирования метацеркарий ( $n = 2$ ) были получены нуклеотидные последовательности рДНК длиной 1243 п.н. (GenBank PP862648.1, PP862647.1). Последовательность ITS1–5.8S–ITS2 на 99.99% гомологична представленным в GenBank последовательностям *B. mesostoma*. Средняя внутривидовая дистанция исследованных образцов с представителями *B. mesostoma*, собранными на территории Польши и Чехии, составляет 0.0016. Согласно литературным данным, средняя межвидовая дистанция для рода *Brachylaima* по участкам рДНК, включающим ITS2, составляет 0.094 (Heneberg et al., 2016). У представителей семейства средняя межвидовая дистанция по данному участку генома варьирует от 0.028 у рода *Leucochloridium* до 0.27 у рода *Postharmostomum* (Valadão et al., 2018). Таким образом, исследованные образцы метацеркарий относятся к виду *Brachylaima mesostoma*.

Одна из двух генотипированных метацеркарий имеет уникальный гаплотип (GenBank P862648). Гаплотип второй метацеркарии (GenBank P862647) совпадает с гаплотипом спорист (GenBank MN218602) из моллюсков *Sepaea* spp., собранных в центральной и северной Польше (Żbikowska et al., 2020). Для филогенетической реконструкции с полученными нуклеотидными последовательностями был использован участок рДНК, включающий частичную последовательность гена 5.8S и ITS2. На филогенетической реконструкции все образцы *Brachylaima mesostoma* объединяются в единую кладу (рис. 2Б).



**Рисунок 2.** Метацеркарии *Brachylaima mesostoma* (А), *Pseudoleucochloridium soricis* (Б); В – филогенетическая реконструкция, выполненная методом максимального правдоподобия (ML) по нуклеотидной последовательности участка 5.8S–ITS2 рДНК (543 п.н.) с использованием модели Джукса–Кантора. Указаны значения апостериорных вероятностей для 1000 реплик. Указаны номера использованных последовательностей в GenBank. Выделены последовательности, полученные в данном исследовании. бп – брюшная присоска, зс – задний семенник, к – кишечник, пс – передний семенник, рп – ротовая присоска, ф – фаринкс, ц – циррус, я – яичник.

**Figure 2.** Metacercariae of *Brachylaima mesostoma* (A), *Pseudoleucochloridium soricis* (B); B – Phylogenetic reconstruction performed by the maximum likelihood (ML) method based on the partial region of 5.8S–ITS2 rDNA (543 bp) using the Jukes–Cantor model. Number at the branch nodes percentage bootstrap support for 1000 replicates Numbers of used sequences from GenBank are shown. The sequences obtained in this study are highlighted. бп – ventral sucker, зс – posterior testis, к – intestine, пс – anterior testis, рп – oral sucker, ф – pharynx, ц – cirrus, я – ovary.



**Метацеркарии *Pseudoleucochloridium soricis* Soltys, 1952 (Panopistidae)** были обнаружены в перикарде, мочеточнике и почке моллюсков *Succinea putris*. Впервые достоверно зарегистрированы в сентябрьской пробе 2024 г. ( $n = 4$ ), экстенсивность инвазии составила 11%. При этом интенсивность заражения не превышала 2–3 метацеркарии на одного моллюска.

Тело метацеркарии овальное ( $1162 \pm 46 \times 732 \pm 34$  мкм) (рис. 2Б). Шипики отсутствуют. Ротовая присоска ( $292 \pm 18 \times 326 \pm 13$  мкм) расположена терминально. Брюшная присоска ( $373 \pm 16 \times 358 \pm 22$  мкм) крупнее ротовой и занимает экваториальное положение. Фаринкс находится между присосками перед бифуркацией кишечных стволов. Пищевод отсутствует. Позади брюшной присоски располагается передний семенник ( $69 \pm 5 \times 114 \pm 11$  мкм). Яичник ( $68 \pm 2 \times 96 \pm 8$  мкм) лежит между семенниками. Задний семенник ( $87 \pm 8 \times 95 \pm 6$  мкм) крупнее переднего и находится позади яичника. Гонады расположены в линию, друг за другом и лежат между кишечными ветвями. Сумка цирруса ( $101 \pm 8 \times 39 \pm 3$  мкм) находится за задним семенником. Половое отверстие расположено субтерминально. Кишечные стволы доходят до конца тела. Желточные фолликулы лежат в заднем конце тела, по бокам от кишечных стволов, доходят до задней части брюшной присоски. Отмеченные морфологические признаки позволяют отнести данную метацеркарию к виду *P. soricis* (Pojmańska, 2002).

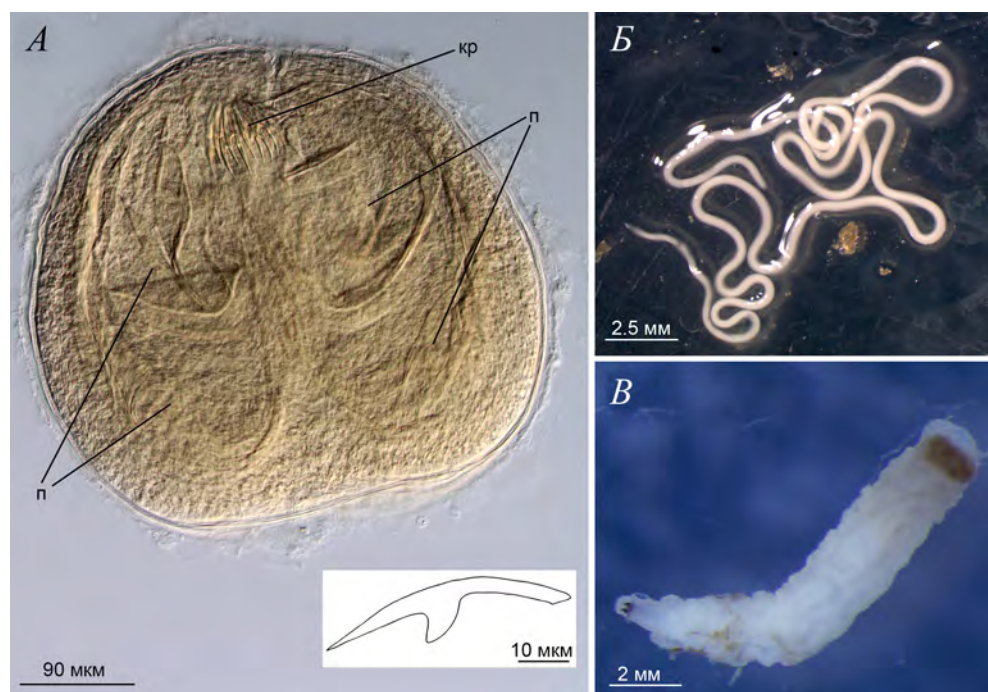
**Метастоды *Monocercus* sp. (Dilepididae).** 8 улиток *Succinea putris* из Удельного парка Санкт-Петербурга оказались заражёнными цестодами (рис. 3А). Из них 5 улиток были собраны в августе 2023 г., а 3 улитки – в мае–июле 2024 г. Виды этого рода известны как гельминты грызунов (землероек). Половозрелые стадии *Monocercus* sp. паразитируют в тонкой кишке бурозубок рода *Sorex* (Korneva et al., 2011; Ишигенова, Корниенко, 2013). Цистицерокоиды обнаружены под наружным эпителием моллюсков в районе гепатопанкреаса и лёгкого. Обычно в улитках отмечалось по одной метастоде, лишь одна улитка содержала 5 личинок. Их диаметр составил  $408.5 \pm 15.7$  мкм ( $n = 5$ ). На сколексе расположены 4 присоски, покрытые мелкими шипиками. Кроме них сколекс вооружен 16–20 (чаще 18) крючьями диорхоидного типа (хотя по пропорциям ближе к нитидоидному), которые расположены в два ряда. Размеры (мкм) крючьев переднего ряда составили: общая длина  $50.6 \pm 1.4$ , длина лезвия  $27.4 \pm 1.3$ , длина рукоятки  $25.1 \pm 0.8$ , длина корневого отростка  $10.9 \pm 0.4$ . Размеры (мкм) крючьев второго ряда составили: длина  $53.5 \pm 0.8$ , длина лезвия  $29.0 \pm 0.7$ , длина рукоятки  $26.1 \pm 0.9$ , длина корневого отростка  $9.8 \pm 0.3$ .

**Нематоды семейства *Mermithidae*.** Среди моллюсков *Succinea putris*, собранных в посёлке Вырица в июле 2022 г., одна особь была заражена личинкой нематоды. В качестве паразитов лёгочных моллюсков описаны нематоды семейств Alloionematidae, Rhabditidae и Mermithidae (Barker, 2004). Длина представителей первых двух семейств не превышает 2 мм, а мермитиды достигают 1–10 и даже 30 см. Размеры обнаруженной личинки составили  $65 \times 1.8$  мм (рис. 3Б), что позволяет отнести её к мермитидам.

Представители этого семейства широко известны как паразиты членистоногих. Гораздо реже мермитиды (роды *Mermis* и *Hexamermis*) встречаются при вскрытии гастропод. Однако последние обычно определяются как паратенические хозяева нематод, дефинитивными хозяевами которых также являются членистоногие (Barker,

2004). Мермитиды моллюсков и членистоногих паразитируют на ларвальной стадии, а имаго обычно являются свободноживущими обитателями почвы. Среди паразитов янтарок описан вид *Hexamermis albicans* (Chitwood, Chitwood, 1937).

**Личинки двукрылых *Pherbellia* sp. (Sciomyzidae).** В моллюсках, собранных в июле 2023 г. в Бокситогорске (1 особь) и Вырице (4 особи), были обнаружены личинки мух рода *Pherbellia* второго ( $n = 4$ ) и третьего ( $n = 1$ ) возрастов. Эти личинки являются паразитоидами, питаются тканями моллюсков. Размеры личинок составили 10.4–14.8 мм (рис. 3В). У заражённых улиток наблюдались сильные повреждения тканей гепатопанкреаса.



**Рисунок 3.** Метацистода *Monocercus* sp. (А), нематода семейства Mermithidae (Б), личинка мухи *Pherbellia* sp. (В). кр – крючья, п – присоска.

**Figure 3.** Metacestode *Monocercus* sp. (A), nematode of the Mermithidae family (Б), larva of the fly *Pherbellia* sp. (В). кр – hooks, п – sucker.

Среди представителей этого рода, паразитирующих в янтарках, наиболее известны *Ph. schoenherri*. Они встречаются в Палеарктике. Самки откладывают яйца на скорлупу моллюсков семейства Succineidae, в том числе *Succinea putris*. Образовавшиеся личинки поедают животное и окукливаются внутри панциря. Муха *Ph. schoenherri* – широко распространенный вид с длительным периодом полета. Летает в основном с апреля по октябрь, но во многих европейских странах встречается круглый год как в сухих, так и во влажных местах обитания (Bratt et al., 1969; Garonov, 2016).

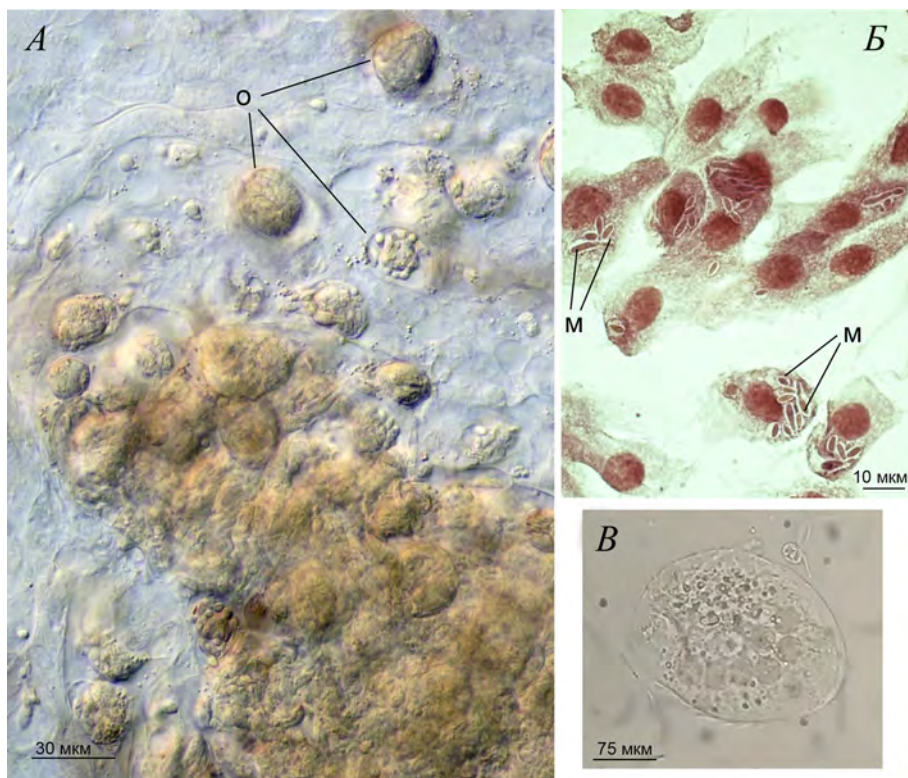
**Кокцидии *Klossia* sp. (Apicomplexa: Eucoccidiorida).** В Удельном парке Санкт-Петербурга в июне 2022 г. в четырёх улитках, а в сентябре 2023 г. – в одной особи были обнаружены одноклеточные паразиты – представители Apicomplexa. Протисты были представлены ооцистами, находящимися на ранних стадиях развития (содержат споробласты), и внутриклеточными мерозоитами (рис. 4А, 4Б). Гамонтов и гамет найти не удалось. В основном паразиты располагались внутри почки, реже в районе лёгкого. Диаметр ооцист варьировал от 20 до 30 мкм, что свидетельствует о начальных этапах их формирования. Размеры развивающихся внутри ооцист споробластов составляют в среднем 6 мкм. Длина мерозоитов составляет от 3 до 5 мкм. Локализация, форма и размеры ооцисты и зооидов позволяют предположить их принадлежность к виду рода *Klossia*, представители которого известны как паразиты наземных pulmonat (Moltmann, 1980). Непосредственно в улитках *Succinea putris* ранее были описаны *Klossia helicina* (Grell, 1973). Заражение этим паразитом происходит в результате заглатывания моллюском спороцист. Спорозоиты выходят из спороцисты в кишечнике моллюска и проникают через кишечный эпителий в гемоцель. С током гемолимфы они достигают почки и внедряются в её эпителиальные клетки. После циклов мерогонии происходит гамогония и образовавшиеся гаметы образуют зиготы, которые развиваются в ооцисты. В последних формируется более сотни споробластов, которые покрываются собственными оболочками и становятся спороцистами. Внутри каждой спороцисты происходит ядерное деление, в результате чего формируется четыре спорозоида. После этого тонкая оболочка ооцисты разрушается, и спороцисты через почечные каналы выходят наружу вместе с экскретами почек.

**Инфузории подтипа *Intramacronucleata*.** В пищеварительном тракте одной янтарки из Удельного парка Санкт-Петербурга в мае 2024 г. был обнаружен активный трофозоит инфузории, морфологически сходный с представителями родов *Bryometopus*, *Colpidium*, *Plagiopyla*, относящихся к подтипу *Intramacronucleata* (рис. 4В). Несмотря на многочасовое нахождение инфузории внутри зоба моллюска, трофозоит оставался жизнеспособным, активно двигался с помощью многочисленных ресничек. Инфузории обладают крупным телом (250 × 200 мкм), покрытым сближенными кинетами. Небольшой перистом расположен продольно.

Отмеченные признаки не позволяют более точно определить систематическое положение этого протиста. В качестве примера инфузорий со схожей биологией можем рассмотреть представителей рода *Colpoda*, некоторые виды которого обитают в наземных улитках, а свободноживущие стадии развиваются в почве (Reynolds, 1936). Для этих инфузорий показана способность обитать в различных участках кишечника моллюсков и выходить во внешнюю среду с экскрементами последнего как в инцистированном виде, так и на трофической стадии. Однако в условиях сухой почвы трофозоиты быстро погибают. В инцистированном виде инфузории остаются жизнеспособными на протяжении многих месяцев. Так, цисты *Colpoda steini* в лабораторных условиях (при комнатной температуре и низкой влажности) выживают до 10 месяцев (Reynolds, 1936).

Завершая описание паразитофауны моллюсков *Succinea putris*, отметим, что заражение улиток парентитами и (или) метацеркариями трематод не препятствовало множественной инвазии с другими паразитами независимо от их систематического

положения. В результате двойное заражение партенитами могло дополняться метацеркариями других видов трематод либо паразитами других таксонов.



**Рисунок 4.** Протисты, паразитирующие в *Succinea putris* (А–Б): А – ооцисты кокцидий *Klossia* sp. на разной стадии развития. Б – мерозоиты *Klossia* sp. внутри клеток почки; В – инфузория подтипа Intramacronucleata. м – мерозоиты, о – ооцисты со споробластами и спороцистами.

**Figure 4.** Protists parasitizing *Succinea putris* (A–B). А – oocysts of coccidia *Klossia* sp. at different stages of development. Б – merozoites of *Klossia* sp. inside kidney cells, В – ciliate of the subtype Intramacronucleata. m – merozoites, о – oocysts with sporoblasts and sporocysts.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведение полного паразитологического вскрытия моллюсков *Succinea putris* значительно расширило наши представления об организмах, использующих их в качестве хозяев. Всего нами обнаружено десять видов паразитов: пять видов трематод (спороцисты *Leucochloridium paradoxum*, *L. perturbatum*, *L. vogtianum*, метацеркарии *Brachylaima mesostoma* и *Pseudoleucochloridium soricis*), по одному виду цестод (*Monocercus* sp.), нематод семейства Mermithidae и насекомых (*Pherbellia* sp.), а также два вида протистов – кокцидии (*Klossia* sp.) и инфузории подтипа Intramacronucleata. При этом два вида трематод, а также цестоды, нематоды и насекомые представлены ларвальными стадиями.



Важно отметить, что обнаруженные паразиты хорошо известны для узких специалистов, однако обычно они изучаются без упоминания об остальных обитателях сукциней. Это касается и наших исследований, в которых мы подробно изучали спороцист рода *Leucochloridium*, но не замечали других паразитов улиток.

Курьёзным исключением являются метацеркарии *Brachylaima mesostoma* и *Pseudoleucochloridium soricis*, которые ранее часто отмечались нами при вскрытии янтарок, но ошибочно также относились к личинкам марит рода *Leucochloridium*.

Все обнаруженные виды паразитов зачастую составляют различные комбинации множественного заражения между собой. Подробно это было изучено нами для спороцист рода *Leucochloridium*. В одном моллюске *Succinea putris* могут развиваться до 5–7 дочерних спороцист одного вида, каждая из которых образована в результате метаморфоза отдельного мирацидия (Атаев et al., 2024). Также в одном хозяине могут встречаться партениты двух и даже трех видов этого рода (Атаев et al., 2016; Usmanova et al., 2023).

В случае множественного заражения моллюсков *Succinea putris* спороцистами двух и даже трёх видов *Leucochloridium* видимых нарушений в их развитии и размножении не отмечалось. Все они способны сформировать зрелые отростки, заполненные инвазионными метацеркариями. Важно отметить, что внешне такие разнородные комбинации партенит на ранних этапах развития не отличаются от заражений (см. выше), представленных несколькими спороцистами одного вида этого рода (каждая из которых развивается в результате пенетрации одного мирацидия). Во всех вариантах партениты составляют единственную генерацию дочерних спороцист.

При этом такие комбинации часто дополняются метацеркариями других трематод. В наших сборах это были *Brachylaima mesostoma*, реже *Pseudoleucochloridium soricis*. Остальные виды вновь выявленных паразитов *Succinea putris* встречались в единичных количествах. Но, возможно, это обусловлено относительно небольшим сроком проведения полного паразитологического вскрытия этих улиток.

К сожалению, имеется мало опубликованных сведений о множественном заражении моллюсков, включающих не относящиеся к трематодам виды. Чаще авторы описывают двойные и тройные трематодные инвазии (Dönges, 1972; Lim, Heyneman, 1972; Combes, 1982; Mouahid, Mone, 1990; Атаев, Добровольский, 1992; Атаев et al., 2016). При этом описываются различные варианты последствий таких заражений. Антагонистические отношения, приводящие к подавлению развития одного из паразитов, обычно складываются между видами, один из которых является редиоидным.

При этом агрессия таких партенит может проявляться как в отношении спороцистоидных, так и редиоидных видов. Особенно это заметно в условиях *in vitro* (Loker et al., 1999; Атаев, 2014). Одними из наиболее агрессивных являются представители рода *Echinostoma*, редии которых питаются партенитами различных трематод. Эту особенность даже предполагалось использовать для организации биологического контроля за распространением опасных трематодозов на внутримоллюсковой стадии (Lie et al., 1968), – например, хищных партенит рода *Echinostoma* в борьбе против человеческих шистосом (Moravec et al., 1974 и др.).

Менее изучены последствия паразитирования метацеркарий для моллюсков-хозяев, хотя они могут быть для них даже более летальны, чем развитие партенит (Атаев,

2023). Также известны случаи подавления одного вида партенит при совместном паразитировании спористоидных видов. В таких взаимных контактах исключены случаи прямого хищничества, и возникают более сложные комбинации трематодных инвазий, тем не менее, приводящие к стагнации в развитии и даже гибели одного из паразитов (Machado et al., 1988).

Высокая патогенность для пульмонат показана и для нематод. Особенно известен в этом отношении вид семейства Rhabditidae – *Phasmarhabditis hermaphrodita*, вызывающий летальную вирулентность улиток и слизней, экстенсивность заражения которых достигает 60% (Morand et al., 2004). На основе этого свойства в США разработан и даже применяется в некоторых штатах натуральный моллюскоцид (Denver et al., 2024).

Подобные факты показывают, что при анализе степени патогенности для моллюсков того или иного паразита, а тем более их комбинаций требуется изучение стратегии паразитирования каждого вида и взаимоотношений между ними и хозяином.

По сравнению с метазойными паразитами протисты относительно множественных заражений моллюсков отмечаются реже. Чаще среди них упоминаются микроспоридии, которые могут паразитировать не только в моллюсках, но и в партенитах и метацеркариях трематод (Sokolova et al., 2021). Данное явление гиперпаразитизма также предлагалось использовать для борьбы с опасными трематодозами.

К сожалению, на данном этапе исследования сложно привести достоверные сведения о частоте встречаемости разных паразитов *Succinea putris* и образуемых ими множественных заражений, так как представленный материал собирался нами в разные годы и в разных районах.

Выше отмечалось, что исследователи при изучении паразитофауны конкретных животных чаще обращают внимание только на паразитов конкретного таксона и игнорируют прочих обитателей. Полученные нами результаты позволяют предположить, что детальное изучение заражённости моллюсков может значительно расширить наши представления об их паразитах и описать новые комбинации множественных инфекций. Возможно, среди моллюсков такие явления более распространены у наземных улиток, которые в природе являются хозяевами для разнообразных паразитов, зачастую находящихся на разных этапах жизненного цикла.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в определении видов инфузорий О.А. Корниловой (РГПУ им. А.И. Герцена), нематод С.Э. Спиридонову (ИПЭЭ РАН), цестод К.В. Регель (ИБПС ДВО РАН), личинок мух А.А. Пржиборо (ЗИН РАН).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гранта РФ 22-74-00036.

#### 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

- Атаев Г.Л. 2014. Изучение дочерних генераций редий *Echinostoma caproni* (Trematoda) в условиях культивирования in vitro. Паразитология 48 (6): 423–429. [Ataev G.L. 2014. The study of daughter rediae *Echinostoma caproni* (Trematoda) in vitro cultivation. Parazitologiya 48 (6): 423–429. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Добровольский А.А. 1992. Развитие микрогемипопуляции редий *Philophthalmus rhionica* в моллюсках, природно-зараженных другими видами трематод. Паразитология 26 (3): 227–233. [Ataev G.L., Dobrovolskij A.A. 1992. Development of microhemipopulation of *Philophthalmus rhionica* rediae in molluscs naturally infected with other species of trematodes. Parazitologiya 26 (3): 227–233. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Добровольский А.А., Токмакова А.С. 2013. Размножение партенит трематод *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiidae). Паразитология 47 (2): 178–182. [Ataev G.L., Dobrovolskij A.A., Tokmakova A.S. 2013. Reproduction of trematode *Leucochloridium paradoxum* sporocysts (Trematoda: Leucochloridiidae). Parazitologiya 47 (2): 178–182. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Токмакова А.С. 2015. Сезонные изменения в биологии *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiomorphidae). Паразитология 49 (3): 200–207. [Ataev G.L., Tokmakova A.S. 2015. Seasonal changes in the biology of *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiomorphidae). Parazitologiya 49 (3): 200–207. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Усманова Р.Р., Токмакова А.С. 2023. Роль моллюсков *Succinea putris* в поддержании жизненного цикла трематод *Leucochloridium paradoxum*. VII Съезд паразитологического общества: итоги и актуальные задачи, Петрозаводск, 16–20 октября 2023, 32–33. [Ataev G.L., Usmanova R.R., Tokmakova A.S. 2023. The role of the *Succinea putris* mollusc in maintaining the life cycle of the *Leucochloridium paradoxum* trematode. VII Congress of the Parasitological Society: Results and Current Tasks, Petrozavodsk, October 16–20, 2023, 32–33. (in Russian)]
- Ишигенова Л.А., Корниенко С.А. 2013. Развитие цистицеркоиды *Monocercus arionis* (Cestoda, Dilepididae). Зоологический журнал 92 (11): 1–16. [Ishigenova L.A., Kornienko S.A. 2013. Development of cysticercoids in *Monocercus arionis* (Cestoda, Dilepididae). Zoological Journal 92 (11): 1–16. (in Russian)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413110068>
- Соболева Т.Н. 1986. Циклы развития трематод надсемейства Brachylaimoidea. В кн.: Гвоздев Е.В., Ждырка З. (ред.). Функциональная морфология личинок трематод и цестод. Алма-Ата, Наука, 70–75.
- Ataev G.L., Zhukova A.A., Tokmakova A.S., Prokhorova E.E. 2016. Multiple infection of amber *Succinea putris* snails with sporocysts of *Leucochloridium* spp. (Trematoda). Parasitology research 115 (8): 3203–3208. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5082-6>
- Ataev G.L., Usmanova R.R., Vinogradova A.A., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S. 2024. Development and reproduction of sporocysts of *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda). Invertebrate Biology 143 (4): e12443. <https://doi.org/10.1111/ivb.12443>
- Ataev G.L. 2023. Experimental study of the effect of *Echinostoma caproni* metacercariae on the survival of molluscs *Biomphalaria pfeifferi*. Amurian Zoological Journal 15 (4): 712–723. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-4-712-723>
- Barker G.M. 2004. Natural Enemies of Terrestrial Molluscs. UK, CABI Publishing, 320 p.
- Bratt A.D., Knutson L.V., Foote B.A., Berg C.O. 1969. Biology of Pherbellia (Diptera: Sciomyzidae). Cornell University Agricultural Experiment Station, New York State College of Agriculture, NY, Ithaca. Memoir. 404, 247 p.
- Chitwood B.G., Chitwood M.B. 1937. Snails as hosts and carriers of nematodes and Nematomorpha. The Nautilus 50: 130–135.
- Combes C. 1982. Trematodes: antagonism between species and sterilizing effects on snails in biological control. Parasitology 84 (4): 151–175. <https://doi.org/10.1017/S0031182000053634>
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods 9 (8): 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

- Denver D., Howe D.K., Colton A.J., Richart C.H., Mc Donnell R.J. 2024. The biocontrol nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* infects and increases mortality of *Monadenia fidelis*, a non-target terrestrial gastropod species endemic to the Pacific Northwest of North America, in laboratory conditions. *PLoS One* 19 (3): e0298165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298165>
- Dönges J. 1972. Double infection experiments with echinostomatids (Trematoda) in *Lymnaea stagnalis* by implantation of rediae and exposure to miracidia. *International journal for parasitology* 2 (4): 409–423. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(72\)90085-9](https://doi.org/10.1016/0020-7519(72)90085-9)
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Gaponov S. 2016. Fauna and bioecology of snail-killings flies (Diptera Sciomyzidae) in the Central black soil region of Russia. *Proceedings of Voronezh State University. Series Law.* 1: 54–63.
- Grell K.G. 1973. *Protozoology*. Heidelberg, Springer Berlin, 556 p.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Heneberg P., Sitko J., Bizo J. 2016. Molecular and comparative morphological analysis of central European parasitic flatworms of the superfamily Brachylaimoidea Allison, 1943 (Trematoda: Plagiorchiida). *Parasitology* 143: 455–474. <https://doi.org/10.1017/S003118201500181X>
- Jukes T.H., Cantor C.R. 1969. Evolution of protein molecules. In: Munro H.N. (ed.). *Mammalian protein metabolism*. New York, Academic Press, 21–132. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-12458-0>
- Korneva Zh.V., Kornienko S.A., Gulyaev V.D. 2011. Morphology and ultrastructure of reproductive organs of *Monocercus arionis* (Sibold, 1850) Villot, 1982 (Cestoda: Cyclophyllidae). *Inland Water Biology* 4 (1): 21–27. <https://doi.org/10.1134/S1995082910041029>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35 (6): 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lie K.J., Basch P.F., Heyneman D., Beck A.J. 1968. Implications for trematode control of interspecific larvae antagonism within snail hosts. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 62 (3): 299–319. [https://doi.org/10.1016/0035-9203\(68\)90081-3](https://doi.org/10.1016/0035-9203(68)90081-3)
- Lim H.K., Heyneman D. 1972. Intramolluscan inter-trematode antagonism: review of factors influencing the host-parasite system and its possible role in biological control. *Advances in parasitology* 10: 191–268. [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(08\)60175-x](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(08)60175-x)
- Loker E.S., Coustau C., Ataev G.L., Jourdan J. 1999. In vitro culture of rediae of *Echinostoma caproni*. *Parasite* 6 (2): 169–174. <https://doi.org/10.1051/parasite/1999062169>
- Machado S.M.P., Magalhães L.A., Artigas P.d.T., Cordeiro N.d.S., Carvalho J.F.d. 1988. Verificação de antagonismo entre larvas de schistosoma mansoni e larvas de outros digenea em biomphalaria tenagophila, molusco planorbídeo de criadouro natural situado na região de campinas, sp, brasil. *Revista De Saúde Pública* 22 (6): 484–488. <https://doi.org/10.1590/s0034-89101988000600003>
- Moltmann U.G. 1980. Light and electron microscopic studies on the merogony of *Klossia helicina* (Coccidia; Adeleidea) in snail kidney tissue cultures. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 62: 165–178.
- Morand S., Wilson M.J., Glen D.M. 2004. Nematodes (Nematoda) parasitic in terrestrial gastropods. In: Barker G.M. (ed.) *Natural enemies of terrestrial molluscs*. Cabi Publishing, UK, 525–558.
- Moravec F., Barus V., Risavy B., Yousif F. 1974. Observation on the development of two echinostomes, *Echinoparyphium recurvatum* and *Echinostoma revolutum*, the antagonists of human schistosomes in Egypt. *Folia Parasitologica* 21 (2): 107–126.
- Mouahid A., Mone H. 1990. Interference of *Echinoparyphium elegans* with the host-parasite system *Bulinus truncatus*–*Schistosoma bovis* in natural condition. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 84 (4): 341–348. <https://www.doi.org/10.1080/00034983.1990.11812478>
- Pojmańska T. 2002. Family Panopistidae Yamaguti, 1958. In: Gibson D.I., Jones A., Bray R.A. (eds.) *Keys to the Trematoda: V. 1*. Cabi Publishing, a division of CAB International and the Natural History Museum: Wallingford, Oxon – London, 61–64. <https://doi.org/10.1079/9780851995472.0061>



- Prokhorova E.E., Usmanova R.R., Ataev G.L. 2020. An analysis of morphological and molecular genetic characters for species identification of amber snails *Succinea putris* (Succineidae). Invertebrate zoology 17 (1): 1–17. <https://www.doi.org/10.15298/invertzool.17.1.01>
- Reynolds B.D. 1936. *Colpoda steini*, a facultative parasite of the land slug, *Agriolimax agrestis*. Journal of Parasitology 22 (1): 48–53. <https://doi.org/10.2307/3271896>
- Sokolova Y.Y., Overstreet R.M., Heard R.W., Isakova N.P. 2021. Two new species of unikaryon (Microsporidia) hyperparasitic in microphallid metacercariae (Digenea) from florida intertidal crabs. Journal of Invertebrate Pathology 182: 107582. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2021.107582>
- Usmanova R.R., Ataev G.L., Tokmakova A.S., Tsymbalenko N.V., Prokhorova E.E. 2023. Genotypic and morphological diversity of trematodes *Leucochloridium paradoxum*. Parasitology research 122 (4): 997–1007. <https://doi.org/10.1007/s00436-023-07805-7>
- Usmanova R.R., Prokhorova E.E. 2023. Finding of an unusually colored sporocyst of the genus *Leucochloridium* in a *Succinea putris* snail. Doklady Biological Science 511: 222–227. <https://doi.org/10.1134/S0012496623700473>
- Valadão M.C., Silva B.C.M., López-Hernández D., Araújo J.V., Locke S.A., Pinto H.A. 2018. A molecular phylogenetic study of the caecal fluke of poultry, *Postharmostomum commutatum* (= *P. gallinum*) (Trematoda: Brachylaimidae). Parasitology research 117 (12): 3927–3934. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-6102-5>
- Żbikowska E., Marszewska A., Cichy A., Templin J., Smorąg A., Strzała T. 2020. *Cepaea* spp. as a source of *Brachylaima mesostoma* (Digenea: Brachylaimidae) and *Brachylecithum* sp. (Digenea: Dicrocoeliidae) larvae in Poland. Parasitology research 119 (1): 145–152. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06516-2>
- Zhukova A.A., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S., Tsymbalenko N.V., Ataev G.L. 2014. Identification of species *Leucochloridium paradoxum* and *L. perturbatum* (Trematoda) based on rDNA sequences. Parazitologiya 48 (3): 185–192.

## PARASITOFAUNA OF SUCCINEA PUTRIS (MOLLUSCA: PULMONATA) IN THE TERRITORY OF ST. PETERSBURG AND LENINGRAD REGION

A. S. Tokmakova, E. E. Prokhorova, R. R. Usmanova, A. A. Kornienko, A. A. Vinogradova, E. A. Pchelenok, G. L. Ataev

**Keywords:** *Succinea putris*, trematodes, coccidia, ciliates, cestodes, nematodes, diptera.

### SUMMARY

During 2018–2024, the invasion of *Succinea putris* in St. Petersburg and the Leningrad Region was studied. The main attention was paid to the infection of snails with sporocysts of *Leucochloridium*. Three species of this genus were found: *L. paradoxum*, *L. perturbatum* and *L. vogtianum*. However, during the autopsy of *Succinea putris*, seven more species of parasites were noted, belonging to both trematodes and other groups of multicellular and even protists: ciliates of the Intramacronucleata subtype, coccidia *Klossia* sp., metacercariae of the trematodes *Brachylaima mesostoma* and *Pseudoleucochloridium soricis*, metacestodes *Monocercus* sp., nematodes of the Mermithidae family, dipteran larvae *Pherbellia* sp. In addition, various combinations of multiple infections formed by these parasites have been noted.

УДК 595.771:001.891.55

## МЕТОДЫ СБОРА И ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИМАГО КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA: CULICIDAE)

© 2025 А. Г. Мирзаева<sup>а, \*</sup>, Е. В. Панюкова<sup>б, \*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
ул. Фрунзе 11, Новосибирск, 630091 Россия

<sup>б</sup> Институт биологии Коми научного центра УРО РАН, ФИЦ  
ул. Коммунистическая 28, Сыктывкар, 167982 Республика Коми Россия

\* e-mail: agny01@mail.ru

\*\* e-mail: panjukova@ib.komisc.ru; panykova\_lena@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2024

После доработки 11.02.2025

Принята к публикации 14.02.2025

Выполнен обзор методов количественного учета имаго кровососущих комаров (Diptera: Culicidae), которые позволяют решать ряд важных задач, таких как выявление сезонной динамики численности видов, уточнение изменения доминирующих видов комаров под влиянием меняющихся биотических и абиотических факторов среды. Рассмотрены преимущества, особенности и недостатки различных методов количественных учетов Culicidae. Проведено сравнение методов количественных сборов кровососущих комаров в историческом аспекте, в работе использованы архивные фотографии. Наибольшее внимание уделено методам, которые апробированы авторами при количественных учетах кровососущих комаров в тундровой, таежной, лесостепной и степной природных зонах России.

**Ключевые слова:** имаго кровососущих комаров, оборудование и методы сбора, приманки, ловушки

**DOI:** 10.31857/S0031184725010041, **EDN:** UMMMKL

Роль комаров (Diptera: Culicidae) как кровососов усиливается в связи с возникновением новых природных очагов опасных арбовирусных инфекций. Важное значение при возникновении этих очагов имеют благоприятные климатические условия, наличие путей миграции перелетных птиц, широкое видовое разнообразие и высокий уровень численности комаров-переносчиков инфекций. Так, в конце прошлого и начале нового текущего столетия в связи с потеплением климата и увеличением численности полициклических видов комаров отмечено обострение эпидемиологической обстановки в Астраханской, Волгоградской областях и Краснодарском крае, вызванное распространением вирусов лихорадки Западного Нила (ЛЗН), Тягиня и Батайи (Федорова и др., 2004; Галимзянов и др., 2016; Молчанова и др., 2019). В 2004 г. выявлены маркеры вируса ЛЗН у грызунов, перелетных и оседлых птиц на территории южной и степной зон Западной Сибири в системе Карасукских и Чаноских озер (Кононова

и др., 2007), а также впервые – случаи заболевания ЛЗН людей в Новосибирской области (Терновой и др., 2007). Возникновение этой опасной вирусной инфекции совпало с выявленной вспышкой численности комаров *Coquillettidia richardii* Ficalbi, 1889 и *Culex modestus* Ficalbi, 1889 на территории Чановского стационара Института систематики и экологии животных РАН (Мирзаева и др., 2007).

В связи с этим мониторинговые исследования кровососущих комаров приобретают важное практическое значение (Федорова, Бородай, 2017), а выбор эффективных количественных методов сбора становится необходимым условием для решения практических и теоретических задач. Остается актуальной проблема сравнения результатов количественных данных, полученных при использовании разных методов сбора. Выявление структуры доминирующих видов комаров и объективной оценки их численности требует применения специализированных методик, адекватных поставленным задачам. Примером проведения унификации методов сбора кровососущих двукрылых может служить работа коллектива авторов (Детинова и др., 1978), однако в ней не были учтены современные методы количественного сбора с использованием новейших технических средств и приспособлений.

Практические задачи контроля численности Culicidae способствуют появлению новых методов оценки численности имаго. В литературе описывается оригинальный количественный учет имаго комаров с помощью устройства в виде сачка-сетки со съёмными мешочками, которое устанавливается на крыше автомобиля. Данный метод был разработан для сбора имаго комаров на больших территориях при движении транспортного средства по определённому маршруту, таким образом получали статистические результаты по численности имаго двукрылых после обработки водоемов ларвицидами (Timmermann, Becker, 2017). Методическим вопросам уделяется большое внимание в специализированных изданиях (Service, 1993; Silver, 2008; Becker et al., 2003, 2010, 2020; Будаева, Хицова, 2012). Методам количественного учета кровососущих двукрылых разных групп посвящено много работ (Бреев, 1958, 1963; Жукова, 1967; Мирзаева, Патрушева, 1972; Расницын, Косовских, 1983; Мирзаева, 2008), однако для кровососущих комаров отсутствует обобщающая сводка по сравнительной оценке количественных методов учета и их применению в различных ландшафтно-климатических условиях. Имеются современные публикации, которые посвящены качественному учету кровососущих двукрылых и изучению экологии семейств (Будаева, Хицова, 2012; Халин и др., 2021), однако в них не затронуты вопросы количественного учета. Сложности количественных учетов имаго связаны с разлетом от мест развития и свободным перемещением в воздушном пространстве. Установить относительную численность популяций отдельных видов достаточно сложно, и требуются специальные методы, оборудование и знания особенностей их экологии.

Целью данной работы стал обзор имеющихся в современной практике количественных методик сбора имаго кровососущих комаров. В задачи работы входили сравнительная оценка существующих в настоящее время методов количественного учета имаго сем. Culicidae, а также унификация имеющихся методов для конкретных природно-климатических зон.

#### ОБЗОР МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОГО СБОРА ИМАГО КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Все многообразие методов количественного учета имаго кровососущих комаров объединяется в три группы: 1) сбор на живую приманку; 2) сбор без применения приманок и ловушек (сбор сачком, пробиркой, эксгаустером со стен помещений,

с растительности, из роев и т.п.) и 3) сбор ловушками (углекислотными, световыми, электрическими, механическими и т.п.). Количество учетчиков также важно при использовании разных методов количественных сборов. Преимущественно отбор материала осуществляется одним учетчиком, но некоторые виды методов требуют большее число сборщиков. Каждая группа методов имеет свои преимущества и недостатки. Наиболее часто применяемые методы количественных учетов одним сборщиком – сбор на приманку («на себя») и ручной сбор сачком.

Для сравнения разных методов используются следующие характеристики: 1) уловистость, или количество собранного фактического материала в разных сборах; 2) степень сохранности экземпляров, или качество сбора; 3) влияние квалификации сборщика на результат, или умение собирать различными приспособлениями достаточное количество качественного материала; 4) выбор метода, который позволяет собирать статистически достоверные данные; 5) трудоемкость выполнения работ; 6) влияние на результат сборов погодных условий; 7) зависимость полученных результатов от числа проведенных сборов; 8) стоимость оборудования и расходных материалов; 9) безопасность использования метода и оборудования для сборщика. Общеизвестно, что кровососущие насекомые могут переносить различные инфекции, поэтому сборы «с себя» представляют потенциальную угрозу для учетчика в районах с распространением наиболее опасных арбовирусных инфекций, в таких регионах рекомендуется применять механические методы сбора и сбор на животное-приманку. Многочисленные методы количественного учета имаго кровососущих комаров объединены в три группы: сбор на живую приманку, сбор ловушками и сборы без приманок и ловушек (табл. 1).

**Таблица 1.** Методы получения количественных данных

**Table 1.** Methods for obtaining quantitative data

Тип сбора		
Сбор на живую приманку	Ручной сбор (сачком, пробирками, всасывателями)	Сбор ловушками
Сбор эксгаустером, пробирками с человека (20-минутные учеты – метод Гуцевича), сборы с животных (сачком, сетками, эксгаустером (всасывателем))	Кошение сачком по растительности	Ловушки с естественными аттрактантами
Сбор эксгаустером с человека, животного	Сбор со стен помещений пробирками, эксгаустером (всасывателем)	Ловушки с углекислотой («сухой лед», баллоны с углекислым газом)
Сбор сачком вокруг учетчика в течение определенного времени	Сбор сачком со съёмными мешочками на определенной площади (стен, потолков внутри помещений)	Электрические ловушки (световые, вентиляторы, всасыватели)
Сбор колоколом с приманкой-человеком с пятиминутной экспозицией (колокол Мончадского-Радзивиловской)	Сбор имаго из роев сачком	Механические ловушки (ловушка Малеза и др.)

В статье подробно описаны и проиллюстрированы группы сборов в ретроспективном аспекте с использованием архивных фотографий. При этом используются следующие понятия: относительная численность – общее число особей всех видов на единицу учета; относительная активность нападений – число особей одного вида за учетный период (максимальная активность нападений данного вида принимается за 100%); количественный учет – одномоментный сбор некоторого количества особей всех видов выбранным методом.

#### СБОР НА ЖИВУЮ ПРИМАНКУ

Наиболее распространенная группа методов количественного учета. Часто применяется для исследовательских и поисковых целей. К данной группе количественных методов сбора относятся приспособления с различными приманками, в качестве которых используют человека, птиц, коров, лошадей, кроликов. К данной группе относится метод Гуцевича – сбор с предплечья учетчика всех нападающих насекомых за 20 минут (Гуцевич и др., 1970). Сбор осуществляют пробирками с фиксирующей жидкостью или всасывателем (экспаустером).

Отлов ловушками с приманкой дает хорошие количественные и качественные результаты. Наиболее объективным методом количественного учета комаров ранее считались колокол Мончадского и Радзивиловской (Мончадский, Радзивиловская, 1947) и его модификации. Мы рекомендуем этот метод в качестве основного при оценке относительной численности имаго кровососущих комаров сем. *Culicidae*. Метод учета колоколом дает статистически точные результаты, кроме того, позволяет учесть всех нападающих кровососущих двукрылых и определить характер суточной активности в зависимости от погодных условий, причем погрешность связана исключительно с индивидуальными особенностями сборщика минимальна. На метод учета колоколом Мончадского, как на наиболее статистически достоверный при оценке нападающей части популяции комаров, особенно при ночных отловах, указывал Беклемишев (1970). Схема колокола подробно описана в «Руководстве по медицинской энтомологии» (Руководство..., 1974).

Мы использовали ряд модификаций в изготовлении купола колокола (рис. 1). Обручи изготавливали не из прочной негнущейся железной проволоки, а из гибкой двухмиллиметровой алюминиевой. Обручи не пришивали к куполу колокола, а перед началом работы с колоколом привязывали пришитыми к куполу завязками. По окончании работы обручи отвязывали, сгибали в виде круга, диаметр которого позволял при необходимости размещать его в рюкзаке. Колокол, помещенный в рюкзак, не создает неудобств при перемещениях сборщика, при маршрутных наблюдениях, при хранении в специально отведенных для этого местах.

Высота колокола нашей конструкции не ограничивается нижним обручем, а удлиняется по диаметру 30-сантиметровой полосой ткани – «оборкой», которая после опускания колокола на человека затягивается вовнутрь колокола с целью предотвращения вылета пойманных насекомых. При этом, в отличие от всех ранее рекомендованных указаний подвешивать колокол на ветвях дерева в лесу, оказалось удобнее подвешивать колокол на открытой поляне на специально установленной перекладине высотой от 2 м. Перекладину, с устойчивыми основаниями, можно изготовить из жердей толщиной до 10 см, вертикальные части перекладины прочно вкапываются в грунт. При высоте перекладины в 2 м длина прочного шнура составляет 4 м.



**Рисунок 1.** Колокол Мончадского для отлова кровососущих двукрылых насекомых.  
Фото А.Г. Мирзаевой.

**Figure 1.** Bell Monchadskyi for collection of blood – sucking Diptera. Photo by A.G. Mirzaeva.

За шнур поднимают и опускают колокол. Для протекания шнура в середину поперечной (горизонтальной) жерди вбивается кольцо из изогнутого гвоздя. После продевания шнура через кольцо на перекладине концы его связываются на куполе колокола. При проведении учета по данной методике необходимы два учетчика: один в качестве «приманки» размещается под колоколом на 5 минут, другой поднимает колокол перед началом учета и опускает его после пятиминутной экспозиции, а также проводит измерения метеорологических параметров среды. Оказавшись под колоколом, учетчик-«приманка» собирает сачком или эксгаустером всех привлеченных кровососущих комаров. При работе с этой конструкцией колокола можно обойтись без помощника, если учетная площадка стационарна и на ней установлена перекладина с колоколом и полевая метеостанция. Поднимать и опускать колокол можно с помощью шнура одному учетчику. Для этого на границе черты круга, куда опускается колокол (его нижний обруч), вбивается колышек, в который под острым углом



закрепляется изогнутый гвоздь для фиксации колокола в поднятом или опущенном положении. На шнуре завязывают две петли: нижняя петля делается на высоте шнура, соответствующей опущенному колоколу (который при закреплении этой петли на вбитом в почву колышке фиксируется в опущенном состоянии), верхняя петля (для фиксации колокола в поднятом состоянии) размещается соответственно на противоположном отрезке шнура. При работе с колоколом основную массу насекомых мы отлавливали небольшим сачком, при очень высокой численности насекомых сачки меняли, чтобы не допускать значительного повреждения отловленных кровососов. Оставшихся на стенках колокола насекомых собирали эксгаустером. Прячущиеся в складках колокола комары в сумеречные часы концентрируются на более освещенной стороне колокола, что облегчает их вылов. Сбор насекомых под колоколом можно производить автоматизированным эксгаустером (Трубников, 1969).

Позднее был предложен вариант колокола, изготовленного из темной материи, – колокол Березанцева (рис. 2). В куполе колокола имеется отверстие, куда вставляется небольшой садок из светлой ткани. При опущенном колоколе насекомые устремляются к свету и собираются в садке. Садки с собранными насекомыми заменяют при наполнении на пустые садки (Березанцев, 1959).



**Рисунок 2.** Колокол Березанцева для отлова кровососущих двукрылых насекомых. Фото Ю.А. Березанцева.

**Figure 2.** Bell Berezantcev for collection of blood – sucking Diptera. Foto by Yu.A. Berezantcev.

Преимущество колокола Березанцева – экономия времени, затрачиваемого на отлов насекомых. Кроме того, конструкция позволяет проводить учеты одному наблюдателю. Исследователи Бельтюкова и Архипова внесли небольшое изменение в указанный метод (более упрощенный вариант) – вместо садка в верхней части колокола они вставляли окошечко из мельничного газа, на котором собирались насекомые, и затем их вылавливали эксгаустером (Бельтюкова, Архипова, 1966, 1967).

Колокол Березанцева, несмотря на свои преимущества, имеет и отрицательные качества. С темным колоколом трудно работать в сумерки и ночью (например, при необходимости проведения круглосуточного учета). Если мелких насекомых легко выловить внутри белого колокола при наружном искусственном освещении (они скапливаются на самом освещенном участке), то это невозможно выполнить при работе с темным колоколом. На эти погрешности указывали и другие авторы (Скуфьин, 1973; Расницын, Бikuнова, 1970).

Для исключения погрешностей подобного типа сотрудниками Зоологического института (ЗИН РАН) был предложен модифицированный полог – ловушка для учета кровососущих двукрылых, нападающих на сельскохозяйственных животных (Веселкин и др., 1993). Основное положительное свойство данной ловушки состоит в том, что полог до момента отлова насекомых находится в свернутом состоянии, а скорость накрывания животного с налетевшими на него насекомыми составляет менее двух секунд. Этого времени достаточно для того, чтобы охватить всех насекомых, находящихся на животном и около него. Учетчиком может быть один человек. Данная конструкция полога заслуживает высокой оценки, т.к. полученные при ее использовании данные довольно объективны и достаточно достоверны, но полог громоздок, сложен по технологическому исполнению, кроме того, для проведения учета требуются прирученные животные (лошадь, корова).

Для стационарных наблюдений за сезонной активностью нападений имаго кровососущих комаров может быть применен метод отлова с помощью ловушки с приманкой – кроликом (Кункова, 2002; Кункова, Федорова, 2003).

Ловушка с кроликом состоит из четырех частей: садка в форме клетки (размером  $0.5 \times 0.3 \times 0.3$  м), чехла из мелкоячеистой сетчатой ткани с боковым рукавом – вершей (диаметром 0.1 м и длиной 0.5 м), проволоочного каркаса (ручки 0.7 м с кольцом диаметром 0.1 м) и съемного сетчатого мешочка (по размерам верши). При установке ловушки в клетку помещали взрослого кролика в специальном садке, после чего сверху клетку плотно закрывали на замок. На клетку надевали сетчатый чехол, низ которого закрепляли на дне клетки (в основании чехла имела резинка). Влёт комаров в клетку был возможен только через отверстие верши, которое удерживалось проволоочным каркасом или подпиралось палкой на высоте 0.7 м от поверхности. Внутри верши вставляли съемный мешочек, сшитый из сетчатой ткани. После 20-минутной экспозиции вход в ловушку закрывали и извлекали съемную часть верши с привлеченными на кролика имаго кровососущих комаров (рис. 3, 4). Для сравнения одновременно в 5 м от ловушки с кроликом проводили сбор имаго 20-минутным методом отлова «на себе» (Гуцевич и др., 1970). Модификацию метода Гуцевича «на себе» применяли для эколого-фаунистических сборов. Сбор нападающих имаго самок комаров вели при помощи пробирки объемом 5 мл, заполненной на треть 70% этиловым спиртом. Питающегося комара накрывали пробиркой со спиртом и фиксировали его. В одну пробирку собирали не более 10 экз. и отмечали время, потраченное на



сбор данного количества комаров. При высокой частоте нападения комаров отмечали время в секундах, затраченное на сбор десяти нападающих имаго, с последующим перерасчетом числа нападений за 20-минутный интервал (Панюкова, Канев, 2023).



**Рисунок 3.** Кролик в садке-ловушке. Фото Е.В. Панюковой.

**Figure 3.** Rabbit in a cage-trap. Photo by E.V. Panyukova.



**Рисунок 4.** Установка ловушки. Садок с кроликом закрыт чехлом из мелкоячеистой сетки с открытой боковой вершей, второе дно верши вынуто с собранными имаго (внизу слева). Фото Е.В. Панюковой.

**Figure 4.** Setting up a trap. The cage with a rabbit is covered with a fine mesh cover with an open side top; the second bottom of the top is taken out with collected adults (lower left). Photo by E.V. Panyukova.

Для учета комаров рода *Culex* наиболее подходящим служил метод учета на предплечье, но он может быть применен только до определенного предела численности нападающих самок комаров. Использование пробирки или экстаустера при численности более 80–90 особей, нападающих за 1 минуту, становится бесполезным из-за невозможности учесть все экземпляры. Метод определения продолжительности периода (в секундах или минутах), в течение которого на предплечье учетчика нападают 10 особей, при дальнейшем перерасчете на 20 минут учетного времени применим при высоком числе нападений.

При многолетнем изучении фауны и экологии различных компонентов гнуса в Сибири большинство сотрудников Биологического института СО АН СССР (ныне Институт систематики и экологии животных СО РАН) использовали преимущественно колокол Мончадского и энтомологический сачок (Патрушева, 1981; Мирзаева, Глущенко, 2008; Мирзаева, Ходырев, 2014).

#### СБОР ЛОВУШКАМИ БЕЗ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЖИВЫХ ПРИМАНОК

Данная группа методов широко используется для получения массовых сборов за короткий промежуток времени. Но эти методы имеют и недостатки – если ловушку в течение длительного времени не освобождать от собранного материала, то он может оказаться непригоден для дальнейших исследований. Живые насекомые оббивают чешуйки о края ловушек, погибают при скученности и загнивают в течение суток, если условия для развития микроорганизмов, находящихся на покровах насекомых, благоприятны.

Наиболее распространенными методами учета кровососущих двукрылых являются сборы разнообразными ловушками за определенную единицу времени. Так, Service (1993) описывает множество самых разнообразных методов и приборов для отлова и учета комаров. Мерой относительной численности при сборе ловушками считаются «ловушко-сутки», или количество часов экспозиции ловушки с момента ее установки до времени прекращения использования. При использовании ловушек с химическими приманками (ферромонами, аттрактантами) имеют значение продолжительность экспозиции и число сборов. Количественные результаты зависят от длительности использования ловушек. При сравнении и пересчете полученных данных разными авторами наиболее важен временной критерий: как долго ловушка была в рабочем состоянии. Сопоставить данные, полученные разными ловушками, проблематично. Сбор ловушками без живых приманок дает массовый материал, однако полученные экземпляры насекомых часто подвергается механическому или биологическому повреждению. При сборе кровососущих комаров уловителем (Becker et al., 2020), установленным на крыше движущегося автомобиля, мелкие двукрылые сильно повреждаются. При сборах ловушками с приманками, такими как уголекислота или феромоны, привлекаемые насекомые гибнут от высыхания не сразу, поэтому сильно оббивают свои чешуйки в замкнутом пространстве ловушки. Такие экземпляры морфологически становятся не определяемыми и идентифицировать их до вида можно лишь генетическими методами исследований. Большое распространение получили всасывающие ловушки с приманкой из уголекислого газа и аттрактанта (актенола) для привлечения имаго кровососущих насекомых, которые изначально разрабатывались не для сбора, а для уничтожения кровососущих комаров на определенной площади. Затем возникла практическая необходимость в данных ловушках для сбора потенци-

альных переносчиков инфекций без риска заражения исследователей (Бородай и др., 2014). В настоящее время данные  $\text{CO}_2$ -октенольные ловушки интенсивно применяются в научно-исследовательских проектах (Dahle, Ytrehus, 2017; Айбулатов и др., 2024).

Световые ловушки типа Нью-Джерси дают массовый материал при ночных сборах, но бесполезны днем. Подробное описание световых ловушек и их применение имеются в работах Мазохина-Поршнякова (1958) и Бреева (1958, 1963).

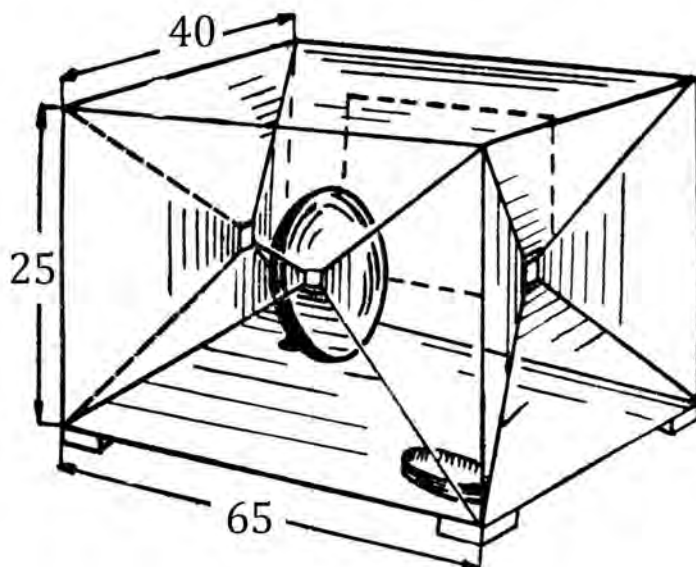
Первые световые ловушки работали от линии электропередач. Для световой ловушки использовался движок с генератором электроэнергии, а для перемещения ловушки с движком требовался автомобиль (Жоголев, 1959). Первая портативная ловушка (ПСЛ-1) для отлова комаров, работа которой не зависела от линии электропередач и не требовала дорогостоящих средств передвижения, была предложена Щербиной (1964). По своей конструкции эта ловушка соответствовала ловушке типа Нью-Джерси, но, в отличие от последней, вместо слабого светильника у портативной ловушки ПСЛ-1 источником энергии служила батарея из трех аккумуляторов весом 900 г, а источником света – лампа ИКФ-1. Летящие насекомые всасывались вентилятором с приводом от микроэлектродвигателя постоянного тока (рис. 5). Одна батарея аккумуляторов обеспечивала работу ловушки в течение 5 часов, но требовалась постоянная подзарядка аккумуляторов. Данная ловушка могла быть изготовлена только в заводских условиях.



**Рисунок 5.** Ловушка типа Нью-Джерси. Фото Д.Т. Жоголева.

**Figure 5.** New Jersey type trap. Photo by D.T. Zhogolev.

Позднее была предложена конструкция световой ловушки для изготовления в кустарных условиях (Дубицкий, 1970). Ловушка в форме восьмиугольного контейнера была выполнена из оргстекла с конусовидными углублениями с трех сторон, на дне которых имелись отверстия для влёта насекомых (рис. 6).



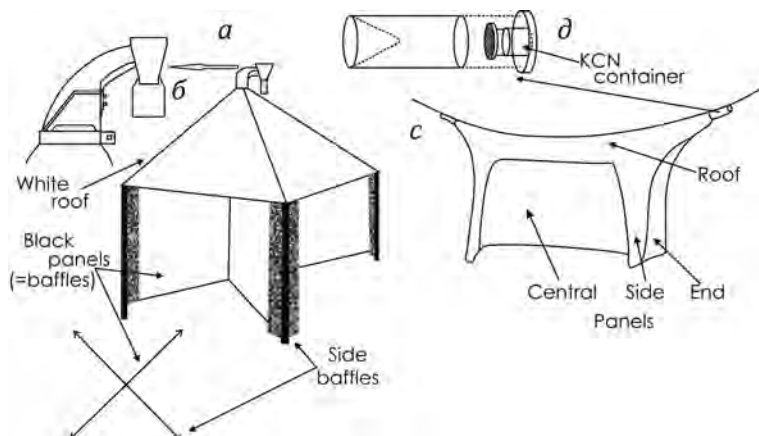
**Рисунок 6.** Световая ловушка для отлова кровососущих двукрылых насекомых (Дубицкий, 1970).

**Figure 6.** Light trap for collection of blood – sucking Diptera (Dubictckyi, 1970).

В основании ловушки имелось круглое отверстие, к которому прикреплялся рукав из мельничного газа для вылова попавших насекомых или размещения в ловушке чашек Петри с целью получения яйцекладок от этих насекомых. Внутри прозрачного контейнера помещался источник света (от постоянного тока или любой другой). Преимущество ловушки заключалось в том, что она использовалась не только как источник привлечения насекомых, но и как многофункциональный прибор для проведения разного рода экспериментов с живыми кровососущими комарами. В качестве источника света в данной ловушке можно было применять даже светодиодные лампы. В целом, световые ловушки поставляют богатый материал (не только по видовому составу самок комаров, но и по значительному количеству самцов), часто не улавливаемый при использовании других методов сбора. Однако сборы и количественные учеты световыми ловушками эффективны только в регионах с теплым климатом. В большинстве регионах Сибири и Крайнего севера их применение практически невозможно из-за продолжительного светового периода суток (полярного дня) и низких ночных температур (Мирзаева, 2008; Данилов, Филиппова, 1982).

Практика работы сотрудников БИ СО АН СССР показала, что световые ловушки могли использоваться и давали богатый количественный и качественный материал в условиях Южного Приморья, в теплых котловинах юга Сибири (Бурятия, Тува, Хакасия).

В практике зарубежных исследователей-энтомологов известна автоматизированная механическая ловушка для сбора летающих насекомых, которая с момента ее изобретения (Malaise, 1937) претерпела множество модификаций по усовершенствованию или упрощению. Так, Сервис (Service, 1993) приводит схемы (рис. 7) двух наиболее предпочитаемых для сбора кровососущих комаров моделей ловушки Малеза: Таунса (Townes, 1962) и Гресситов (Gressit, Gressit, 1962).



**Рисунок 7.** Схема конструкции ловушки Малеза: *a* – общий вид модели с затемненными боковыми сторонами и белой крышей ловушки, *b* – контейнер с инсектицидной жидкостью по Таунсу (Townes, 1962), *c* – общий вид модели, *d* – контейнер с инсектицидной жидкостью по Гресситам (Gressit, Gressit, 1962).

**Figure 7.** Schematic diagram of the Malaise trap design: *a* – general view of the model with darkened sides and a white roof of the trap, *b* – container with insecticidal liquid according to Townes (1962), *c* – general view of the model, *d* – container with insecticidal liquid according to Gressits (Gressit, Gressit, 1962).

Основные конструкции ловушки модели Таунса следующий

1. Основа – деревянная рама площадью примерно 193 см<sup>2</sup>, состоящая из четырех столбиков достаточной толщины для удержания ловушки на земле.

2. Нижняя часть ловушки – рама, которая прикреплена к четырем столбикам такой же толщины, как рама, и покрыта двумя полосами темной сетчатой ткани размером 259 × 107 см.

3. Крыша в виде пирамиды. Пирамида состоит из четырех треугольных планок (панелей), обтянутых белой тканью. В месте соединения вершин треугольников имеется отверстие для размещения контейнера с инсектицидной жидкостью.

4. Убивающий контейнер – состоит из наклонно согнутого металлического конуса, к которому крепится прозрачная пластиковая трубка с вставленной воронкой для вливания инсектицидной жидкости. Это устройство вставляется в отверстие на вершине пирамиды. Комары залетают под темную материю, устремляются рефлекторно к свету и попадают в камеру с фиксирующей жидкостью.

Упрощенный вариант ловушки Малеза, который предложили Гресситы (Gressit, Gressit, 1962) для сбора кровососущих двукрылых, конструируется в основном с использованием нейлоновой сетчатой ткани и веревочных растяжек.



Современная модель ловушки Малеза представляет собой небольшую палатку, сшитую особым способом из двух контрастных тканей (светлой сверху и темной снизу). Ловушка имеет специальную конфигурацию по привлечению и отлову насекомых (рис. 8): они залетают под нижний полог, затем поднимаются в верхний полог к свету и набиваются в емкость с инсектицидной жидкостью, где погибают. Состав данной жидкости может быть изменен в зависимости от потребностей сборщика и времени действия ловушки. При длительном использовании ловушки разводят смесь из 40% формалина (1 часть) и воды (20 частей), но чаще всего используют 70–96% спирт. Спирт испаряется быстрее – в зависимости от погодных условий за 7–14 дней, но в нем имаго насекомых не затвердевают, как в формалине, т.е. сохранность материала лучше. Для длительных по времени сборов (до 1 месяца) применяют раствор формалина. При использовании ловушки фиксирующие насекомых жидкости испаряются или разбавляются дождевой водой, поэтому продолжительность работы ловушки ограничивается сроком сохранности фиксирующих жидкостей. При испарении фиксатора материал повреждается. Проверять ловушку нужно не реже 1 раза в месяц. Собранный материал извлекают из фиксирующей жидкости в пробирки с тем же фиксатором. Жидкость в ловушке Малеза обновляют или заменяют свежей для дальнейших сборов. Использование ловушки рекомендуется проводить под наблюдением или на охраняемой территории, чтобы исключить ее утрату и повреждение (Терешкин, Шляхтенко, 1989; Сажнев, Аникин, 2020).



**Рисунок 8.** Пример использования ловушки Малеза на о. Кашин (заповедник «Ненецкий»). Фото Ю.М. Богомоловой.

**Figure 8.** Installation of the Malese trap on the island Kashin (Nature Reserve “Nenetsky”). Photo by Yu.M. Bogomolova.

В последние годы наиболее популярной у практических работников считается углекислотная ловушка, или уничтожитель комаров (рис. 9). Ловушка разработана для защиты населения и домашних животных от кровососущих насекомых как мера борьбы и наиболее губительна для комаров и мошек. Принцип действия ее прост: на углекислый газ и смесь аттрактантов привлекаются имаго самок кровососов, которые засасываются внутрь ловушки с помощью вентилятора. Ловушка работает на аккумуляторных батареях. Залетевшие в ловушку насекомые выбраться из нее не

могут и погибают в течение 24 часов от обезвоживания. Материал из таких ловушек годится для определения до вида только по генетическим данным, так как почти все морфологические признаки окраски разрушаются при длительном трении насекомых внутри ловушки о ее стенки при попытке вылететь наружу. Использование ловушки в течение нескольких часов позволяет собрать массовый и достаточно качественный материал, если часто извлекать попавших в ловушку насекомых до момента их гибели и замораживать. Получение массового материала используют для выявления в комарах вирусов генетическими методами.



**Рисунок 9.** Углекислотная ловушка Mosquito Magnet. Фото Винсента Курта.

**Figure 9.** Carbon dioxide trap Mosquito Magnet. Photo by Vincent Kurt.

#### СБОРЫ БЕЗ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИМАНОК И ЛОВУШЕК (РУЧНОЙ СБОР, СБОР САЧКОМ, СБОР ПРОБИРКАМИ СО СТЕН ПОМЕЩЕНИЙ)

Данная группа методов отличается хорошей уловистостью, которая обеспечивается целенаправленными действиями учетчика, но имеет ряд недостатков, связанных с применяемыми орудиями лова.

Метод учета сачком остается основным методом количественного учета кровососущих комаров при рекогносцировочном и маршрутном обследовании территории, а также при контроле численности кровососущих комаров после проведения истребительных мероприятий. Экспресс-метод для учета численности кровососущих двукрылых на территориях, которые были обработаны инсектицидными препаратами, и для оценки эффективности химических обработок территории предусматривает использование сачка.

Для сравнения данных при учете кровососущих двукрылых на приманку проводили параллельные учеты стандартным энтомологическим сачком. За единицу учета,

по решению Сибирской координационной комиссии, была принята трехминутная экспозиция. Как показали специально проведенные опытные учеты (Петрожицкая и др., 2002), численность комаров, попавших в сачок в результате трехминутного сбора сачком вокруг себя, сопоставима с численностью комаров, пойманных в результате 180 взмахов сачком кошением по растительности на трансекте (при шаге  $0.85 \text{ м} \times 90$  взмахов в одну сторону и обратно). Однако, по нашему мнению, количественные учеты сачком следует считать дополнительными к основному – методу учета колоколом. Имеются сведения о сравнении данных, полученных этими двумя методами и влиянии продолжительности экспозиции. В результате было предложено уравнение регрессии, используя которое можно получить сравнимые результаты методов учета темным колоколом и сачком со съёмными мешочками:  $A=1.1C$  или  $C=0.9A$ , где  $A$  – число комаров, пойманных темным колоколом за одну повторность, а  $C$  – число комаров, пойманных в том же месте за 10 взмахов сачком, с вероятностью 0.95 (Расницын, Косовских, 1979, 1983). Таким образом, сборы темным колоколом можно соотносить со сборами сачком.

В связи с усилением тенденции потепления климата и связанным с ней сокращением площадей водоемов, увеличением частоты сезонов с аномально высокой летней температурой следует обратить внимание на метод обкашивания травянистой растительности стандартным энтомологическим сачком (Николаева, 1980). Нами этот метод был успешно использован для учета сезонной динамики численности комаров вида *Coquillettidia richiardii*, которые в условиях южной лесостепи практически не нападали на открытой местности и скапливались в травянистой растительности (Мирзаева и др., 2005). Подобный способ учета комаров использовался в Субарктике. В тундре комары значительное время находятся в укрытиях, т.к. активному нападению комаров на жертву здесь препятствует сильный ветер. Метод обкашивания растительности подробно описан Николаевой (1980). Она использовала сачок (диаметр обруча 25 см и длина палки 1 м), дважды проводила сачком по одному месту, обкашивая полосу растительности шириной 1 м. При данном диаметре сачка за 20 двойных взмахов отлавливали комаров с площади  $5 \text{ м}^2$ . Отловленных комаров вытряхивали в полиэтиленовые мешочки с ватными тампонами, смоченными хлороформом. Однако этот способ удобен при низких температурах в тундровой зоне, при наших сборах в лесостепных ландшафтах комары в полиэтиленовых пакетах прилипали к стенкам пакета и повреждались. После такого негативного опыта мы стали использовать белые полотняные мешочки: сначала из сачка вытряхивали комаров в полотняные мешочки с этикеткой, затем их помещали в общий полиэтиленовый пакет с ватными тампонами, смоченными дихлофосом. Полиэтиленовый пакет нужно было как можно быстрее поместить в холодильник. Комары, больше усыпленные, чем убитые дихлофосом, остаются оцепеневшими длительное время. По мере извлечения из упаковки и в процессе определения под биноклем имаго просыпаются (необходимо содержать полиэтиленовый пакет в холоде, извлекая по одному полотняному мешочку с комарами для определения). Собранные данным способом экземпляры комаров сохраняют жизнеспособность, поэтому с ними можно проводить некоторые необходимые эксперименты, например, поместить в соответствующие условия для получения яйцекладок.



Самки комаров рода *Anopheles* в лесостепной зоне нападают в основном в укрытиях (животноводческие фермы, жилые помещения). Учет их осуществлялся по общепринятой методике – сбор производился пробирками или всасывателями с определенной площади поверхностей (стен, потолков) внутри помещений. Эти же методы используют для сбора зимующих имаго родов *Anopheles* (преимущественно, самок) и *Culex* (в таежной зоне в сентябре–октябре мы получали имаго самцов и самок).

#### СРАВНЕНИЕ МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА И РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫБОРУ МЕТОДОВ

Формализация данных по критическому обзору методов количественного учета относительной численности кровососущих комаров позволила выявить, что не все критерии равноценны для разных ландшафтных зон. Имеются преимущества и недостатки использования методов количественных сборов в зависимости от природно-климатических особенностей регионов. При выборе метода необходимо руководствоваться его эффективностью для решения поставленной задачи в конкретных условиях обитания представителей сем. Culicidae. Например, при низкой численности кровососущих комаров в условиях степей важно применять методы с высокой уловистостью, такие как углекислотные ловушки. При большой вероятности зараженности имаго носителями инфекций важно исключить методы сбора на живую приманку.

Преимущества использования методов сбора на живую приманку в том, что они дают сравнимые количественные данные и доступны по стоимости оборудования. Ловушки с приманками на животное (кролика) могут быть изготовлены самостоятельно по выкройкам и чертежам из подручного материала. Недостатками группы методов сбора на приманку являются сложности содержания приманки и зависимость от погодных условий.

Ручной сбор сачком с его модификациями (кошение по траве сачком, сбор самцов и самок из роя) дает полноценный материал для определения экологических особенностей видов комаров, но ценность и сохранность собранного материала во многом зависит от опыта учетчика, поэтому требуются сноровка и аккуратность. Вероятность повреждения материала, как и уловистость, при сборе сачком очень высокая.

Преимуществом методов сбора ловушками без применения живых приманок считаем их безопасность и хорошую уловистость большого количества материала за один учет. К недостаткам сбора ловушками относится высокая стоимость оборудования и расходных материалов, зависимость эффективности работы отдельных (световых) модификаций ловушек от климатических условий, плохая сохранность в ловушке (гибель, повреждение, препятствующие определению видовой принадлежности, а при некачественном хранении или несвоевременном удалении материала из ловушки – утрата всего материала от повреждения другими насекомыми или грибами). В целом, выбор метода учета ловушками в районах с умеренным климатом дает хорошие статистические результаты, т.к. мало зависит от погоды и квалификации сборщика и может быть использован в практических целях.

При выборе оптимального метода сбора следует учитывать его соответствие конкретным условиям среды (погодным, зональным, фенологическим) на обследуемой территории. Для получения сравнимых данных по относительной численности кровососущих комаров необходимо использовать несколько методов. При изучении фауны

и экологии кровососущих комаров в южных лесостепных и степных районах Западной Сибири нам пришлось искать приемлемые для данной территории методы учета (Мирзаева и др., 2007). Ландшафтные территории по ряду экологических факторов значительно различаются. Своеобразие лесостепных и степных районов Западной Сибири выражается прежде всего в том, что из-за высокой температуры воздуха комары продолжительное время в течение суток находятся в травянистой растительности. Кроме того, здесь как нигде проявляется тесная привязанность отдельных видов к определенным биотопам. Если в таежных районах, а также в северной лесостепи и боровых лесах среднего Приобья нами использовались колокол Мончадского и сбор сачком вокруг наблюдателя – «на себе», то в степных районах учет сачком «на себе» оказался неэффективным и тем более совершенно неуместным оказалось использование колокола.

Методы сбора и учета комаров разнообразны, но необходимо обращать внимание на целесообразность и целенаправленность их применения соответственно меняющимся условиям среды обитания на той или иной территории и экологическим особенностям обитающих на ней видов кровососущих комаров.

Для сравнения полученных результатов рекомендуем применять следующие методы для конкретных природных зон. Эти методы количественного учета наиболее объективны и эффективны для выбранного типа территории с ее ландшафтными особенностями и обитающими на ней представителями семейства Culicidae.

**Зона тундры.** Рекомендуемые методы учета: обкашивание травянистой или моховой растительности стандартным энтомологическим сачком один-два раза в декаду; трехминутный отлов нападающих комаров сачком в период штиля.

**Зона лесотундры.** Рекомендуемые методы учета: трехминутный отлов нападающих комаров один-два раза в декаду; учет колоколом Мончадского с пятиминутной экспозицией один раз в декаду; обкашивание растительности стандартным энтомологическим сачком

**Зона тайги.** Рекомендуемые методы учета: трехминутный отлов нападающих комаров до двух раз в декаду; учет колоколом с пятиминутной экспозицией один раз в декаду; обкашивание травянистой и древесной растительности стандартным энтомологическим сачком в различных биотопах.

**Зона подтайги** (смешанных и широколиственных лесов). Рекомендуемые методы учета: сборы на ловушки, в том числе с приманками; учет нападающих комаров колоколом с пятиминутной экспозицией один раз в декаду; трехминутный отлов нападающих комаров до двух раз в декаду; обкашивание растительности стандартным энтомологическим сачком

**Зона лесостепи.** Рекомендуемые методы учета: трехминутный отлов нападающих комаров до двух раз в декаду; учет нападающих комаров колоколом с пятиминутной экспозицией один раз в декаду; обкашивание растительности стандартным энтомологическим сачком; отлов имаго ловушками с аттрактантами и углекислотой.

**Зона степи.** Рекомендуемые методы учета: обкашивание растительности стандартным энтомологическим сачком; трехминутный отлов нападающих комаров в благоприятные для их активности часы суток (утренний и вечерний пики активности); при возможности или необходимости трехминутный отлов нападающих комаров колоколом.

В работе мы попытались дать свою оценку существующим, широко используемым методам количественного учета комаров исходя из многолетнего опыта исследований кровососущих двукрылых в разных ландшафтно-экологических условиях Сибири и Северо-Запада европейской части России. Из проведенного анализа можно заключить, что наиболее статистически достоверными и сравнимыми по результатам, полученным из разных климатических зон, следует считать учеты на приманку (человека) стандартным сачком и эксгаустером или пробирками со спиртом.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим коллег Ю.М. Богомолу, В. Курта за предоставленные фотографии механических ловушек для сбора имаго комаров.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа А.Г. Мирзаевой выполнена при поддержке проекта Программы ФНИ Института систематики и экологии животных СО РАН, гос. рег. FWGS-2021-0002, «Экологические основы организации, функционирования и динамики сообществ животных Северной Евразии». Работа Панюковой Е.В. выполнена в рамках темы НИР Института биологии Коми научного центра УРО РАН, ФИЦ отдела экологии животных, гос. рег. № 125013101229-9, «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды».

#### 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

- Айбулатов С.В., Халин А.В., Лебедева Н.А., Беспятова Л.А., Бутмырин С.В. 2024. Распространение комаров рода *Anopheles* Meigen, 1818 (Diptera, Culicidae) в Республике Карелия. Материалы 12 Всероссийского диpterологического симпозиума, С.-Пб., Россия, 21–24 октября 2024, 14. [Ajbulatov S.V., Halin A.V., Lebedeva N.A., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2024. Rasprostranenie komarov roda *Anopheles* Meigen, 1818 (Diptera, Culicidae) v Respublike Kareliya. Materialy 12 Vserossijskogo dipterologicheskogo simpoziuma, S.-Pb., Rossiya, 21–24 oktyabrya 2024, 14. (In Russian)].
- Беклемишев В.Н. 1970. Определение численности популяции переносчика в очаге малярии в связи с оценкой успешности противоиминальной борьбы. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., Наука, 427–464. [Beklemishev V.N. 1970. Opredelenie chislennosti populyacii perenoschika v ochage malyarii v svyazi s ocenкой uspešnosti protivoinmaginal'noj bor'by. Biocenologicheskie osnovy sravnitel'noj parazitologii. M., Nauka, 427–464. (In Russian)].
- Бельтюкова К.Н., Архипова Г.А. 1966. Мошки (Diptera, Simuliidae) Верхней Камы. Ученые записки Пермского университета. Пермь, 118–130. [Bel'tyukova K.N., Arhipova G.A. 1966. Moshki (Diptera, Simuliidae) Verhnej Kamy. Uchenye zapiski Permskogo universiteta. Perm', 118–130. (In Russian)].
- Бельтюкова К.Н., Архипова Г.А. 1967. Мошки (Diptera, Simuliidae) Прикамья. Результаты исследований по проблеме борьбы с гнусом в Сибири. Новосибирск, Наука, 87–94. [Bel'tyukova K.N., Arhipova G.A.

1967. Moshki (Diptera, Simuliidae) Prikam'ya. Rezul'taty issledovanij po probleme bor'by s gnusom v Sibiri. Novosibirsk, Nauka, 87–94. (In Russian)].
- Березанцев Ю.А. 1959. Темный колокол для учета мошек. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 23: 9–99. [Berezancev Yu.A. 1959. Temnyj kolokol dlya ucheta moshek. Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 23: 9–99. (In Russian)].
- Бородай Н.В., Пак В.А., Путинцева Е.В., Смелянский В.П., Мананков В.В., Погасий Н.И., Жуков К.В. 2014. Результаты применения автоматической ловушки для учета численности и отбора проб комаров в очаге лихорадки Западного Нила. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 79–81. [Borodaj N.V., Pak V.A., Putinceva E.V., Smelyanskij V.P., Manankov V.V., Pogasij N.I., Zhukov K.V. 2014. Results of automatic trap application to count the number and sampling of mosquitos in the outbreak of West Nile fever. Far Eastern Journal of Infectious Pathology 25: 79–81. (In Russian)].
- Бреев К.А. 1958. О применении ловушек ультрафиолетового света для определения состава и численности популяций кровососов. Паразитологический сборник Зоологического института Академии наук СССР. 18: 219–236. [Breev K.A. 1958. O primenении lovushek ul'traioletovogo sveta dlya opredeleniya sostava i chislennosti populyacij krovososov. Parazitologicheskij sbornik Zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR. 18: 219–236. (In Russian)].
- Бреев К.А. 1963. Влияние различных источников света на численность и видовой состав кровососущих комаров, собираемых в световые ловушки. Энтомологическое обозрение. 42 (2): 280–303. [Breev K.A. 1963. Vliyanie razlichnyh istochnikov sveta na chislennost' i vidovoj sostav krovososushchih komarov, sobiraemyh v svetovye lovushki. Entomologicheskoe Obozrenie 42 (2): 280–303. (In Russian)].
- Будаева И.А., Хицова Л.Н. 2012. Методы изучения экологии имаго кровососущих двукрылых: учебное пособие. Воронеж, издательство Воронежского гос. университета, 57 с. [Budaeva I.A., Hicova L.N. 2012. Metody izucheniya ekologii imago krovososushchih dvukrylyh: uchebnoe posobie. Voronezh, izdatel'stvo Voronezhskogo gos. universiteta, 57 s. (In Russian)].
- Веселкин А.Г., Константинов С.А., Ульянов К.Н. 1993. Новая конструкция учетного полога для учета численности кровососущих двукрылых. Паразитология 27 (4): 354–358. [Veselkin A.G., Konstantinov S.A., Ulyanov K.N. 1993. A new construction of the trap for quantitative estimations of blood-sucking diptera. Parasitologiya 27 (4): 354–358. (In Russian)].
- Галимзянов Х.М., Василькова В.В., Кантемирова Б.И., Акмаева Л.Р. 2016. Арбовирусные комариные инфекции. Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение 4: 29–37. [Galimzyanov H.M., Vasilkova V.V., Kantemirova B.I., Akmaeva L.R. 2016. Arbovirusnye komarinnye infekcii. Infekcionnye bolezni: novosti, mneniya, obuchenie 4: 29–37. (In Russian)].
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Комары (сем. Culicidae). Фауна СССР. Двукрылые насекомые. 3(4). Ленинград, Наука, 384 с. [Gucevich A.V., Monchadskij A.S., Shtakelberg A.A. 1970. Komary (sem. Culicidae). Fauna СССР. Dvukrylye nasekomye. 3(4). Ленинград, Наука, 384 с. [Gucevich A.V., Monchadskij A.S., Shtakelberg A.A. 1970. Komary (sem. Culicidae). Fauna SSSR. Dvukrylye nasekomye 3(4). Leningrad, Nauka, 384 s. (In Russian)].
- Данилов В.Н., Филиппова В.В. 1982. Комары (Diptera. Culicidae) восточного участка трассы БАМ. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 5: 7–79. [Danilov V.N., Filippova V.V., 1982. Komary (Diptera. Culicidae) vostochnogo uchastka trassy BAM. Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 5: 7–79. (In Russian)].
- Детина Т.С., Расницын С.П., Маркович Н.Я., Куприянова Е.С., Аксенова А.С., Ануфриева В.Н., Бандин А.И., Виноградская О.Н., Жаров А.А. 1978. Унификация методов учета численности кровососущих двукрылых насекомых. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 5: 84–92. [Detinova T.S., Rasnitsyn S.P., Markovich N.Ya., Kupriyanova E.S., Aksenova A.S., Anufrieva V.N., Bandin A.I., Vinogradskaya O.N., Zharov A.A. 1978. Unifikaciya metodov ucheta chislennosti krovososushchih dvukrylyh nasekomyh. Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 5: 84–92. (In Russian)].
- Дубицкий А.М. 1970. Комары Казахстана. Алма-Ата, Акад. наук Казахской ССР, 222 с. [Dubickij A.M. 1979. Komary Kazahstana. Alma-Ata, Akad. nauk Kazahskoj SSR, 222 s. (In Russian)].
- Жоголев Д.Т. 1959. Световые ловушки как метод сбора и изучения насекомых-переносчиков возбудителей болезней. Энтомологическое обозрение 38(4): 766–773. [Zhogolev D.T. 1959. Svetovye lovushki kak

metod sbora i izucheniya nasekomyh-perenoschikov vzbuditelej boleznej. Entomologicheskoe Obozrenie 38(4): 766–773. (In Russian)].

Жукова Л.И. 1967. Опыт индивидуальной защиты лесорубов от гнуса. Результаты исследований по проблеме борьбы с гнусом в Сибири. Новосибирск, Наука, 236–239. [Zhukova L.I. 1967. Opyt individual'noj zashchity lesorubov ot gnusa. Rezul'taty issledovanij po probleme bor'by s gнусom v Sibiri. Novosibirsk, Nauka, 236–239. (In Russian)].

Кононова Ю.В., Мирзаева А.Г., Смирнова Ю.А., Протопопова Е.В., Дупаль Т.Н., Терновой В.А., Юрченко Ю.А., Шестопалов А.М., Локтев В.Б. 2007. Видовой состав кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) и возможность формирования очагов циркуляции вируса Западного Нила на юге Западной Сибири. Паразитология 41(6): 459–470. [Kononova Yu.V., Mirzaeva A.G., Smirnova Yu.A., Protopopova E.V., Dupal T.N., Ternovoy V.A., Yurchenko Yu.A., Shestopalov A.M., Loktev V.B. 2007. Species composition of mosquitoes (Diptera: Culicidae) and possibility of the West Nile virus natural foci formation in the south of Western Siberia. Parasitology 41(6): 459–470. (In Russian)].

Кункова (Панюкова) Е.В. 2002. Использование метода сбора имаго комаров на приманку кролика. Экология, биоразнообразие и значение кровососущих насекомых и клещей экосистем России. Сборник научных работ по материалам II Республиканской научной конференции. Великий Новгород, 73–74. [Kunkova (Panyukova) E.V. 2002. Ispol'zovanie metoda sbora imago komarov na primanku krolika. Ekologiya, bioraznoobrazie i znachenie krovososushchih nasekomyh i kleshchej ekosistem Rossii. Sbornik nauchnyh rabot po materialam II Respublikanskoj nauchnoj konferencii. Velikij Novgorod, 73–74. (In Russian)].

Кункова (Панюкова) Е.В., Федорова В.Г. 2003. Дополнение к фауне комаров семейства Culicidae (Diptera) Новгородской области. Паразитология 37(2): 113–116. [Kunkova (Panyukova) E.V., Fedorova V.G. 2003. Dopolnenie k faune komarov semejstva Culicidae (Diptera) Novgorodskoj oblasti. Parazitologiya 37(2): 113–116. (In Russian)].

Мазохин-Поршняков Г.А. 1958. Устройство и применение ловушек для насекомых с ультрафиолетовым излучением. Энтомологическое обозрение 37 (2): 464–471. [Masohin-Porshnyakov G.A. 1958. Ustrojstvo i primenenie lovushek dlya nasekomyh s ul'traioletovym izlucheniem. Entomologicheskoe Obozrenie 37 (2): 464–471. (In Russian)].

Мирзаева А.Г. 2008. Увеличение численности умеренно теплолюбивых видов комаров на юге Западной Сибири в связи с изменением климатических условий. Русский энтомологический журнал 17 (3): 81–86. [Mirzaeva A.G. 2008. Increase in abundance of moderately thermophilic species of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the south of West Siberia as a result of climatic changes. Russian Entomological Journal 17 (3): 81–86. (In Russian)].

Мирзаева А.Г., Патрушева В.Д. 1972. Некоторые методы учета кровососущих насекомых. В кн.: Черепанов А.И. (отв. ред.). Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск, Наука, 137–161. [Mirzaeva A.G., Patrusheva V.D. 1972. Nekotorye metody ucheta krovososushchih nasekomyh. V kn.: Cherepanov A.I. (otv. red.). Fauna i ekologiya chlenistonogih Sibiri. Novosibirsk, Nauka, 137–161. (In Russian)].

Мирзаева А.Г., Кононова Ю.В., Смирнова Ю.А. 2005. Особенности биотопического распределения массовых видов кровососущих комаров в южной лесостепи и степи Западной Сибири. Материалы II межрегиональной научной конференции: «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск, 15–20 сентября, 142–143. [Mirzaeva A.G., Kononova Yu.V., Smirnova Yu.A. 2005. Features of biotopic distribution of common species of blood-sucking mosquitoes in the southern forest-steppe and steppe of Western Siberia. Proceedings of the II interregional scientific conference: "Parasitological studies in Siberia and the Far East". Novosibirsk, September 15–20, 142–143. (In Russian)].

Мирзаева А.Г., Смирнова Ю.А., Юрченко Ю.А., Кононова Ю.В. 2007. К познанию фауны и экологии кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) лесостепных и степных районов Западной Сибири. Паразитология 41 (4): 253–267. [Mirzaeva A.G., Smirnova Yu.A., Yurchenko Yu.A., Kononova Yu.V. 2007. On the keotyrfauuna and ecology of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in forest-steppe and steppe regions of western Siberia. Parazitologia 41 (4): 253–264. (In Russian)].

Мирзаева А.Г., Глушенко Н.П. 2008. Факторы, влияющие на динамику численности кровососущих комаров в районе Новосибирского научного центра. Евразийский энтомологический журнал 7 (3): 268–278. [Mirzaeva A.G., Gluschenko N.P. 2008. Factors affecting the dynamics of a blood-sucking mosquito

- population in the vicinity of the Novosibirsk Scientific Centre. *Evrasijskij Entomologicheskij Zhurnal* 7 (3): 268–278. (In Russian)].
- Мирзаева А.Г., Ходырев В.П. 2014. Особенности восстановления численности комаров в окрестностях Новосибирска после аномально засушливых сезонов. *Евразийский энтомологический журнал* 13 (5): 497–502. [Mirzaeva A.G., Khodyrev V.P. 2014. Features of the restoration of the population of bloodsucking mosquitoes after anomalously dry seasons under conditions of Novosibirsk region. *Evrasijskij Entomologicheskij Zhurnal* 13 (5): 497–502. (In Russian)].
- Молчанова Е.В., Лучинин Д.Н., Негоденко А.О., Прилепская Д.Р., Бородай Н.В., Коновалов П.С., Карунина И.В., Колякина Н.Н., Викторов Д.В., Топорков А.В. 2019. Мониторинговые исследования арбовирусных инфекций, переносимых комарами, на территории Волгоградской области. Здоровье населения и среда жизнедеятельности. *PH&LE* 6: 60–66. [Molchanova E.V., Luchinin D.N., Negodenko A.O., Prilepskaya D.R., Boroday N.V., Konovalov P.S., Karunina I.V., Kolyakina N.N., Viktorov D.V., Toporkov A.V. 2019. Monitoring studies of arbovirus infections transmitted by mosquitoes on the territory of the Volgograd region. *Population Health and Living Environment. PH&LE* 6: 60–66. (In Russian)].
- Мончадский А.С., Радзивиловская З.А. 1947. Новый метод количественной оценки активности нападения кровососов. *Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР* 9: 147–166. [Monchadskij A.S., Radzivilovskaya Z.A. 1947. Novyj metod kolichestvennoj ocenki aktivnosti napadeniya krovososov. *Parazitologicheskij sbornik Zoologicheskogo instituta AN SSSR* 9: 147–166. (In Russian)].
- Николаева В.Н. 1980. Факторы, определяющие активность нападения кровососущих комаров на севере Западной Сибири. Зоологические аспекты поведения животных. Изд-во Уральского научного центра, 15–25. [Nikolaeva V.N. 1980. Faktory, opredelyayushchie aktivnost' napadeniya krovososushchih komarov na severe Zapadnoj Sibiri. *Zoologicheskie aspekty povedeniya zhivotnyh. Izd-vo Ural'skogo nauchnogo centra*, 15–25. (In Russian)].
- Панюкова Е.В., Канев В.А. 2023. Ландшафтные особенности распространения кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) в Республике Коми. *Принципы экологии* 2: 78–93. DOI: 10.15393/j1.art.2023.13602. [Panyukova E.V., Kanev V.A. 2023. Landshaftnye osobennosti rasprostraneniya krovososushchih komarov (Diptera: Culicidae) v Respublike Komi. *Principy ekologii* 2: 78–93. (In Russian)].
- Патрушева В.Д. 1981. Мошки (Simuliidae) Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, Наука 210 с. [Patrusheva V.D. 1981. Moshki (Simuliidae) Sibiri i Dal'nego Vostoka. Novosibirsk, Nauka, 210 s. (In Russian)].
- Петрожицкая Л.В., Родкина В.И., Мирзаева А.Ю. 2002. Об унификации данных разных способов количественных учетов имаго кровососущих двукрылых (Diptera) насекомых. Материалы 12 съезда РЭО. С.-Пб., Россия, 19–24 августа 2002, 280–281. [Petrozhitskaya L.V., Rodkina V.I., Mirzaeva A.Yu. 2002. On unification of data obtained with different quantitative methods for counting of bloodsucking dipteran imago (Diptera). *Proceedings of the 12th Congress of the Russian Ecological Society. St. Petersburg, Russia, August 19–24, 2002*, 280–281. (In Russian)].
- Расницын С.П. 1974. Методы сбора и учета кровососущих двукрылых. В кн. Дербенева-Ухова (ред.). Руководство по медицинской энтомологии. М., Медицина, 163–176. [Rasnitsyn S.P. 1974. Metody sbora i ucheta krovososushchih dvukrylyh. V kn. Derbeneva-Uhova (red.). *Rukovodstvo po medicinskoj entomologii*. M., Medicina, 163–176. (In Russian)].
- Расницын С.П. 1978. Некоторые критерии оценки методов количественного учета животных. Зоологический сборник 57(1): 124–132. [Rasnitsyn S.P. 1978. Some criteria for evaluating methods of quantitative accounting of animals. *Zoologicheskij zbornik* 57(1): 124–132. (In Russian)].
- Расницын С.П., Бикунова А.Н. 1970. Результаты сравнения некоторых методов оценки нападения мошек на человека. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 48 (4): 56–62. [Rasnitsyn S.P., Bikunova A.N. 1970. The results of comparing some methods of assessing the attack of midges on humans. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni* 48(4): 56–62. (In Russian)].
- Расницын С.П., Косовских В.Л. 1979. Усовершенствованный метод учета обилия комаров сачком вокруг человека и сравнение его с учетом темным колоколом. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 58(1): 18–24. [Rasnitsyn S.P., Zharova A.A., Kosovskikh V.L. 1979. An improved method of accounting for the abundance of mosquitoes and comparing it with a dark bell. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni* 58(1): 18–24. (In Russian)].



- Расницын С.П., Косовских В.Л. 1983. Влияние длительности экспозиции на численность кровососущих двукрылых (Diptera), пойманных темным колоколом. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 6: 64–72. [Rasnitsyn S.P., Kosovskikh V.L. 1983. The effect of exposure duration on the number of blood-sucking diptera (Diptera) caught by the dark bell. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni* 6: 64–72. (In Russian)].
- Руководство по медицинской энтомологии. 1974 / Ред. В.П. Дербенева-Ухова. Москва, Медицина, 360 с. [Rukovodstvo po medicinskoj entomologii. 1974 / Red. V.P. Derbeneva-Uhova. Moskva, Medicina, 360 s. (In Russian)].
- Сажнев А.С., Аникин В.В. 2020. Новый опыт применения ловушки Малеза при изучении фауны жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Хвалынского национального парка (Саратовская область). Известия Саратовского университета. Серия: Химия. Биология. Экология 20(1): 69–74. [Sazhnev A.S., Anikin V.V. 2020. The new experience use of Malaise trap for the study of the Beetles fauna (Insecta: Coleoptera) of National Park “Khvalynsky” (Saratov Oblast). *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Seriya: Himiya. Biologiya. Ekologiya* 20(1): 69–74. (In Russian)]. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-69-74>
- Скуфьин К.В. 1973. Методы сбора и изучения слепней. Л., Наука, 102 с. [Skuf'in K.V. 1973. *Metody sbora i izucheniya slepnej*. L., Nauka, 102 s. (In Russian)].
- Терешкин А.М., Шляхтенко А.С. 1989. Опыт применения ловушки Малеза для изучения насекомых. Зоологический журнал 68(2): 290–292. [Tereshkin A.M., Shlyakhtenok A.S. 1989. The experience of using the Malaise trap to study insects. *Zoological Journal* 68(2): 290–292. (In Russian)].
- Терновой В.А., Протопопова Е.В., Кононова Ю.В., Ольховикова Е.А., Спиридонова Э.А., Акопов Г.Д., Шестопалов А.М., Локтев В.Б. 2007. Выявление случаев лихорадки Западного Нила в Новосибирской области в 2004 году и генотипирование вируса, вызвавшего заболевания. Вестник Российской академии медицинских наук 1: 21–26. [Ternovoy V.A., Protopopova E.V., Kononova Yu.V., Olkhovikova E.A., Spiridonova E.A., Akopov G.D., Shestopalov A.M., Loktev V.B. 2007. Cases of West Nile fever in Novosibirsk region in 2004, and the genotyping of its viral pathogen. *Bulletin of the Russian Academy of Medical Sciences* 1: 21–26. (In Russian)].
- Трубников Ю.И. 1969. Автоматизированный эксгауستر. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 5: 627–633. [Trubnikov Yu.I. 1969. Automated exhauster. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni* 5: 627–633. (In Russian)].
- Щербина В.П. 1964. Портативная ловушка ПСЛ-1 для сбора на свет кровососущих летающих насекомых. Зоологический журнал 10: 1569–1571. [Shcherbina V.P. 1964. Portativnaya lovushka PSL-1 dlya sbora na svet krovososushchih letayushchih nasekomyh. *Zoologicheskij Zhurnal* 10: 1569–1571. (In Russian)].
- Федорова М.В., Лопатина Ю.В., Хуторецкая Н.В., Лазоренко В.В., Платонов А.Е. 2004. Изучение фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) г. Волгограда в связи со вспышкой лихорадки Западного Нила в Волгоградской области в 1999 г. Паразитология 38(3): 209–218. [Fyodorova M.V., Lopatina Yu.V., Khutoretskaya N.V., Lazorenko V.V., Platonov A.E. 2004. Study of the fauna of blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) in Volgograd in connection with the outbreak of West Nile fever in the Volgograd region in 1999. *Parazitologiya* 38(3): 209–218. (In Russian)].
- Федорова М.В., Бородай Н.В. 2017. О необходимости и путях совершенствования энтомологического мониторинга при эпидемиологическом надзоре за лихорадкой Западного Нила. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2: 37–42. [Fyodorova M.V., Boroday N.V. 2017. On the need and ways to improve the entomological monitoring in the epidemiological surveillance of West Nile fever. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni* 2: 37–42. (In Russian)].
- Халин А.В., Айбулатов С.В., Пржиборо А.А. 2021. Методы сбора двукрылых насекомых комплекса гнуса (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae). Паразитология 55 (2): 134–173. [Khalin A.V., Aibulatov S.V., Przhiboro A.A. 2021. Sampling techniques for bloodsucking dipterans (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae). *Parazitologiya* 55 (2): 134–173. (In Russian)].
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Lane J., Kaiser A. 2003. Mosquitoes and their control. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, Plenum Publishers, 498 pp.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg, Dordrecht, London, New York, Springer, 577 pp.



- Becker N., Petrić D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. 2020. Mosquitoes: identification, ecology and control. Third Edition. Switzerland, Springer Nature, 570 pp.
- Dahl S., Ytrehus B. 2017. The Norwegian NorBite project: Mosquito (Diptera: Culicidae) and Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae) surveillance using a modern citizen science approach. Proceedings of the II International Parasitological Symposium “Modern Problems of General and Special Parasitology”. St. Petersburg, 6–8 November 2017, 5–7.
- Gressitt J.L., Gressitt M.K. 1962. An improved malaise trap. Pacific Insects 4 (1): 87–90.
- Malese R. 1937. A new insect trap. Entomologisk Tidskrift 58: 148–160.
- Service M.W. 1993. Methods of sampling in the field on the ecology of Mosquitoes. Second edition. London–New York, Elsevier, 998 pp.
- Silver J.B. 2008. Mosquito ecology – field sampling methods. Third edition. New York, Springer, 1477 pp.
- Timmermann U., Becker N. 2017. Impact of routine *Bacillus thuringiensis israelensis* (Bti) treatment on the availability of flying insects as prey for aerial feeding predators. Bulletin of Entomological Research. <https://doi.org/10.1017/S007485317000141>
- Townes H. 1962. Design for a malaise trap. Proceeding of the Entomological Society Washington. 64(4): 253–262.

## METHODS FOR COLLECTION AND ESTIMATION OF POPULATIONS IMAGO OF MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE)

A. G. Mirzaeva, E. V. Panyukova

**Keywords:** imago of mosquitoes, equipment and collecting methods, quantifying, traps.

### SUMMARY

The article provides an overview of quantitative methods for collecting mosquitoes that solve a number of important tasks: identifying the seasonal dynamics of the number of species, clarifying changes in the structure of the composition of dominant species under the influence of changing biotic and abiotic factors, and others. The problem of the correlation of the results of quantitative collections carried out at different times by different methods, different traps and in different landscape conditions is posed. We propose a unification variant of methods for quantitative collection a adults of mosquitoes in natural areas.

УДК 595.421:591.9

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПАРАЗИТИРОВАНИЯ  
DERMACENTOR SILVARUM OLENEV, 1931  
НА ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА**

**© 2025 В. П. Стариков\*, Е. С. Сарапульцева, О. Ю. Володина,  
С. Э. Тарикулиева**

Сургутский государственный университет,  
пр. Ленина, 1, Сургут, 628412 Россия  
\* e-mail: starikov\_vp@inbox.ru

Поступила в редакцию 27.01.2025  
После доработки 18.02.2025  
Принята к печати 19.02.2025

В Южном Зауралье (Курганская область) на западной периферии ареала *Dermacentor silvarum* в течение апреля–августа 2020–2024 гг. на мелких млекопитающих учтено 125 особей личинок и нимф клеща. *D. silvarum* встречается на всей территории Курганской области. За многолетний период (1980-е и 2020–2024 годы) его паразитирование отмечено на 19 видах мелких млекопитающих и одной гибридной форме (большой и краснощёкий суслики). Чаше других мелких млекопитающих *D. silvarum* встречался на обыкновенной бурозубке, полёвках – красной, узкочерепной, тёмной и эконолке. Показатели встречаемости и обилия этого клеща очень низкие. В разнотравно-дерновинно-злаковой степи *D. silvarum* придерживается увлажнённых и облесённых территорий, в лесостепи и подтайге не избегает и открытых пространств.

**Ключевые слова:** *Dermacentor silvarum*, мелкие млекопитающие, Южное Зауралье

**DOI:** 10.31857/S0031184725010053, **EDN:** UMINQR

Иксодовые клещи – важная группа паразитических членистоногих, имеющая большое медицинское и ветеринарное значение. Это определяется их участием в передаче и хранении многих опасных трансмиссивных инфекций человека и сельскохозяйственных животных (Павловский, 1928; Попов, 1958; Балашов, 1998 и др.).

Для восточной формы клеща *D. silvarum* (Померанцев, 1950) долгое время считалось, что в западносибирской части его ареала западная граница проходит по территории Томской, Новосибирской и Омской областей (Попов, 1953; Федоров, 1963; Давыдова, Лукин, 1969; Алифанов и др., 1970; Иголкин, 1978; Кулик, Винокурова, 1983; Филиппова, 1997; Романенко, 2004). Однако в дальнейшем наличие *D. silvarum* на территории Омской области не нашло подтверждения (Малькова, Танцев, 2011;

Якименко и др., 2013). В то же время имеются указания о его распространении на территории, расположенной западнее Омской области, – в Курганской, Челябинской и Оренбургской областях (Сюткина, 1957; Стариков и др., 1990; Румянцев, 1995).

Сведения о пребывании *D. silvarum* и других видов иксодовых клещей в Южном Зауралье (Курганская область) имеют давнюю историю. Первые данные об иксодовых клещах Курганской области (в современных её границах, до 1943 г. она входила в состав Челябинской области) приводил А.В. Кочетков (1935). Автор указывал несколько видов, среди них: *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776), *D. silvarum* и др. Это сообщение привлекло внимание паразитолога В.М. Попова (1962), который усомнился в правильности определения восточной формы – *D. silvarum* в Южном Зауралье. Спустя более 20 лет были опубликованы ещё три работы, касающиеся иксодовых клещей Южного Зауралья (Марвин, 1957; Сюткина, 1957; Гибет, Никифоров, 1959). М.Я. Марвин для лесостепного Зауралья указывал четыре вида: *I. persulcatus*, *I. ricinus* (Linnaeus, 1758), *Dermacentor pictus* (*D. reticulatus*) (Fabricius, 1794) и *D. marginatus*. Три последних вида были обнаружены на лошадях, коровах и телятах. Л.А. Гибет и Л.П. Никифоров для Южного Зауралья (Тоболо-Ишимская лесостепь) также приводили четыре вида иксодид (определение З.М. Жмаевой) – *D. pictus* (*D. reticulatus*), *D. marginatus*, *Ixodes apronophorus* Schulze, 1924 и *I. ricinus*. Последний вид учтён в количестве двух экземпляров, снят с человека и собаки. Наибольший интерес, в связи с обсуждаемой работой, представляют сборы К.А. Сюткиной. Автор для Челябинской области (Чебаркульский и Кунашакский районы) приводила четыре вида клещей – *I. persulcatus*, *D. pictus* (*D. reticulatus*), *D. silvarum* и *D. marginatus*; для Курганской области (Каргапольский район и район станции Утяк) также указывала эти четыре вида. С.В. Румянцев (1995) для степных районов Оренбургской области отмечал пять видов иксодовых клещей, в том числе *D. silvarum*.

Итак, анализ опубликованных материалов показывает, что во второй половине XX столетия для Курганской области было известно шесть видов иксодовых клещей: *I. persulcatus*, *I. apronophorus*, *I. ricinus* (сняты с крупных животных и человека), *D. marginatus*, *D. silvarum* и *D. reticulatus*. Наши многолетние исследования иксодовых клещей мелких млекопитающих в Южном Зауралье подтвердили наличие: *I. persulcatus*, *I. apronophorus*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*, *D. silvarum* (Стариков и др., 1990, 2024; Сарапульцева и др., 2022 и др.), а также *I. trianguliceps* (Korenberg, Lebedeva, 1969; Филиппова, 1977; Pfäffle et al., 2017), ареал которого простирается от Британских островов до Забайкалья. При целенаправленных исследованиях хозяев-прокормителей (береговая ласточка *Riparia riparia* Linnaeus, 1758; байбак *Marmota bobak* Müller, 1776, обыкновенная лисица *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758, степной хорь *Mustela eversmanii* Lesson, 1827 и др.) в Южном Зауралье и, в частности, в Курганской области, могут быть встречены и другие представители иксодид (Филиппова, 1977, 1997; Стариков, Старикова, 2021).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наши исследования проведены в юго-западной части Западно-Сибирской равнины – Южном Зауралье (Курганская область). При делении этой территории на крупные выделы (зоны, подзоны) мы руководствовались схемой геоботанического районирования Западно-Сибирской равнины (Ильина и др., 1985). В соответствии с этой схемой на территории Курганской области условно проведены границы двух геоботанических зон – степной и таёжной (бореальной), выделены подзоны разнотравно-дерновинно-злаковой степи, лесостепи и подтайги (Науменко, 2008).

В разнотравно-дерновинно-злаковой степи (апрель–август) учёты мелких млекопитающих и их эктопаразитов осуществляли в 2022 г. в окрестностях с. Озёрное (54°24'19" N, 64°38'16" E) и посёлка Искра (54°23'51" N, 64°34'03" E) (Звериноголовский район). Исследования в лесостепи в 2020 г. (апрель–август) проведены в Притобольном районе, окрестности и сёла: Утятское (55°09'43" N, 65°11'06" E), Заборское (55°10'31" N, 65°14'00" E), Нагорское (55°08'53" N, 65°11'37" E), Камышное (55°06'03" N, 65°11'06" E) и Кетовском районе, окр. с. Темляково (55°12'09" N, 65°12'53" E). В 2023 г. сборы материала проводили в северной полосе лесостепи в Мокроусовском районе в окрестностях и на территории с. Куртан (55°46'45" N, 67°11'52" E). В подтайге (апрель–август) – в 2021 г. в окрестностях с. Самохвалово (56°38'53" N, 64°43'03" E) Шатровского района и в 2024 г. в окрестностях д. Лукина (56°25'50" N, 62°43'23" E) Катайского района. Всего осмотрено (очёсано) 5235 зверьков.

Мелких млекопитающих добывали в конусы с помощью направляющих систем (Наумов, 1955; Тупикова и др., 1963; Охотина, Костенко, 1974) и методом ловушко-линий (Кучерук, 1963). Добытых зверьков помещали в бязевые мешочки, плотно завязывали и доставляли в лабораторию, где их осматривали на наличие эктопаразитов по методике З.М. Жмаевой и С.П. Пионтковской (1964). Личинок и нимф клещей фиксировали в 70%-ном спирте. Определение личинок и нимф проведено на препаратах (среда: жидкость Форэ–Берлезе) с использованием определителей Фауны СССР (Померанцев, 1950; Филиппова, 1997).

Клеща *D. silvarum* регистрировали на представителях 15 видов насекомоядных, грызунов и мелких хищных: обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* Linnaeus, 1758; тундрная бурозубка *S. tundrensis* Merriam, 1900; средняя бурозубка *S. caecutiens* Laxmann, 1788; малая бурозубка *S. minutus* Linnaeus, 1766; лесная мышовка *Sicista betulina* Pallas, 1779; красная полёвка *Myodes rutilus* Pallas, 1779; узкочерепная полёвка *Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779; тёмная (пашенная) полёвка *Agricola agrestis* Linnaeus, 1761; полёвка-экономка *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776; обыкновенная полёвка *Microtus arvalis* Pallas, 1778; мышь-малютка *Micromys minutus* Pallas, 1771; полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771; малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811; домовая мышь *Mus musculus* Linnaeus, 1758 и ласка *Mustela nivalis* Linnaeus, 1776.

Русские и латинские названия видов млекопитающих приведены по А.А. Лисовскому с соавторами (2019). Всего с указанных видов мелких млекопитающих за 2020–2024 гг. очёсано 125 экземпляров клещей *D. silvarum*. В работе использованы общепринятые в паразитологии индексы: индекс встречаемости – ИВ, индекс обилия – ИО и средняя интенсивность заражения зверьков клещами – ИЗ (Беклемишев, 1961). Проверку статистических различий индекса встречаемости проводили по формуле, предложенной К.П. Фёдоровым (1986). Для оценки фаунистического сходства сообществ мелких млекопитающих использовали индекс Жаккара (Jaccard, 1902). Расчёт соотношения площадей облесенности территорий проводили с помощью ГИС Google Планета Земля.

# РЕЗУЛЬТАТЫ

В разнотравно-дерновинно-злаковой степи в 2022 г. *D. silvarum* встречался на представителях 11 видов землероек и грызунов (табл. 1). Клещей на зверьках регистрировали в колках паркового типа, ивняковых разнотравных заболоченных и приречных зарослях, пойменных лугах, тростниковых займищах и др. Большие открытые пространства этот клещ, как правило, избегал. В целом характер пространственного распределения *D. silvarum* во многом совпадал с его распределением в Новосибирской области (Давыдова, Лукин, 1969). Кроме указанных видов прокормителей (табл. 1), в этой подзоне в 1987 г. в окрестностях с. Усть-Уйское Целинного района Курганской области *D. silvarum* отмечался на ласке, степной мышовке *Sicista subtilis* Pallas, 1773 и большом суслике *Spermophilus major* Pallas, 1779 (Стариков и др., 1990).

**Таблица 1.** Паразитирование *D. silvarum* в разнотравно-дерновинно-злаковой степи Южного Зауралья (Курганская обл., 2022 г.)

**Table 1.** *D. silvarum* parasitization in the herb-bunchgrass steppe of the Southern Trans-Urals (Kurgan region, 2022)

№ п/п	Вид прокормителя	Учеты методом ловчих канавок (заборчиков)						Учеты методом ловушко-линий					
		Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.	Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.
1	<i>S. araneus</i>	226	2	2	0.88	0.009	1.00	46	–	–	–	–	–
2	<i>S. tundrensis</i>	151	2	3	1.32	0.02	1.50	3	–	–	–	–	–
3	<i>S. minutus</i>	159	2	2	1.26	0.01	1.00	–	–	–	–	–	–
4	<i>M. rutilus</i>	119	1	1	0.84	0.008	1.00	96	–	–	–	–	–
5	<i>L. gregalis</i>	119	1	2	0.84	0.02	2.00	6	–	–	–	–	–
6	<i>A. agrestis</i>	30	1	1	3.33	0.03	1.00	1	–	–	–	–	–
7	<i>A. oeconomus</i>	193	3	3	1.55	0.02	1.00	7	–	–	–	–	–
8	<i>M. arvalis</i>	306	1	2	0.33	0.007	2.00	60	–	–	–	–	–
9	<i>M. minutus</i>	88	4	7	4.55	0.08	1.75	12	–	–	–	–	–
10	<i>S. uralensis</i>	163	3	3	1.84	0.02	1.00	226	3	6	1.33	0.03	2.00
11	<i>M. musculus</i>	6	1	3	16.67	0.50	3.00	22	–	–	–	–	–

Прочерк – вид не отмечен.

В лесостепи (2020, 2023 гг.) *D. silvarum* паразитировал на представителях восьми видов мелких млекопитающих (табл. 2). Показатели встречаемости и обилия этого клеща на зверьках также низкие и не отличались от показателей, наблюдаемых у прокормителей в разнотравно-дерновинно-злаковой степи. Эти данные подтверждают мнение о том, что популяции видов на периферии ареалов характеризуются, как правило, низкой плотностью (Гептнер, 1936; Наумов, 1945; Давыдова, Лукин,

1969; Ивантер, 2018 и др.). *D. silvarum* встречался на зверьках облесённых, открытых и увлажнённых биотопов (ивняки разнотравные приозёрные, берёзовые папоротниково-хвощовые пойменные леса, злаково-разнотравная луговая степь, разнотравные приколочные луга и др.). С помощью других методов учёта в зауральской лесостепи (2020 г.) *D. silvarum* регистрировали на белогрудом еже *Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900 (очёсано 72 личинки этого клеща). В этом же году в окрестностях с. Камышное Притобольного района *D. silvarum* в количестве семи личинок и одной нимфы сняты с гибридов большого и краснощёкого сусликов (*Spermophilus major* × *S. erythrogenys* Brandt, 1841), а в 2023 г. близ с. Куртан Мокроусовского района на краснощёком суслике зарегистрировано 7 личинок этого клеща.

**Таблица 2.** Паразитирование *D. silvarum* в лесостепи Южного Зауралья (Курганская обл., 2020, 2023 гг.)  
**Table 2.** *D. silvarum* parasitization in the forest-steppe zone of the Southern Trans-Urals (Kurgan region, 2020, 2023)

№ п/п	Вид прокормителя	Учеты методом ловчих канавок (заборчиков)						Учеты методом ловушко-линий					
		Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.	Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.
1	<i>S. araneus</i>	466	5	5	1.07	0.01	1.00	130	–	–	–	–	–
2	<i>S. tundrensis</i>	124	1	1	0.81	0.008	1.00	20	–	–	–	–	–
3	<i>S. betulina</i>	105	1	3	0.95	0.03	3.00	2	–	–	–	–	–
4	<i>M. rutilus</i>	174	2	3	1.15	0.02	1.50	127	–	–	–	–	–
5	<i>L. gregalis</i>	112	1	7	0.89	0.06	7.00	34	1	1	2.94	0.03	1.00
6	<i>A. agrestis</i>	137	4	5	2.92	0.04	1.25	50	–	–	–	–	–
7	<i>A. oeconomus</i>	209	6	9	2.87	0.04	1.50	70	2	3	2.86	0.04	1.50
8	<i>M. minutus</i>	98	1	1	1.02	0.01	1.00	1	–	–	–	–	–

Прочерк – вид не отмечен.

В подтайге (2021 и 2024 гг.) *D. silvarum* отмечен на представителях девяти видов мелких млекопитающих (табл. 3). Здесь он встречался также в различных типах биотопов (ивняковые осоково-разнотравные приречные и приозёрные заросли, черёмухово-шиповниковые разнотравные заросли, сосняки кипрейно-злаковые, колки осиновые шиповниково-разнотравные заболоченные, осоково-разнотравные приколочные луга и др.). Ранее В.М. Попов (1962) отмечал, что в Западной Сибири *D. silvarum* является мезофильной формой, обитающей в открытых биотопах лесостепи. Несомненно, с первой частью данного высказывания в определенной степени мы согласны, во многом это подтверждалось и на нашем материале. Однако в зауральской части ареала этот клещ широко представлен на зверьках и в облесённых биотопах.



В градиенте юг–север Курганской области, включающей как открытые, так и облесённые территории, подтайга – это предел распространения *D. silvarum* к северу. На юго-востоке Западно-Сибирской равнины он также доходит до широты г. Томска (подтайга) (Иголкин, 1978). В южной тайге *D. silvarum* паразитологами не отмечался (Столбов и др., 1966; Алифанов и др., 1970; Сапегина, 1980; Малюшина, Колчанова, 2008 и др.). Очевидно, в этом случае большую роль в ограничении его распространения к северу играет не столько возрастающая облесённость и увлажнённость территории, сколько снижение среднегодовой температуры (Западная Сибирь, 1963).

**Таблица 3.** Паразитирование *D. silvarum* в подтайге Южного Зауралья (Курганская обл., 2021 и 2024 гг.)

**Table 3.** *D. silvarum* parasitization in the subtaiga of the Southern Trans-Urals (Kurgan region, 2021, 2024)

№ п/п	Вид прокормителя	Учеты методом ловчих канавок (заборчиков)						Учеты методом ловушко-линий					
		Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.	Осмотрено зверьков	Заражено зверьков	Число, экз.	ИВ, %	ИО, экз.	ИЗ, экз.
1	<i>S. araneus</i>	197	4	6	2.03	0.03	1.50	106	–	–	–	–	–
2	<i>S. caecutiens</i>	245	1	1	0.41	0.004	1.00	9	–	–	–	–	–
3	<i>M. rutilus</i>	93	4	4	4.30	0.04	1.00	16	–	–	–	–	–
4	<i>L. gregalis</i>	116	11	19	9.48	0.16	1.73	2	–	–	–	–	–
5	<i>A. agrestis</i>	119	2	2	1.68	0.07	1.00	13	–	–	–	–	–
6	<i>A. oeconomus</i>	124	3	6	2.42	0.05	2.00	16	–	–	–	–	–
7	<i>M. arvalis</i>	185	3	6	1.62	0.03	2.00	17	–	–	–	–	–
8	<i>A. agrarius</i>	31	1	1	3.23	0.03	1.00	43	–	–	–	–	–
9	<i>M. nivalis</i>	5	1	7	20.00	1.40	1.40	–	–	–	–	–	–

Прочерк – вид не отмечен.

При оценке различий индекса встречаемости по К.П. Фёдорову (1986), для прокормителей, отмеченных во всех трех подзонах (обыкновенная бурозубка, полёвки: красная, узкочерепная, тёмная и экономка), достоверно чаще преимагинальные стадии поражали мелких млекопитающих на территории подтайги. Наибольшие различия получены при сравнении разнотравно-дерновинно-злаковой степи и подтайги ( $t_{(1336)} = 2.78$  при  $p < 0.05$ ), лесостепи и подтайги ( $t_{(1747)} = 2.55$  при  $p < 0.05$ ). При сравнении индексов встречаемости *D. silvarum* в разнотравно-дерновинно-злаковой степи и лесостепи различий не выявлено ( $t_{(1785)} = 0.48$  при  $p < 0.05$ ). При этом различий в индексах обилия *D. silvarum* в трёх подзонах Южного Зауралья не установлено.

Сравнительно высокие показатели встречаемости *D. silvarum* в подтайге, по сравнению с подзонами лесостепи и разнотравно-дерновинно-злаковой степи, казалось

бы, противоречат логике пространственного размещения популяций этого вида. Однако, как выяснилось, обе территории в подтайге – окр. с. Самохвалово Шатровского района (2021 г.) и окр. д. Лукина Катайского района (2024 г.) принципиально различались по животному населению. В апреле–августе 2021 г. зарегистрировано 18 видов мелких млекопитающих, в апреле–августе 2024 г. – 13. Индекс фаунистического сходства (Jaccard, 1902) этих территорий в пределах одной подзоны оказался сравнительно низким и не превышал 67%. В 2021 г. специфику подтайги определяли очень редкие равнозубая бурозубка *Sorex isodon* Turov, 1924 и азиатский бурундук *Eutamias sibiricus* Laxmann, 1769, не свойственные более южным подзонам Южного Зауралья. В 2024 г. в сборах они отсутствовали. Причина, на наш взгляд, кроется в соотношении облесённых и открытых биотопов изученных территорий подтайги. При расчёте соотношения площадей открытых и облесённых территорий с помощью ГИС Google Планета Земля показатели облесённости территорий севера Шатровского и севера Катайского районов Курганской области составили соответственно 78 и 61%. В 2021 г. в окр. с. Самохвалово доминировал *I. persulcatus* (67%), в 2024 г. в окр. д. Лукина – *D. reticulatus* (67%). В окр. д. Лукина, по сравнению с окр. с. Самохвалово, обилие обитателей открытых пространств выше: полевой мыши в 6 раз, узкочерепной полевки в 43 раза. Если в 2021 г. в окр. с. Самохвалово учтено всего лишь 5 особей *D. silvarum*, то в 2024 г. их больше в 9.4 раза. Следовательно, наши представления о второй точке (окр. д. Лукина Катайского района Курганской области) расходятся с представлением геоботаников, и эта территория в значительной степени имеет «лесостепной» облик. Поэтому в целом не удивительно, что более высокий индекс встречаемости *D. silvarum* отмечен для «подтайги».

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, *D. silvarum* на западной периферии ареала в Южном Зауралье (Курганская область) распространён на всей территории. Показатели встречаемости и обилия повсеместно низкие. В качестве прокормителей этого клеща за весь период наблюдений зарегистрировано 19 видов мелких млекопитающих и одна гибридная форма (большой и краснощекий суслики). Чаще других видов мелких млекопитающих *D. silvarum* паразитировал на обыкновенной бурозубке, полёвках – красной, узкочерепной, тёмной и эконолке. В разнотравно-дерновинно-злаковой степи *D. silvarum* придерживается облесённых и увлажнённых территорий, в лесостепи и подтайге не избегает и открытых пространств. Для оценки состава прокормителей наиболее эффективны конусы с направляющими системами (ловчие канавки и заборчики).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена за счёт 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 данную статью выдано разрешение комитета по этике бюджетного учреждения высшего образования Ханты-Мансийского автономного округа – Югры «Сургутский государственный университет», протокол № 42 от 12 февраля 2025 г. с формулировкой о соответствии этическим принципам научных исследований в биологии.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.Н. Кравченко и Д.М. Ялымовой за участие в сборе и первичной обработке материала, а также анонимным рецензентам, высказавшим много ценных замечаний, позволивших улучшить первоначальный текст статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.И., Федоров В.Г., Нецкий Г.И., Мальков Г.Б., Богданов И.И., Иванов Д.И., Давыдова М.С., Иголкин Н.И., Столбов Н.М., Малюшина Е.П., Федоров В.Г., Попов В.В., Зуевский А.П., Белан А.А., Евстигнеева Н.С., Апенкина Н.Н., Гуковская В.М., Сумароков Ф.С., Таранюк Г.С., Морозова Ю.А., Коклягина А.Т., Артаковский П.А., Чигирик Е.Д., Логиновский Г.Е. 1970. Эколого-фаунистические комплексы иксодовых клещей в Западной Сибири. Вопросы инфекционной патологии: Матер. науч. конф. Омский НИИ Природноочаговых инфекций. Омск. Вып. 2, 82–84. [Alifanov V.I., Fedorov V.G., Neckij G.I., Mal'kov G.B., Bogdanov I.I., Ivanov D.I., Davydova M.S., Igolkin N.I., Stolbov N.M., Malyushina E.P., Fedorov V.G., Popov V.V., Zuevskij A.P., Belan A.A., Evstigneeva N.S., Apenkina N.N., Gukovskaya V.M., Sumarokov F.S., Taranyuk G.S., Morozova Yu.A., Koklyagina A.T., Artakovskij P.A., Chigirik E.D., Loginovskij G.E. 1970. Ekologo-faunisticheskie komplekсы iksodovykh kleshchej v Zapadnoj Sibiri. Voprosy infektsionnoj patologii: Mater. nauch. konf. Omskij NII Prirodnoochagovykh infektsij. Omsk, V. 2, 82–84. (In Russian)].
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. Iksodovye kleshchi – parazity i perenoschiki infektsii. SPb., Nauka, 287 pp. (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)].
- Гептнер В.Г. 1936. Общая зоогеография. М.–Л., Биомедгиз, 548 с. [Geptner V.G. 1936. Obshchaya zoogeografiya. Moscow–Leningrad, Biomedgiz, 548 pp. (In Russian)].
- 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 infektsij). Novosibirsk, Nauka, 250–264. (In Russian)].
- Жмаева З.М., Пионтковская С.П. 1964. Иксодовые клещи (Parasitiformes, Ixodidae). В кн.: Методы изучения природных очагов болезней человека. М., Медицина, 74–89. [Zhmaeva Z.M., Piontkovskaya S.P. 1964. Iksodovye kleshchi (Parasitiformes, Ixodidae). In: Metody izucheniya prirodnykh ochagov boleznej cheloveka. Moscow, Meditsina, 74–89. (In Russian)].
- Западная Сибирь. 1963. Рихтер Г.Д. (ред.) М.–Л., Изд-во АН СССР. 488 с. [Zapadnaya Sibir'. 1963. Rikhter, G.D., Ed., Moscow–Leningrad, Akad. Nauk SSSR, 488 pp.]

- Ивантер Э.В. 2018. Очерки популяционной экологии млекопитающих на северной периферии ареала. М., Товарищество научных изданий КМК, 770 с. [Ivanter E.V. 2018. Ocherki populyacionnoj ekologii mlekopitayushchih na severnoj periferii areala. Moscow, KMK Publishers, 770 pp. (In Russian)].
- 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 melkikh mlekopitayushchikh yugo-vostochnoi chasti Zapadnoi Sibiri. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 240 pp. (in Russian)].
- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко М.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, Наука, 251 с. [Il'ina I.S., Lapshina E.I., Lavrenko M.N., Meltser L.I., Romanova E.A., Bogoyavlenskii B.A., Makhno V.D. 1985. Vegetation cover of Western Siberian Plain. Novosibirsk, Nauka, 251 pp. (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 semeystva Ixodidae v Zaural'e. Trudy vsesoyuznogo instituta eksperimentalnoi veterinarii. V. 11. Protozoinye zabolevaniya. Ser. XIV. Veterinariya. Moscow, Leningrad, Izd-vo Vsesoyuznoj akademii sel'skohozyajstvennykh nauk im. V.I. Lenina, V. 2, 124–127. (In Russian)].
- Кулик И.Л., Винокурова Н.С. 1983. Ареал клеща *Dermacentor silvarum* в СССР. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Вып. 3: 23–28. [Kulik I.L., Vinokurova N.S. 1983. The distribution area of *Dermacentor silvarum* in the USSR. Medical parasitology and parasitic diseases. Issue 3: 23–28. (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: Organizatsiya i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov. M., Izd-vo AN SSSR, 159–184. (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. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М., Товарищество научных изданий КМК, т. 56, 191 с. [Lisovskii A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glasov D.M. 2019. Mammals of Russia: list of species and practical aspects. Proceedings of Zoological museum, Moscow state university, KMK Publishers, 191 pp. (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., Tantsev A.K. 2011. Zonal types of host-parasite complexes of arthropods and small mammals in a flat part of Western Siberia. Parasitologiya 45 (5): 392–400. (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 zhivotnykh 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.: Тезисы докладов совещания зоологов Сибири, Новосибирск, 56–57. [Marvin M.Ya. 1957. Iksodovye kleshchi mlekopitayushchikh Srednego Urala i Zaural'ya. In: Tezisy dokladov soveshchaniya 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 Zaural'ya. Kurgan, Izd. Kurnaskogo Universiteta, 512 pp. (In Russian)].
- Наумов Н.П. 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция. Журнал общей биологии 6 (1): 37–52. [Naumov N.P. 1945. The geographical variability in the population count dynamics and evolution. Zhurnal obshechei biologii 6 (1): 37–52. (In Russian)].
- Наумов 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 chislenosti melkikh mlekopitaiushchikh s pomoshch'iu lovchikh kanavok. In: Vygodchikov G.V., Petrishcheva P.A., Olsufjev N.G. (eds). Voprosy kraevoi, obshchei i eksperimental'noi parazitologii i meditsinskoj zoologii. Moscow, Medgiz, T. 9, 179–202. (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 dlya izgotovleniia napravliaiushchikh zaborchikov. In: Fauna i ekologiya pozvonochnykh yuga Dal'nego Vostoka SSSR. Vladivostok, DVNTs AN SSSR, 193–196. (In Russian)].
- Павловский Е.Н. 1928. Наставления к собиранию и исследованию клещей (Ixodidae). Л.: Изд-во АН СССР, 104 с. [Pavlovskii E.N. 1928. Nastavleniya k sobiraniyu i issledovaniyu kleshchej (Ixodidae). Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 104 pp. (In Russian)]
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. М.–Л., АН СССР, 4 (2), 224 с. [Pomerantsev B.I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). Fauna of the USSR. Arachnoidea. Moscow–Leningrad, Publishing house of the USSR Academy of Sciences, T. 4, V. 2, 224 pp. (In Russian)].
- Попов В.М. 1953. Кровососущие клещи и насекомые Западной Сибири и их значение в эпидемиологии заболеваний с природной очаговостью. В кн.: Вопросы краевой патологии, фитонцидов и производства бакпрепаратов. Томск, Томский государственный медицинский институт им. В.М. Молотова, 45–61. [Popov V.M. 1953. Krovososushchie kleshchi i nasekomye Zapadnoi Sibiri i ikh znachenie v epidemiologii zabolevanii s prirodnoi ochagovost'iu. In: Voprosy kraevoi patologii, fitontsidov i proizvodstva bakpreparatov. Tomsk, Tomskii gosudarstvennyi meditsinskii institut im. V.M. Molotova, 45–61. (In Russian)].
- Попов В.М. 1958. Иксодовые клещи Западной Сибири и заболевания с природной очаговостью. В кн.: Природноочаговые заболевания. Труды науч. конференций. М., Т. 8. С. 25–31. [Popov V.M. 1958. Iksodovye kleshchi Zapadnoj Sibiri i zabolevaniya s prirodnoj ochagovost'yu. In: Prirodnoochagovye zabolevaniya. Trudy nauch. konferentsij. Moscow, T. 8, 25–31. (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'nykh vidov, epidemiologicheskoe i epizootologicheskoe znachenie, bor'ba s iksodovymi kleshchami). Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 259 pp. (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. Tomska i v prilezhashchih lesah. Sibirskaya zoologicheskaya konf., posvyashchen. 60-letiyu Instituta sistematiki i ekologii zhivotnykh SD RAS, Novosibirsk, 15–22 September 2004, 398–399. (In Russian)].
- 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 populyacij melkikh mlekopitayushchikh i ikh ektoparazitov v stepnykh rajonah Orenburgskoj oblasti. In: Davygora A.V. (eds). Zhivotnyj mir Yuzhnogo Urala i Severnogo Prikaspiya. Orenburg, Izdatelstvo 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. Raspredelenie iksodovykh 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., Володина О.Ю. 2022. Иксодовые клещи красной полёвки (*Myodes rutilus*) таёжной и степной зон Южного Зауралья. В сб.: Матер. IV Междунаrodn. паразитол. симпозиума «Современные проблемы общей и частной паразитологии». Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУВМ, 7–9 декабря 2022, 214–216. [Sarapultseva E.S., Starikov V.P., Volodina O.Yu. 2022. Ixodes ticks of red-backed vole (*Myodes rutilus*) in the taiga and steppe zones of the Southern Trans-Urals. In: Mater. IV

- Mezhdunarodn. parazitolog. simpoziuma «Sovremennye problemy obshchej i chastnoj parazitologii». Saint-Peterburg, Izdatelstvo SPbGUVU, 7–9 December 2022, 214–216. (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 harakteristike Kurganskoj oblasti. In: Luk'yanov O.A. (eds). Mlekopitayushchie v ekosistemah. Sverdlovsk, UrO AN SSSR, 50–51. (In Russian)].
- Стариков В.П., Сарапульцева Е.С., Левых А.Ю. 2024. Иксодовые клещи (Parasitiformes, Ixodidae) красной полёвки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) Западно-Сибирской равнины. Паразитология 58 (6): 508–519. [Starikov V.P., Sarapultseva E.S., Levykh A.Yu. 2024. Ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae) of the northern red-backed vole (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) in the West Siberian plain. Parazitologiya 58 (6): 508–519. (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. Species composition and distribution of ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae) in Kurgan oblast. Vestnik of North-Eastern Federal University 1: 20–33. (In Russian)].
- Столбов Н.М., Малиюшина Е.П., Белан А.А., Галимов В.Р. 1966. Распределение иксодовых клещей по ландшафтными зонам Тюменской области. В сб.: Первое акарологическое совещание. М.-Л.: Наука. 22–27 декабря 1966, 205. [Stolbov N.M., Malyushina E.P., Belan A.A., Galimov V.R. 1966. Raspredelenie iksodovykh kleshchej po landshaftnym zonam Tyumenskoj oblasti. In: Pervoe akarologicheskoe soveshchanie. Moscow–Leningrad, Nauka, 22–27 December 1966, 205. (In Russian)].
- 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'nykh territorij. In: Sbornik nauchnykh rabot po prirodnoochagovym i kyshechnym infektsiyam na Urale. Sverdlovsk: Okruzhnoj 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 melkikh mlekopitayushchikh pri pomoshchi zaborchikov. In: Organizatsiya i metody uchyota ptits i vrednykh gryzunov. M., Izd-vo AN SSSR, 231–236. (In Russian)].
- Фёдоров 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. itogovoj nauch. konf. po prirodnoochagovym boleznyam. Tyumen', 86–88. (In Russian)].
- Фёдоров К. П. 1986. Закономерности пространственного распределения паразитических червей. Новосибирск, Наука, 255 с. [Fedorov K.P. Zakonomernosti prostranstvennogo raspredeleniya paraziticheskikh chervej. Novosibirsk, Nauka, 225 pp. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae (Фауна СССР. Паукообразные; IV (4). Л., Наука, 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of subfamily Ixodinae (Fauna of USSR. Arachnoidea IV (4). L., Nauka, 396 pp. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Ambliominae. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные, IV (5). СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Ambliominae. (Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea, IV (5). St. Petersburg, Nauka, 436 pp. (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. [Yakimenko V.V., Malkova M.G., Shpynov S.N. 2013. Iksodovye kleshchi Zapadnoi Sibiri: fauna, ekologiya, osnovnye metody issledovaniya. Omsk, Omskii nauchnyj vestnik, 240 p. (In Russian)].
- Jaccard P. 1902. Jois de distribution florale dans la zone alpine. Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. (38). 69–130.
- Korenberg E.I., Lebedeva N.N. 1969. Distribution and some general features of the ecology of *Ixodes trianguliceps* Bir. in the Soviet Union In. Folia Parasitologica. V. 16, Issue. 2: 143–152.



Pfäffle M.P., Petney T.N., Madder M. 2017. *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895. In. Ticks of Europe and North Africa: A guide to Species Identification; A. Estrada-Peña, A.D. Mihalca, T.N. Petney (eds). Springer Cham, 167–171. DOI: 10.1007/978-3-319-63760-0\_34

FEATURES OF DISTRIBUTION AND PARASITISM  
OF *DERMACENTOR SILVARUM* OLENEV, 1931  
ON THE WESTERN PERIPHERY OF THE RANGE

V. P. Starikov, E. S. Sarapultseva, O. Yu. Volodina, S. E. Tarikulieva

**Keywords:** *Dermacentor silvarum*, small mammals, Southern Trans-Urals region

SUMMARY

In the Southern Trans-Urals region (Kurgan region) 125 individuals of ticks were collected on the western periphery of the *Dermacentor silvarum* range during April–August 2020–2024 on the small mammals using the methods of the trapping grooves and trap lines. *D. silvarum* is found throughout the entire territory of Kurgan Oblast. During the long-term period (1980s and 2020–2024) its parasitization was noted on 19 species of small mammals and one hybrid form (russet and red-cheeked ground squirrel). *D. silvarum* was found more often than other small mammals on the common shrew, northern red-backed vole, narrow-headed vole, field vole and tundra vole. The occurrence and abundance of this tick are very low. *D. silvarum* belongs to moistened and afforested territories in the herb-bunchgrass steppe, but in forest-steppe and subtaiga does not avoid open spaces.

## АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ ЗА 2024 Г. (ТОМ 58)

	№	Стр.
Абашеев Р. Ю. См. Батуева М. Д.	4	333
Агасой В. В. См. Панюкова Е. В., и др.	3	215
Алексеев В. Р. См. Чабан О. А.	1	35
Амирова К. Р. См. Исмаилова Р. И., и др.	4	267
Андаев Е. И. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Аникиева Л. В., Лебедева Д. И. Изменчивость и фенотипическое разнообразие трематод <i>Diplostomum petromyzifluviatilis</i> Diesing, 1850, паразитов миног (Lampetrinae, Petromyzontidae)	1	3
Аристов Д. А. См. Сухарева С. И., и др.	2	101
Балахонов С. В. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Батуева М. Д., Абашеев Р. Ю. Особенности взаимоотношений <i>Mухоболus pronini</i> Liu et al., 2016 (Cnidaria, Мухозоа) – карась серебряный ( <i>Carassius auratus gibelio</i> )	4	333
Бахтина А. В. См. Ромашов Б. В., и др.	6	531
Беспятова Л. А. См. Борисова Б. А., и др.	2	124
Беспятова Л. А. См. Медведев С. Г. и др.	6	470
Бобровская А. В., Орлов Ю. А., Прохорова Е. Е. Разнообразие транскриптов толл-подобных рецепторов в гемоцитах моллюсков <i>Planorbarius corneus</i> (Gastropoda, Pulmonata), не заражённых и заражённых трематодами <i>Bilharziella polonica</i> .	1	45
Борисова Б. А., Беспятова Л. А., Леднёв Г. Р., Левченко М. В., Бугмырин С. В. Оценка вирулентности изолятов некоторых видов энтомопатогенных анаморфных аскомицетов (Fungi, Ascomycota) в отношении взрослых особей клеща <i>Ixodes persulcatus</i> .	2	124
Бугмырин С. В. См. Борисова Б. А., и др.	2	124
Бугмырин С. В. См. Иешко Е. П., и др.	2	169
Бугмырин С. В. См. См. Медведев С. Г., и др.	6	470
Быков Ю. А. См. Павлов А. В.	6	487
Вержуцкая Ю. А. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Виноградов С. А. См. Фролов Е. В., и др.	4	313
Гаджиалиева Г. Г. См. Исмаилова Р. И., и др.	4	267

Ганкевич В. Д., См. Сухарева С. И., и др.	2	101
Гниненко А. Ю. См. Гниненко Ю. И., и др.	1	76
Гниненко Ю. И., Гниненко А. Ю., Кошелева О. В. О массовом заражении наездником-эвлофидом <i>Aprostocetus xanthopus</i> (Hymenoptera, Chalcidoidea) куколок соснового коконопряда в Воронежской области	1	76
Гордейко Н. С. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Грудинин Д. А. См. Кузьмина Е. Н.	3	252
Десницкий А. Г. См. Сухарева С. И., и др.	2	101
Елисеева Т. А. См. Кузнецова И. А., и др.	3	194
Заварзина Н. К., См. Фролов Е. В., и др.	1	19
Заварзина Н. К., См. Фролов Е. В., и др.	4	313
Зверева Т. В. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Иванов А. Л. См. Котти Б. К.	3	240
Иванов А. Л. См. Котти Б. К.	6	497
Иешко Е. П., Бугмырин С. В., Матвеева Е. М., Яковлева Г. А. VII Съезд Паразитологического общества: Итоги и актуальные задачи (Петрозаводск, 16–20 октября 2023 г.)	2	169
Исмаилова Р. И., Нагиева Б. А., Садыхова С. А., Расулзаде З. И., Амирова К. Р., Рустамова М. К., Гаджиалиева Г. Г. Эколого-фаунистические особенности блох в закавказском предгорном природном очаге чумы Азербайджана	4	267
Кайсарова Н. А. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Колесникова В. Ю. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Кондаков А. В. См. Кузнецова И. А., и др.	3	194
Кондратьев Е. Н., Корнеев М. Г., Поршаков А. М. История изучения кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Саратовской области (литературный обзор)	6	520
Корнеев Е. С. См. Фролов Е. В., и др..	1	19
Корнеев М. Г. См. Кондратьев Е. Н., и др.	6	520
Котти Б. К., Иванов А. Л. Блохи (Siphonaptera) насекомых на Кавказе	6	497
Котти Б. К., Иванов А. Л. Блохи (Siphonaptera) песчанок на Кавказе	3	240
Кошелева О. В. См. Гниненко Ю. И., и др.	1	76
Кузнецов Ю. Е. См. Ромашова Е. Б., и др.	4	338
Кузьмина Е. Н., Грудинин Д. А. Возбудители гастрофилеза непарнокопытных в степном стационаре «Оренбургская Тарпаниа»	3	252
Кузнецова И. А., Кондаков А. В., Елисеева Т. А. Первые генетические данные о <i>Lernaea cyprinaea</i> Linnaeus, 1758 с европейского севера России (река Пинега)	3	194

Куклин В. В. См. Куклина М. М.	4	277
Куклина М. М., Куклин В. В. Влияние цестод, паразитирующих в тонком кишечнике пенцов серебристой чайки, на активность протеаз хозяина	4	277
Левченко М. В. См. Борисова Б. А., и др.	2	124
Левых А. Ю. См. Стариков В. П., и др.	6	508
Леднёв Г. Р. См. Борисова Б. А., и др.	2	124
Лебедева Д. И. См. Аникиева Л. В.	1	3
Леонович С. А. О происхождении аргасовых клещей (Parasitiformes, Ixodoidea, Argasidae)	3	179
Лютикова Н. А. См. Медведев С. Г. и др.	6	470
Матвеева Е. М. См. Иешко Е. П., и др.	2	169
Медведев С. Г. Морфологические основы трех классификаций отряда блох (Insecta, Siphonaptera)	2	147
Медведев С. Г., Лютикова Н. А., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Фауна блох (Insecta, Siphonaptera) республики Карелии	6	470
Медведев С. Г. См. Панюкова Е. В., и др.	3	215
Медведев С. Г. См. Ромашова Е. Б., и др.	4	338
Нагиева Б. А. См. Исмаилова Р. И., и др.	4	267
Никитин А. Я., Зверева Т. В., Вержуцкая Ю. А., Кайсарова Н. А., Солодкая Н. С., Сафонова Н. В., Гордейко Н. С., Андаев Е. И., Колесникова В. Ю., Балахонов С. В. Фауна и обилие иксодид (Parasitiformes, Ixodidae) на острове Аскольд (Приморский край): уникальность, инфицированность патогенами	2	136
Новокрещенных С. В. См. Фролов Е. В., и др.	1	19
Новокрещенных С. В. См. Фролов Е. В., и др.	4	313
Озман-Салливан С. К. См. Сухарева С. И., и др.	2	101
Орлов Ю. А. См. Бобровская А. В., и др.	1	45
Павлов А. В., Быков Ю. А. Видовой состав и особенности экологии мух-паучниц (Diptera, Nycteribiidae) – паразитов летучих мышей (Vespertilionidae, Chiroptera) в центре европейской части России (Владимирская область)	6	487
Панюкова Е. В., Агасой В. В., Медведев С. Г. Гидроландшафтный метод районирования территории: концепция и опыт применения	3	215
Поляева К. В., Чугунова Ю. К. Первое обнаружение <i>Paradilepis scolecina</i> (Cestoda: Gryporhynchidae) в реке Ангара	4	327
Поршаков А. М. Кондратьев Е. Н., и др.	6	520
Прохорова Е. Е. См. Бобровская А. В., и др.	1	45
Расулзаде З. И. См. Исмаилова Р. И., и др.	4	267

Редколлегия. К юбилею Александра Юрьевича Рысса	4	351
Редколлегия. К юбилею Андрея Борисовича Шатрова	5	452
Редколлегия. Потери науки. Мстислав Владимирович Крылов (09.10.1930–13.12.2023)	1	82
Редколлегия. Профессор Кирилл Владимирович Галактионов. К 70-летию исследователя-паразитолога	6	535
Ромашов Б. В., Ромашова Н. Б., Семенов С. Н., Бахтина А. В. Применение тигля Гуча при изготовлении тотальных препаратов из трематод	6	531
Ромашова Е. Б., Медведев С. Г., Кузнецов Ю. Е. Распространение блохи <i>Monopsyllus sciurorum sciurorum</i> (Schränk, 1803) (Siphonaptera, Ceratophyllidae) в природе и зверохозяйствах	4	338
Ромашова Н. Б. См. Ромашов Б. В., и др.	6	531
Рустамова М. К. См. Исмаилова Р. И., и др.	4	267
Сарапульцева Е. С. См. Стариков В. П., и др.	6	508
Садыхова С. А. См. Исмаилова Р. И., и др.	4	267
Сафонова Н. В. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Семенов С. Н. См. Ромашов Б. В., и др.	6	531
Солодкая Н. С. См. Никитин А. Я., и др.	2	136
Стариков В. П., Сарапульцева Е. С., Левых А. Ю. Иксодовые клещи (Parasitiformes, Ixodidae) красной полевки ( <i>Myodes rutilus</i> Pallas, 1779) Западно-Сибирской равнины	6	508
Сухарева С. И., Аристов Д. А., Ганкевич В. Д., Десницкий А. Г., Озман-Салливан С. К., Четвериков Ф. Е. Сингоспитальность и гостальные связи эриофионидных клещей (Acariformes, Eriophyoidea): таксономический анализ комплексов видов клещей-галлообразователей на бореальных древесных двудольных	2	101
Фролов Е. В., Виноградов С. А., Заварзина Н. К., Новокрещенных С. В. Аннотированный список гельминтов рыб реки Лютюга (южный Сахалин)	4	313
Фролов Е. В., Новокрещенных С. В., Заварзина Н. К., Корнеев Е. С. Гельминтофауна прибрежных рыб юго-восточного Сахалина (устье реки Долинка)	1	19
Чабан О. А., Алексеев В. Р. О находке многочисленной популяции свободноживущих стадий эргасирид (Copepoda, Cyclopoidea) в реке Лютюга южного Сахалина	1	35
Четвериков Ф. Е. См. Сухарева С. И., и др.	2	101
Чугунова Ю. К. См. Поляева К. В.	4	327
Яковлева Г. А. См. Иешко Е. П., и др.	2	169
Abdullah S. M. См. Wasef Al., и др.	4	304
Adhikary A. K. См. Wasef Al., и др.	4	304

Ahmadi S. A. Ya. См. Nasirian X.	5	355
Atrashkevich G. I. См. Diumina A. V., и др.	1	56
Diumina A. V., Galaktionov K. V., Atrashkevich G. I. Phylogenetic position of <i>Polymorphus phippi</i> Kostylev, 1922 and <i>Polymorphus magnus</i> Skrjabin, 1913 (Palaeacanthocephala, Polymorphidae) ascertained on the basis of molecular data	1	56
Dokuchaev N. E., См. Pospekhova N. A., и др.	2	91
Galaktionov K. V. См. Diumina A. V., и др.	1	56
Ieshko E. P. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457
Kantserova N. P. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457
Kirillov A. A. См. Kirillova N. Yu., и др.	4	293
Kirillova N. Yu., Kirillov A. A., Spiridonov S. N. New data on helminths of the Woodcock <i>Scolopax rusticola</i> (Aves, Charadriiformes) in the middle Volga region (European Russia)	4	293
Kochneva A. A. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457
Lebedeva D. I., Sukhovskaya I. V., Kochneva A. A., Lysenko L. A., Kantserova N. P., Zaitsev D. O., Milyanchuk N. P., Ieshko E. P. Molecular and morphological description of <i>Diplostomum spathaceum</i> metacercariae from <i>Abramis brama</i> L. of lake Syamozero (north-west Russia)	6	457
Lysenko L. A. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457
Milyanchuk N. P. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457
Mohanta U. K. См. Wasef Al., и др.	4	304
Nasirian X., Ahmadi S. A. Ya. New aspects concerning <i>Pediculus capitis</i> (Anoplura: Pedicullidae) infestation in Iran	5	355
Pereverzeva V. V. См. Pospekhova N. A., и др.	2	91
Pospekhova N. A., Pereverzeva V. V., Dokuchaev N. E., Primak A. A. Phylogenetic relationships of <i>Mesocostoides</i> Vaillant, 1863 Tetrathyridia from small mammals of eastern Russia and Alaska based on <i>18S r-RNA</i> gene	2	91
Primak A. A. См. Pospekhova N. A., и др.	2	91
Sukhovskaya I. V. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457
Uspensky I. V. The phenomenon of attachment and feeding of unfed ticks (Ixodoidea) on fed and feeding specimens of the same or different species: biological and epidemiological issues	1	64
Wasef Al., Adhikary A. K., Abdullah S. M., Mohanta U. K. First report on the occurrence of <i>Microphallus indicus</i> in the freshwater crab, <i>Sartoriana spinigera</i> in Bangladesh	4	304
Zaitsev D. O. См. Lebedeva D. I., и др.	6	457