

Научная статья

УДК 576.8

doi: 10.17223/19988591/58/7

Распространение дирофилярий (*Spirurida*, *Onchocercidae*) в природных популяциях малярийных комаров (*Diptera*, *Culicidae*) Томского Приобья

Валентина Сергеевна Фёдорова¹, Владимир Александрович Бурлак²,
Глеб Николаевич Артемов³

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ klimovavs42@gmail.com

² flywings@mail.ru

³ glebartemov@mail.tsu.ru

Аннотация. Исследовали распространение и соотношение видов паразитических нематод *Dirofilaria repens* и *D. immitis* – возбудителей подкожной и легочной форм дирофиляриоза животных и человека в популяциях малярийных комаров Томской области. В период 2018–2020 гг. было сделано 64 выборки комаров в 36 населенных пунктах из 16 районов области. Зараженные микрофиляриями самки малярийных комаров обнаружены в 44 выборках (68,8%) из 21 населенного пункта (58,3%), в том числе – самом северном (г. Стрежевой, 60°44' с.ш.). Дирофиляриоз в Томской области переходит в разряд повсеместно встречающихся гельминтозов. Средняя экстенсивность инвазии по области составила $2,1 \pm 0,2\%$. В популяциях малярийных комаров, населяющих правый берег Оби, зараженность в 3,7 раза превышала таковую в популяциях левобережья. Экстенсивность и число оборотов инвазии снижались с юга на север, однако локальные климатические условия могли нарушать эту закономерность. В качестве переносчиков зафиксированы два вида малярийных комаров (*An. daciae* и *An. beklemishevi*) из четырех отмеченных в Томской области. Южнее 57° с.ш. найдены пары *Anopheles daciae*–*D. repens*, и только один случай микстового заражения (*D. repens* + *D. immitis*) *An. daciae* в с. Зырянское. Севернее 57° с.ш. параллели встречались *An. daciae*, *An. messeae* и *An. beklemishevi*, инвазированные преимущественно *D. repens*. В Колпашевской агломерации описаны случаи заражения *An. messeae* микрофиляриями *D. immitis*, а также микстовых инвазий видов *An. daciae* и *An. beklemishevi*. Все случаи заражения комаров *D. immitis* отмечены на правом берегу Оби. Зараженность малярийных комаров *An. messeae* и *An. daciae* была достоверно выше, чем наиболее распространенного *An. beklemishevi*. Наиболее северная точка поймки неинфективной самки (*An. beklemishevi*–*D. repens*) расположена на 59-й параллели в д. Большая Грива на р. Васюган. У 6,5% зараженных комаров обнаружена суперинвазия – повторное заражение дирофиляриями. Малярийные комары играют ведущую роль в поддержании и распространении очагов дирофиляриоза в Томской области.

Ключевые слова: дирофиляриоз, малярийные комары, *Dirofilaria repens*, *Dirofilaria immitis*, Томская область

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 20-74-10040 и программы развития Томского государственного университета (Приоритет-2030).

Благодарности: авторы выражают благодарность аспирантам Евгении Соболевой, Химене Калдерон и Светлане Алексеевой за помощь в обработке материала и проведении анализов.

Для цитирования: Фёдорова В.С., Бурлак В.А., Артемов Г.Н. Распространение диروفиларий (Spirurida, Onchocercidae) в природных популяциях малярийных комаров (Diptera, Culicidae) Томского Приобья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 58. С. 128–152. doi: 10.17223/19988591/58/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/58/7

Spread of *Dirofilariae* (Spirurida, Onchocercidae) in the Natural Populations of Malaria Mosquitos (Diptera, Culicidae) in Tomsk Ob River Region

Valentina S. Fedorova¹, Vladimir A. Burlak², Gleb N. Artemov³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

¹ klimovavs42@gmail.com

² flywings@mail.ru

³ glebartemov@mail.tsu.ru

Summary. Dirofilariasis is a dangerous transmissible disease of carnivores and humans caused by two species of parasitic nematodes – *Dirofilaria repens* Railliet et Henry and *D. immitis* Leidy. The intermediate hosts of *Dirofilariae* are blood-sucking mosquitoes. Both species are typical of the mild climate of southern Europe, but in recent decades the parasites have spread to the north and northeast due to the global climate change. They have been registered in Western Siberia since 1989, and dirofilariasis cases in both animals and humans cause concern. To assess prospects for the spread of dirofilariasis and develop strategies to combat this disease, one has to determine the main mosquito vectors. Malaria mosquitoes are the significant dirofilaria vectors in Europe, but there is a shortage of information on potential dirofilariasis vectors in Siberia. This paper is meant to estimate how extensive the invasion of different species of the malaria mosquitoes *D. repens* and *D. immitis* is in the territory of Tomsk Region due to the global climate change.

64 samples of mosquitoes from 36 localities of Tomsk Region were taken during the summer seasons of 2018 to 2020. Mosquitos were caught in stables, dissected to determine invasion via light microscopy. The species of malaria mosquitoes and dirofilariae were identified through an ITS2 PCR-RFLP analysis (Artemov et al., 2021) and COI site-specific PCR (Rishniw et al., 1998), respectively.

In total, the authors analyzed 7,591 female malaria mosquitoes and 233 female non-malaria mosquitoes, where 159 and 1 of them were infected with dirofilariae, respectively. They registered invasion in 44 samples from 21 localities, including the northernmost one – Strezhevoy town (60°44'N, see Figure 1). Dirofilariasis is a common helminthiasis in Tomsk Region. The average invasion extensiveness is 2.1±0.2% in the region. In the natural populations of malaria mosquitoes on the right bank of the River Ob, the invasion extensiveness is 3.7 times higher vs. the left bank of the Ob, despite the high transport accessibility of this bank (see Figure 2). Invasion extensiveness decreases from the south to the north, but the local conditions might disrupt this trend (see Table 3). Three species of malaria mosquitoes – *Anopheles daciae*, *An. mes-*

seae and *An. beklemishevi* (but not *An. claviger*) – are dirofilariasis vectors in Tomsk Region (see Table 1). South of 57° N, only *D. repens* and one mixed invasion case were found in *An. daciae* being the dominant species in this area. However, all the three species mainly invaded with *D. repens* were detected as vectors north of 57° N. One case of *An. messeae* invasion with the nematode *D. immitis* and mixed invasions of *An. daciae* and *An. beklemishevi* were found in Kolpashevo agglomeration. All the invasions with *D. immitis* (including mixed ones) were observed on the right bank of the Ob (see Table 2). The extensiveness of *An. messeae* and *An. daciae* invasion were significantly higher vs. *An. beklemishevi*, despite its domination north of 57° N. The northernmost location where an infective female of *An. beklemishevi* invaded with *D. repens* was found in Bolshaya Griva village at 59° N. Approximately 6.5% of the infected mosquitos had superinvasion – re-invasion with dirofilariiae (see Figure 3). Thus, malaria mosquitos play a significant role in the circulation and, probably, the spread of dirofilariasis in Tomsk Region.

Conclusion: 1. Dirofilariiae are widespread within Tomsk Region. The northernmost border of the *Dirofilaria repens* spread is 60° 44' and that of *D. immitis* – 58° 32' N. The northernmost border of the *D. repens* transmission is 59° N. 2. The contribution made by malaria mosquitos to the spread of dirofilariasis in Tomsk Region is as high as that of other blood-sucking mosquitos. 3. *Anopheles daciae*, *An. messeae* and *An. beklemishevi* are the vectors of *Dirofilaria repens* and *D. immitis*. *Anopheles beklemishevi* get infected less often than the two remaining species. 4. The invasion extensiveness of malaria mosquitos is higher on the right bank of the River Ob. 5. Mixed invasions and superinvasions of malaria mosquitos with dirofilariiae are frequent phenomena for Tomsk Region.

The article contains 4 Figures, 3 Tables, 55 References.

Keywords: dirofilariasis, malaria mosquitos, *Dirofilaria repens*, *Dirofilaria immitis*, Tomsk oblast

Fundings: This work was supported by Russian Science Foundation (Grant No 20-74-10040) and by the Tomsk State University Development Program (Priority-2030).

Acknowledgments: The authors wish to thanks PhD students of the laboratory: Eugenia Soboleva, Ximena Kalderon and Svetlana Alekseeva for sorting, dissecting, fixation and analysis of mosquitos.

For citation: Fedorova VS, Burlak VA, Artemov GN. Spread of Dirofilariiae (Spirurida, Onchocercidae) in the Natural Populations of Malaria Mosquitos (Diptera, Culicidae) in Tomsk Ob River Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;58:128-152. doi: 10.17223/19988591/58/7

Введение

Современный этап развития биосферы характеризуется потеплением климата, влияющим на формирование экосистем, и провоцирует изменение границ ареалов живых организмов [1, 2]. Не являются исключением и паразитические виды, часть из которых относится к возбудителям заболеваний человека и животных и их переносчикам [3–6].

Паразитические нематоды *Dirofilaria repens* (Railliet et Henry 1891) и *D. immitis* (Leidy, 1956) семейства Onchocercidae (Nematoda, Spirurida) – инвазивные виды для Западной Сибири. Они относятся к группе возбудителей «вновь возникающих» и «забытых» заболеваний. Дирофилярии –

гетероксенные биогельминты, в имагинальной фазе паразитирующие у собак, кошек, других представителей отряда Carnivora и человека. *D. immitis* вызывает легочный (сердечный), а *D. repens* – подкожный (глазной) дирофиляриоз человека и собак, что стало в последние десятилетия серьезной медицинской и ветеринарной проблемой в России [7]. По международным оценкам, Россия – одна из наименее благополучных стран в отношении дирофиляриоза человека [8, 9]. В Западной Сибири это заболевание регистрируется с 1989 г. в Алтайском крае, спустя 10 лет – в Кургане, Новосибирске и Омске, а еще через 10–15 лет – в Ханты-Мансийске, Приобье, Красноярске, Томске и Колпашеве [10–16].

Расселение дирофилярий связано с промежуточным хозяином. При укусе зараженного животного комаром микрофилярии проникают в пищеварительный тракт и мальпигиевы сосуды переносчика, дважды линяют, мигрируют в хоботок и через укус заражают следующее животное или человека. Возможность инвазии экспериментально подтверждена для 70 с лишним представителей сем. Culicidae – pp. *Anopheles*, *Aedes*, *Coquillettidae*, *Culex*, *Culiseta*, *Uranotaenia*. В природных условиях разнообразие комаров, способных выдержать развитие паразита до инвазивной стадии, значительно меньше. Эффективность передачи дирофиляриоза определяется размером хозяина, продолжительностью его жизни, наличием внутренних механических, биохимических и физиологических механизмов элиминации паразита, избирательностью при выборе прокормителя и (или) времени нападения – признакам, которые делят переносчиков на основных и второстепенных [17]. Поэтому необходимо выявление и детальное изучение векторных видов на исследуемой территории.

Адаптация к местным условиям у дирофилярий формируется на личиночной стадии, так как микрофилярии подвержены воздействию внешней среды и ее изменениям в связи с эктотермностью промежуточного хозяина. Определяющий фактор адаптации – температура: ареал распространения дирофилярий связывают с изотермой июля +14 °С [4]. Для вызревания микрофиляриям необходимо набрать сумму эффективных температур в 130 градусо-суток [18]. Температура и гостальное влияние отмечены как модифицирующие темпы развития и вирулентность паразита [19]. Сравнительно невысокая продолжительность жизни взрослых дирофилярий – от двух до семи лет [17, 20] – обеспечивает виду быструю смену поколений и высокую пластичность в изменчивой среде.

Малярийные комары *Anopheles* подгруппы *Maculipennis* известны как эффективные переносчики дирофилярий в умеренном поясе Северного полушария [17, 21]. Многие виды этой подгруппы синантропны – в сельской местности и в частном секторе городов используют постройки человека в качестве дневок летом, а также – укрытий зимой. Это делает их одной из наиболее проблемных групп переносчиков. Подгруппа включает 11 видов [22, 23] и среди них по крайней мере шесть – *An. atroparvus*, *An. maculipennis*, *An. sacharovi*, *An. messeae* и *An. daciae* [24–27], а также *An. beklemishevi* [28] способны переносить дирофилярий. В Томской области

обитают четыре вида малярийных комаров, три из которых – *An. beklemishevi*, *An. messeae* и *An. daciae* – представители подгруппы *Maculipennis* и один, *An. claviger*, – группы *claviger* [28, 29]. Недавнее появление надежных молекулярно-генетических маркеров [30, 31] позволило однозначно определять видовую принадлежность криптического вида *An. daciae*, что открыло возможность изучения не только путей его экспансии из Европы в Сибирь, но и трансмиссивного потенциала.

Целью данного исследования было изучение распределения паразитических нематод *D. repens* и *D. immitis* в природных популяциях малярийных комаров Томской области, а также оценка риска распространения дирофиляриоза в свете потепления климата.

Материалы и методики исследования

Были сделаны 64 выборки кровососущих комаров в 36 населенных пунктах Томской области в течение сезонов 2018–2020 гг.: г. Томск (11.08.20), с. Коларово (21.07.18, 30.08.18, 11.09.18, 30.05.19, 11.06.19, 21.06.19, 11.07.19, 31.07.19, 09.08.19, 19.08.19, 03.09.19, 10.06.20, 29.06.20, 14.07.20, 11.08.20, 29.08.20), с. Яр (02.07.19, 16.08.19), с. Курлек (14.08.19), с. Тегульдэт (15.06.19, 07.07.19, 21.05.20), с. Черный Яр (21.05.20), с. Зырянское (21.05.20), с. Белый Яр (23.06.19, 28.05.20), с. Степановка (28.05.20), с. Клюквинка (28.05.20), с. Бугры (04.06.20), с. Кирзавод (04.06.20), с. М. Нестерово (04.06.20, 17.07.20), с. Новоселово (23.06.19, 02.07.20), с. Волково (22.07.19), с. Тогур (22.07.19, 02.07.20), с. Пасека (04.06.20), с. Чажемто (04.06.20), с. Инкино (17.07.20), с. Б. Саровка (02.07.20), с. Бакчар (17.08.19, 18.06.20), с. Чаинск (23.07.18), с. Подгорное (18.06.20), с. Молчаново (18.06.20), с. Кривошеино (11.06.20), с. Батурино (25.06.20), с. Первомайское (25.06.20), с. Б. Грива (16.07.20), с. Новоюгино (16.07.20), с. Каргасок (16.07.20), г. Стрежевой (23.07.20, 24.07.20), с. Александровское (24.07.20), с. Кожевниково (27.08.20), с. Новопокровка (27.08.20), с. Сафроновка (27.08.20), с. Трубачево (27.08.20). 62 выборки были собраны в местах дневок малярийных комаров – в стойках для скота частных хозяйств. Комаров собирали с потолка и стен с помощью химической стеклянной пробирки и помещали в садок. Две выборки из г. Томска и г. Стрежевого сделали вблизи частной застройки энтомологическим сачком в вечернее время. Комаров перевозили в живом виде в лабораторию для анализа и, если требовалось, хранили ночь при температуре +4 °С.

Комаров диссектировали на предметном стекле в капле фосфатного буфера, выделяли кишечник и мальпигиевы сосуды, накрывали покровным стеклом и исследовали под микроскопом Primo Star plus (Carl Zeiss, Германия), используя объективы 5×, 10× и 40× для выявления микрофилярий, определения интенсивности инвазии и физиологического состояния паразита. Случаи заражения документировали с помощью фото- и видеосъемки используя микроскоп AxioImager A1, цифровую камеру MRc5 и программное обеспечение AxioVision 4.8.1 (Carl Zeiss, Германия). Останки

зараженных самок и смывы с предметных стекол, содержащие нематод, фиксировали отдельно в 96% этаноле.

Для определения видов нематод и комаров фиксированный материал высушивали и гомогенизировали в STE-буфере [32]. Для постановки ПЦР использовали универсальные праймеры, специфичные к району внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальных генов (ITS2) *D. repens*, *D. immitis* и других паразитических нематод, а также праймеры, комплементарные к гену COI митохондриальной ДНК *D. repens* и *D. immitis* [33]. Видовую принадлежность зараженных самок *An. daciae*, *An. messeae* и *An. beklemishevi* устанавливали с помощью ПЦР-ПДРФ анализа ITS2 комара. Фрагмент ITS2 амплифицировали, используя праймеры к 5,8S и 28S рДНК [30], рестрикцию проводили эндонуклеазой рестрикции Rsa I [31] согласно предложенным протоколам. Видовую диагностику немалярийных комаров не проводили.

Экстенсивность инвазии комаров в выборке рассчитывается как отношение числа зараженных особей к общему числу проанализированных, в процентах. При анализе многолетней динамики температуры в Томской области использовали архивы сайта «Погода и климат» (<http://www.pogodaiklimat.ru/>) за 1976–2020 гг. Число оборотов инвазии (ОИ) рассчитывается как отношение суммы эффективных температур за сезон (СЭТ) к 130 единицам развития дирофилярий (ЕРД) [34]. Статистическая значимость различий определялась с помощью критерия хи-квадрат в случаях, когда происходило сравнение ожидаемых и наблюдаемых частот особей, и t-критерия Стьюдента – для сравнения независимых выборок.

Результаты исследования

В течение трех сезонов 2018–2020 гг. обследованы все 16 районов Томской области и сделано 64 выборки кровососущих комаров в 36 населенных пунктах (рис. 1).

Всего была вскрыта 7 591 самка, 159 из которых оказались инвазированы ($2,1 \pm 0,2\%$). Зараженные самки обнаружены в 44 выборках из 64 ($68,8 \pm 5,8\%$) в 21 населенном пункте из 36 ($58,3 \pm 8,2\%$) и в 12 районах Томской области из 16. Экстенсивность инвазии (ЭИ) варьировала от 0 до $8,3\%$ (с. Тогур, Колпашевского района, 22.07.19). Однако если исключить из подсчета диапаузирующих самок, которые в передаче инвазии не участвуют, то ЭИ достигала $12,4\%$ (с. Коларово, Томского района, 31.08.18). Средняя ЭИ была выше для Тегульдетского района ($3,8 \pm 1,3\%$, см. рис. 1). В Молчановском, Шегарском, Первомайском и Бакчарском районах инвазий не было обнаружено. Самки немалярийных кровососущих комаров в небольшом количестве попадались попутно в стайках и ни в одном случае не были заражены дирофиляриями. В г. Томске и г. Стрежевом выборки немалярийных комаров были взяты вне стаяк с целью сравнения уровня зараженности малярийных и немалярийных комаров. Выборка немалярийных комаров из г. Стрежевого 23.07.20 ($n = 98$) оказалась свободной от дирофилярий, тогда как выборка из г. Томска (ул. Мостовая) 11.08.20 ($n = 92$) обнаружила небольшое заражение $1,1 \pm 1,1\%$.

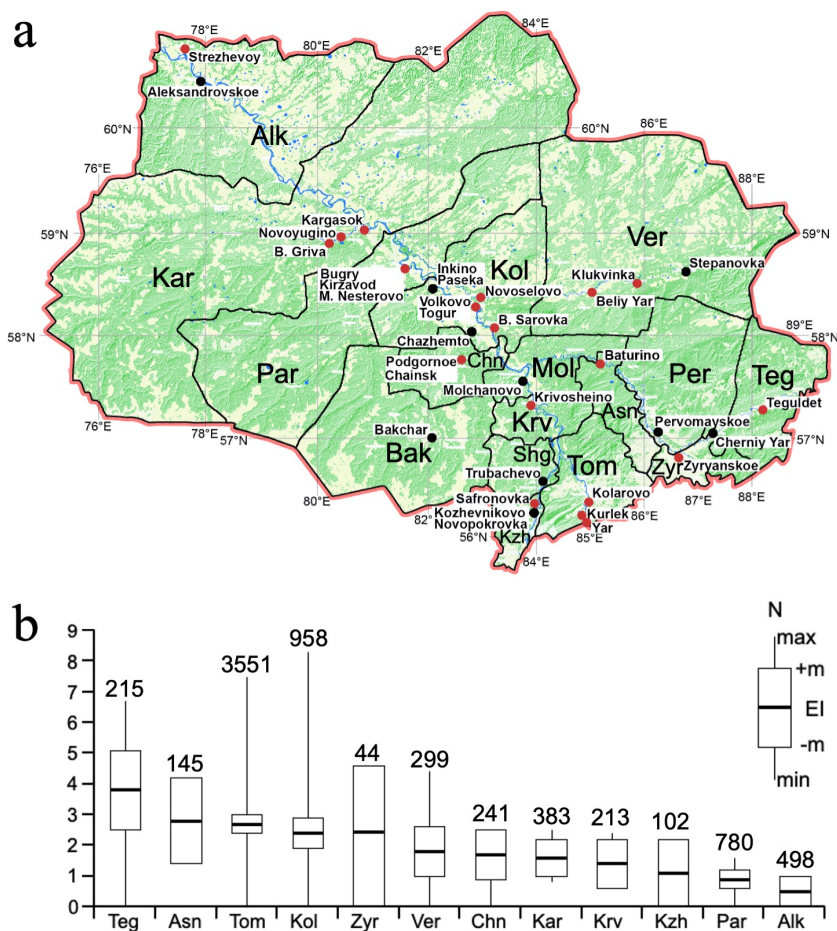


Рис. 1. Географическое распространение дирофилярий (a) и экстенсивность инвазии кровососущих комаров в Томской области (b) (по оси абсцисс – «Районы», по оси ординат – «Экстенсивность инвазии, %»). Районы Томской области: Teg – Тегульдетский, Asn – Асиновский, Tom – Томский, Kol – Колпашевский, Zyr – Зырянский, Ver – Верхнекетский, Chn – Чаинский, Kar – Каргасокский, Krv – Кривошеинский, Kzh – Кожевниковский, Par – Парabelьский, Alk – Александровский. Населенные пункты, в которых были обнаружены зараженные комары, обозначены точками красного цвета, иначе – точками черного цвета. EI – экстенсивность инвазии (доля зараженных особей в выборке); $\pm m$ – ошибка доли; max, min – максимальная и минимальная экстенсивности инвазии, соответственно. N – число проанализированных комаров. В Бакcharском (Bak), Первомайском (Per), Молчановском (Mol) и Шегарском (Shg) районах инвазии не обнаружено

[Fig. 1. Geographic distribution of dirofilariasis (a) and invasion extensiveness of blood-sucking mosquitoes in Tomsk oblast (b) (on the X-axis: "Regions", on the Y-axis: "Extensiveness of invasion, %"). Tomsk oblast regions: Teg – Teguldetskiy, Asn – Asinovskiy, Tom – Tomskiy, Kol – Kolpashevskiy, Zyr – Zyryanskiy, Ver – Verhneketskiy, Chn – Chainskiy, Kar – Kargasokskiy, Krv – Krivosheinskiy, Kzh – Kozhevnikovskiy, Par – Parabel'skiy, Alk – Aleksandrovskiy. Localities, where infected mosquitoes were collected, indicated by the red dots, otherwise – by the black dots. EI – extensiveness of invasion (proportion of infected individuals in a sample); $\pm m$ – proportion error; max, min – relatively maximal and minimal extensiveness of invasion in the samples from the locality. N – total number of mosquitoes were analysed. There are no invasions of mosquitoes have been detected in Bakchar (Bak), Pervomayskiy (Per), Molchanovskiy (Mol) and Shegarskiy (Shg) regions]

Популяции, собранные на правом берегу Оби, имели заражение в 3,7 раза выше, чем на левом берегу (рис. 2).

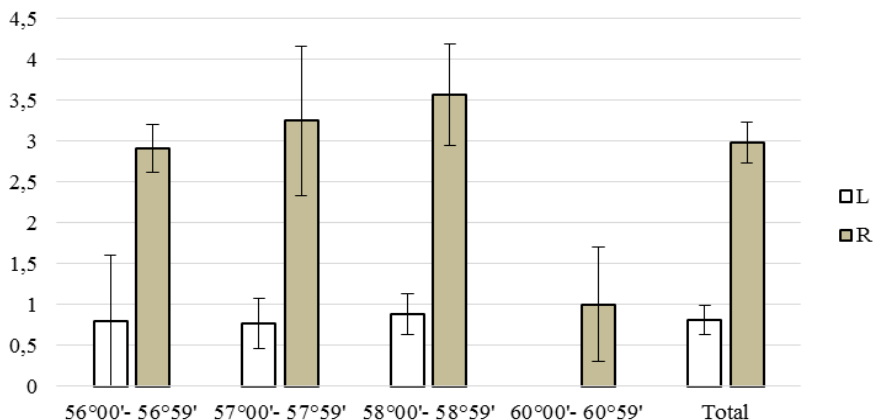


Рис. 2. Экстенсивность инвазии малярийных комаров дирофиляриями на правом (R) и левом (L) берегах Оби в Томской области (по оси абсцисс: «Географические координаты (широта)»; по оси ординат: «Экстенсивность инвазии, %»)

[Fig. 1. Extensiveness of invasion of malaria mosquitoes by dirofilariasis on the right (R) and the left (L) Ob River banks in Tomsk oblast. (On the X-axis: "Geographical coordinates (latitude)", on the Y-axis: "Extensiveness of invasion, %")]

Южнее 59-й параллели по обоим берегам Оби ЭИ имела тенденцию к увеличению с юга на север, хотя и в различной степени. Севернее 59-й параллели было изучено только две популяции, расположенные на разных берегах Оби – с. Александровское и г. Стрежевой, и хотя выборки были достаточны для обнаружения ЭИ ниже 1%, закономерность подтвердилась и в этом случае – зараженные комары обнаружены только в г. Стрежевом, на правом берегу Оби.

В популяциях южнее 57° с.ш., где доминировали малярийные комары *An. daciae*, среди зараженных комаров выявлялись только представители этого вида в с. Зырянское, с. Коларово ($2,9 \pm 0,3\%$), с. Курлек ($1,5 \pm 1,5\%$) и с. Яр ($2,9 \pm 1,4\%$). Вскрытые самки малярийных комаров севернее 57° с.ш. отнесены к трем видам подгруппы *Maculipennis* – *An. beklemishevi*, *An. messeae* и *An. daciae* (табл. 1).

Как правило, виды имели высокую численность и были представлены в местообитаниях с разной частотой. Соотношение видов изменялось в течение сезона, в основном с преобладанием или значительной долей *An. beklemishevi* в первой половине сезона. Иногда эта закономерность нарушалась, как, например, в с. М. Нестерово, где в июне преобладал *An. messeae*, а в июле – *An. beklemishevi*, что было связано с низкими температурами июня. Два вида (*An. daciae* в с. Коларово и д. Сафроновка и *An. beklemishevi* в д. Б. Грива) отмечены нами в качестве переносчиков, так как их представители были заражены микрофиляриями (L3), локализован-

ными в хоботке. Инфективных *An. messeae* не попало, однако микрофилярии конца второго возраста (L2) встретились в самках с. Новоюгино, п. Каргасок, с. М. Нестерово и с. Б. Саровка. *An. claviger* встречался редко - по одной особи в г. Томске и д. Сафроновке, ни в одном случае заражение не отмечено.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Экстенсивность инвазии трех видов малярийных комаров дирофиляриями в местообитаниях севернее 57° с. ш. Томской области
[Extensiveness of invasion of malaria mosquitoes by dирофиляриями in the localities northerner 57° N latitude in Tomsk region]

Населенный пункт, координаты, дата [Localities names, coordinates, date]	N	ЭИ, % [EI, %]	Показатель [Indicator]	Виды малярийных комаров [Malaria mosquitoes species]		
				<i>An. beklemi-shevi</i>	<i>An. daciae</i>	<i>An. messe-ae</i>
г. Стрежевой [Strezhevoy t.] (R) 60°44' N, 77°35' E, 23.07.2020	200	1,0±0,7	МК[MM]	59,0±3,5	14,5±2,5	26,5±3,1
			ЭИ [EI]	0,8±0,8	0	1,9±1,9
п. Каргасок [Kargasok v.] (R) 59°03'28" N, 80°52'16" E, 16.07.2020	383	1,6±0,6	МК[MM]	49,1±2,6	18,5±2,0	32,4±2,4
			ЭИ [EI]	1,1±0,8	1,4±1,4	2,4±1,4
с. Малое Нестерово [Maloye Nesterovo v.] (L) 58°39'45" N, 81°34'46" E, 04.06.2020	383	0,5±0,4	МК[MM]	12,3±1,7	14,4±1,8	73,4±2,3
			ЭИ [EI]	0	1,8±1,8	0,4±0,4
с. Малое Нестерово [Maloye Nesterovo v.] (L), 17.07.2020	319	1,6±0,7	МК[MM]	58,0±2,8	16,0±2,1	26,0±2,5
			ЭИ [EI]	1,1±0,8	2,0±1,9	2,4±1,7
с. Белый Яр, с. Ключевинка [Beliy Yar v., Klukvinka v.] (R) 58°32'41" N, 85°52'12" E, 28.05.2020	199	2,5±1,1	МК[MM]	92,5±1,9	5,5±1,6	2,0±1,0
			ЭИ [EI]	2,7±1,2	0	0
г. Колпашево [Kolpashevo t.] (R) 58°21'40" N, 82°50'18" E, 22.07.2019, 02.07.20	609	3,8±0,8	МК[MM]	58,3±2,0	14,1±2,0	27,6±1,8
			ЭИ [EI]	1,7±0,7	4,7±2,3	7,7±2,1
с. Батурино [Baturino v.] (R) 57°45'16" N, 85°10'12" E, 25.06.2020	145	2,8±1,4	МК[MM]	49,7±4,2	2,1±1,2	48,3±4,1
			ЭИ [EI]	1,4±1,4	33,3±27,2	2,9±2,0
с. Подгорное [Podgornoye v.] (L) 57°47' N, 82°39' E, 18.06.2020	177	2,3±1,1	МК[MM]	74,0±3,3	23,7±3,2	2,3±1,1
			ЭИ [EI]	0	7,1±4,0	25,0±21,7
с. Кривошеино [Krivosheino v.] (L) 57°21' N, 83°56' E, 11.06.2020	213	1,4±0,8	МК[MM]	17,8±2,6	6,1±1,6	76,1±2,9
			ЭИ [EI]	0	0	1,85±1,06

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Населенный пункт, координаты, дата [Localities names, coordinates, date]	N	ЭИ, % [EI,%]	Показатель [Indicator]	Виды малярийных комаров [Malaria mosquitoes species]		
				<i>An. beklemishevi</i>	<i>An. daciae</i>	<i>An. messeae</i>
с. Тегульдэт [Teguldet v.] (R) 57°18' N, 88°10' E, 15.06.19, 21.05.2020	136	5,9±2,0	МК[MM]	9,6±2,5	19,1±3,4	71,3±3,9
			ЭИ [EI]	0	3,9±3,8	7,2±2,6
с. Зырянское* [Zyryanskoye v.*] (R) 56°50' N, 86°37' E, 21.05.2020	43	2,3±2,3	МК[MM]	18,6±5,9	72,1±6,8	9,3±4,4
			ЭИ [EI]	0	3,2±3,2	0
Правый берег р. Обь [Right Ob River bank]	1331	3,2±0,5	МК[MM]	56,4±1,4	14,0±1,0	29,6±1,3
			ЭИ [EI]	1,7±0,5	3,8±1,4	5,8±1,2
Левый берег р. Обь [Left Ob River bank]	1475	1,4±0,3	МК[MM]	39,9±1,3	15,7±1,0	44,3±1,3
			ЭИ [EI]	0,7±0,3	2,6±1,0	1,5±0,5
Всего [Total]	2813	2,2±0,3	МК[MM]	47,8±0,9	14,9±0,7	37,3±0,9
			ЭИ [EI]	1,3±0,3	3,1±0,8	3,2±0,5

Примечание. N – объем выборки, ЭИ – экстенсивность инвазии (доля зараженных особей в выборке), МК – частота видов малярийных комаров ($f \pm m, \%$), «R» и «L» – указание на расположение населенного пункта на правом или левом берегу Оби соответственно. * Несмотря на то что с. Зырянское расположено южнее 57° с. ш., этот населенный пункт был включен в таблицу ввиду его пограничного положения и относительно высокого видового разнообразия переносчиков.

[Note. N – sample values, EI – the extensiveness of invasion (the proportion of invaded individuals in the sample), MM – частоты видов малярийных комаров ($f \pm m, \%$), "R" and "L" – indicators of the location on the right or left Ob river banks relatively. * Despite of Zyryanskoye v. formally southerner 57° N it was shown, because it borderline position and relatively high vector species diversity].

Склонность к переносу микрофилярий малярийными комарами различалась в популяциях южнее и севернее 57° с.ш. В южной части области, где доминировали *An. daciae* – в выборках из с. Коларово, д. Сафроновка, с. Яр и с. Курлек, они составляли почти 100%. Севернее 57° с.ш., где доля *An. daciae* не превышала 23% (с. Подгорное), а основную часть популяций составили *An. messeae* и *An. beklemishevi*, зараженными оказались, в основном, *An. messeae* ($3,2 \pm 0,5\%$, см. табл. 1). Доля *An. beklemishevi* в «северных» выборках составляла в среднем 45,4%, что больше, чем *An. messeae* (35,9%), тем не менее, ЭИ *An. beklemishevi* ($1,3 \pm 0,2\%$) оказалась в 2,46 раза ниже, чем у *An. messeae* ($\chi^2 = 77,05$; $df = 1$; $p < 0,001$). ЭИ разных видов комаров значимо различалась в зависимости от берега р. Оби. На правом берегу зараженными чаще оказывались *An. messeae* по сравнению с *An. beklemishevi* ($p < 0,01$), а на левом – *An. daciae* по сравнению с *An. beklemishevi* ($\chi^2 = 4,34$; $df = 1$; $p < 0,05$). Как отмечалось выше, ЭИ малярийных комаров в целом изменялась по широте, однако тенденции зараженности в зависимости от индекса доминирования по каждому виду различались. С юга на север доля инвазированных *An. daciae* и *An. messeae* падала, а *An. beklemishevi* – возрастала.

Определение видов дирофилярий в 159 образцах показало, что 152 из них – *D. repens*, в четырех ($2,5 \pm 1,2\%$) обнаружены *D. immitis* (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Виды дирофилярий и их промежуточных хозяев – малярийных комаров
в местообитаниях севернее и южнее 57° с. ш. в Томской области**
[Dirofilaria species and its intermediate hosts northerner and southerner
of 57° N latitude in Tomsk region]

Виды малярий- ных комаров [Malaria mosquitoes species]	Виды дирофилярий [Dirofilaria species]						Итого [Total]	
	<i>D. repens</i>		<i>D. immitis</i>		<i>D. repens</i> + <i>D. immitis</i> *			
	N	<i>f</i> ± <i>m</i> , %	<i>N</i>	<i>f</i> ± <i>m</i> , %	<i>N</i>	<i>f</i> ± <i>m</i> , %	<i>N</i>	<i>f</i> ± <i>m</i> , %
Южнее 57° с.ш. [southerner 57° N]								
<i>An. daciae</i>	91	59,9±4,0	0	0	1	0,7±0,7	92	60,5±4,0
Севернее 57° с.ш. [northerner 57° N]								
<i>An. beklemishevi</i>	14	9,2±2,3	0	0	1	0,7±0,7	15	9,9±2,4
<i>An. daciae</i>	11	7,2±2,1	0	0	1	0,7±0,7	12	7,9±2,2
<i>An. messeae</i>	32	21,1±3,3	1	0,7±0,7	0	0	33	21,7±3,3
Итого [Total]	148	97,4±1,3	1	0,7±0,7	3	2,0±1,1	152	100
Правый берег р. Оби [Right Ob River bank]	20	100	0	0	0	0	20	100
Левый берег р. Оби [Left Ob River bank]	39	90,7±4,4	1	2,3±2,3	3	7,0±3,9	43	100

Примечание. N – число зараженных комаров, f – доля комаров определенного вида в общем пуле зараженных *D. repens*, *D. immitis*, либо обоими видами одновременно (микстовая инвазия, *), m – ошибка доли.

[Note. N – sample value, f – a proportion of mosquitoes of certain species in total number of invaded by *D. repens*, *D. immitis* or by both species simultaneously (mixture invasion, *), m – proportion error].

В трех образцах из четырех *D. immitis* обнаружена в составе микст-инвазии – одновременном заражении комара двумя видами дирофилярий. Определение оставшихся семи образцов (4,4±1,6%) не дало результата. *D. immitis* в составе микстовых инвазий обнаружены в с. Зырянское (одна особь) и с. Новоселово (две особи). Единственный комар, зараженный *D. immitis*, был пойман в Б. Саровке. Таким образом, наиболее высокая концентрация *D. immitis* выявлена в Колпашевской метапопуляции (13,6±7,3%) севернее 57-й параллели (см. табл. 2). Все особи, зараженные *D. immitis*, регистрировались только на правом берегу Оби. Интенсивность инвазии (ИИ) варьировала от одной до ста и более на самку. В первой половине сезона выявлялись преимущественно личинки L1 (62,5±8,6%; $p < 0,05$), во второй – возросла доля L2 в целом (64,1±6,6%), конца L2 (17,0±5,2%; $p < 0,01$) и L3 (5,7±3,2%). Начальная ИИ L1, как правило, была высокой, но с возрастом снижалась, до конца L2 – начала L3 доживало не более 30–40 особей, до инвазивной стадии – 12–16 особей.

У семи самок малярийного комара (4,4±1,6%) отмечена суперинвазия – повторное заражение в виде личинок на разных стадиях развития в одной особи комара (рис. 3).

Суперинвазия обнаружена у трех видов – *An. beklemishevi* (0,2%), *An. messeae* (0,4%) и *An. daciae* (0,6%). Во всех случаях повторное заражение, судя по размерам микрофилярий, происходило через 1–3 гонотрофиче-

ских цикла. Микстовая инвазия только однажды была связана с повторным заражением (в с. Новоселово), тогда как в остальных образцах являлась результатом передачи смешанного заражения от дефинитивного хозяина.

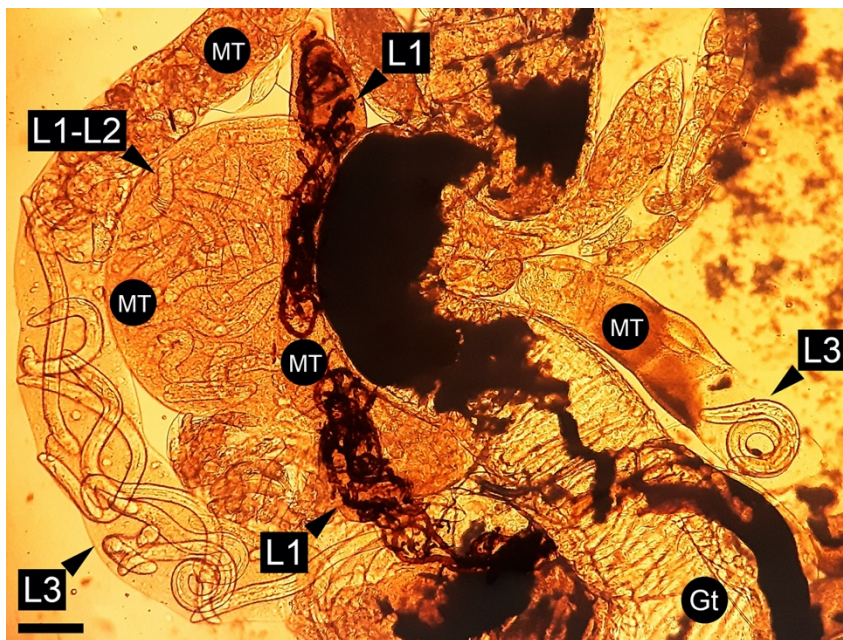


Рис. 3. Суперинвазия микрофиляриями *Dirofilaria repens* самки малярийного комара *Anopheles daciae*, пойманной в с. Коларово 28 августа 2020 г. Gt – задняя кишка, MT – мальпигиевы сосуды, L1 – меланизированные микрофилярии L1; L1-L2 – микрофилярии конца L1 – начала L2; L3 – микрофилярии L3 перед миграцией в хоботок. Масштабная линейка 200 мкм

[Fig. 3. Superinvasion by *Dirofilaria repens* microfilariae of the Malpighian tubules of malaria mosquito *Anopheles daciae* female, collected in Kolarovo v. on August 28, 2020. Gt – gut, MT – Malpighian tubules, L1 – melanized microfilariae on the L1 stage; L1-L2 – microfilariae on the end of L1 stage; L3 – microfilariae on the L3 stage before migration to proboscis. Scale bar 200 μm]

Инвазия вызывала морфологические изменения мальпигиевых сосудов. Стенки зараженных сосудов у *An. messeae* и *An. daciae* становились прозрачными по мере роста микрофилярий, в 3–4 раза увеличивались в диаметре, неравномерно и по всей длине сосуда. Инвазия *An. beklemishevi* сопровождалась изменением морфологии локальных или дистальных районов сосудов и была не столь выраженной, как у *An. messeae* или *An. daciae*. Кроме того, размеры патологии зависели от числа вселившихся микрофилярий.

Анализ данных динамики температур в 14 местообитаниях комаров в сезоне 2020 г. продемонстрировал уменьшение числа ОИ на 26% с юга (с. Кожевниково – 4,31) на север (г. Стрежевой – 3,19, рис. 4).

Наблюдаемая на рис. 4 зависимость числа ОИ от широты соблюдалась не для всех местообитаний: так, в отдельных «северных» населенных

пунктах оказалось даже теплее, чем в некоторых «южных». Поскольку разница между с. Кожевниково и г. Стрежевым составляет 4,5 широтных градуса, при продвижении с юга на север СЭТ в среднем снижалась на 24,7 ЕРД (или 0,19 ОИ) на один широтный градус.

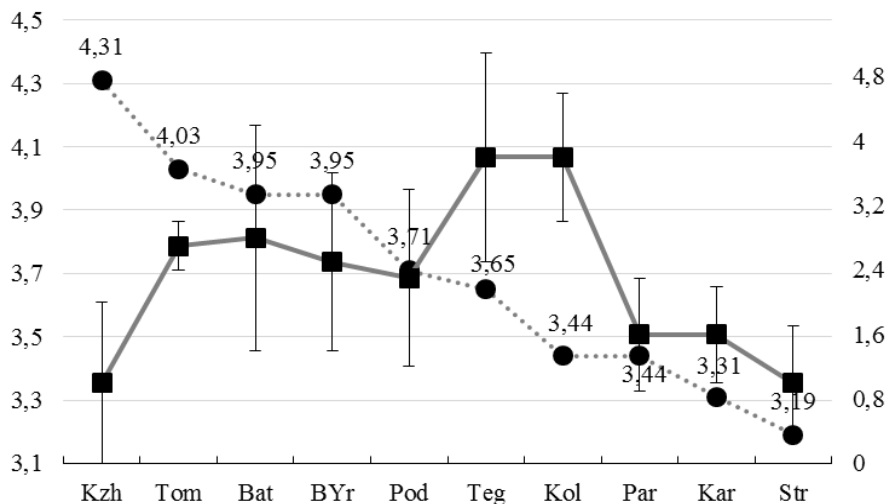


Рис. 4. Изменение числа оборотов инвазии и экстенсивности инвазии с юга на север Томской области (по оси абсцисс: «Выборки», по левой оси ординат: «Число оборотов инвазии», по правой оси ординат: «Экстенсивность инвазии, %»). Снижение числа оборотов инвазии обозначено пунктирной серой линией и маркерами круглой формы, динамика изменения экстенсивности инвазии – сплошной черной линией и четырехугольными маркерами. Kzh – с. Кожевниково, с. Сафроновка и с. Новопокровка; Tom – с. Коларово, с. Яр, с. Курлек; Bat – с. Батурино; BYr – с. Белый Яр, Pod – с. Подгорное; Teg – с. Тегульдет; Kol – г. Колпашево; Par – с. М. Нестерово; Kar – с. Каргасок, с. Новоюгино, д. Б. Грива; Str – г. Стрежевой

[Fig. 4. Change in the number of invasion circle and extensiveness of invasion from south to north of Tomsk oblast (on the X-axis: "Samples", on the left Y-axis: "Number of invasion circles", on the right Y-axis: "Extensiveness of invasion, %"). The decreasing of numbers of invasion circles detected by the dotted gray line with circle markers, the variation of extensiveness of invasion – by the solid black line with square markers. Kzh – Kozhevnikovo v., Safronovka v. and Novopokrovka v.; Tom – Kolarovo v., Yar v., Kurlek v.; Bat – Baturino v.; BYr – Beliy Yar v., Pod – Podgornoye v.; Teg – Teguldet v.; Kol – Kolpashevo v.; Par – M. Nesterovo v.; Kar – Kargasok v., Novoyugino v., B. Griva; Str – Strezhevoy t.]

При изучении взаимосвязи числа ОИ со значением ЭИ было условно выделено три группы местообитаний: 1) правый берег Оби – на р. Томь, р. Чулым, р. Кеть, в которых ЭИ находилась в диапазоне 2,7–3,9% (г. Томск, с. Коларово, с. Яр, Курлек, с. Тегульдет, с. Батурино, с. Белый Яр, г. Колпашево); 2) левый берег Оби севернее 57°47' с.ш. – на р. Чая, р. Парабель и р. Васюган, в которых ЭИ составляла менее 2% (с. Подгорное, с. Каргасок, с. М. Нестерово, г. Стрежевой, с. Кривошеино); 3) берег Оби южнее 57°47' с.ш., где инвазия не была обнаружена (Бакчарский, Шегарский, Первомайский и Молчановский районы).

Исследована динамика СЭТ за последние 45 лет с 1976 по 2020 г. (четыре цикла Швабе) в трех населенных пунктах – г. Томске, г. Колпашеве и

г. Стрежевом, расположенных друг от друга на расстоянии примерно двух широтных градусов (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

**Суммы эффективных температур (СЭТ) и оборотов инвазии (ОИ)
для трех населенных пунктов в Томской области за 45 лет наблюдений**
[The Sum of effective temperatures (SET) and the number of invasion circles (CI)
for three localities in Tomsk oblast for 45 years]

Населенный пункт (широта) [Locality name (latitude)]	Минималь- ные СЭТ (ОИ) [Minimal SET (CI)]	Максималь- ные СЭТ (ОИ) [Maximal SET (CI)]	Амплиту- да СЭТ (ОИ) [Amplitude of SET (CI)]	Прираще- ние СЭТ на сезон [Increment of SET per season]	Среднее СЭТ (ОИ) [The average SET (CI)]
г. Томск [Tomsk c.] (56°29' N)	224 (1,72)	543 (4,18)	319 (2,46)	1,6	360,2 (2,77)
г. Колпашево [Kolpashevo t.] (58°21' N)	173 (1,33)	514 (3,95)	341 (2,62)	0,7	319,5 (2,46)
г. Стрежевой [Strezhevoy t.] (60°44' N)	114 (0,88)	502 (3,86)	388 (2,98)	1,5	289,6 (2,23)
Изменение показателя на один широтный градус [Parameter change for one latitude degree]	25,9 (0,2)	9,6 (0,07)	16,2 (0,12)	–	16,6 (0,13)

Минимальные, максимальные и средние значения СЭТ уменьшались с юга на север, а амплитуда колебаний СЭТ – с севера на юг. Среднее приращение СЭТ за один сезон в течение сорокапятилетнего периода изменялось от 0,7 °С в г. Колпашево до 1,6 °С в г. Томске (см. табл. 3). Таким образом, динамика потепления в крайней южной и северной точке наблюдения была почти одинаковой, а в г. Колпашево, расположенном между ними, оказалась меньше почти в два раза. Наиболее теплые сезоны выпали на последнее десятилетие (2012 и 2016 гг.), а в г. Томске сезон 2020 г. оказался четвертым среди максимальных показателей СЭТ за всю историю наблюдений.

Обсуждение

Широкое распространение инвазии в популяциях малярийных комаров Томской обл. позволяет заключить, что дирофиляриоз в этом регионе покидает категорию редких гельминтозов. Согласно критериям, описанным в литературе [6], отдельные населенные пункты могут быть отнесены к зоне умеренного риска, где ЭИ составляет 5–10%. Передача паразита подтверждена находками микрофилярий в хоботке комаров вплоть до 59° с.ш. В условиях нарастающего потепления в Томском Приобье дирофиляриоз может перейти в разряд постоянно регистрируемых гельминтозов человека уже в ближайшие несколько лет, как это сейчас происходит в Омском Прииртышье [15].

В Томской области насчитывается 581 населенный пункт, шесть из которых – города областного или районного подчинения. В ходе работы обследовано 6,2% населенных пунктов, где проживает около 80% населения области, в большей половине из них (58,3%) обнаружены переносящие дирофилярий малярийные комары. Если учитывать наши исследования на немалярийных комарах 2017–2020 гг. [29], то вывод о возрастании риска заражения человека дирофиляриозом можно считать вполне обоснованным. При этом малярийные комары оказываются чаще зараженными $2,1 \pm 0,17\%$, чем немалярийные $1,4 \pm 0,21\%$ ($\chi^2 = 8,615$; $df = 1$; $p < 0,01$), что говорит об их преимущественной роли в переносе дирофилярий в Томском Приобье.

Наиболее надежный индикатор передачи дирофилярий – доля самок с микрофиляриями инвазивной стадии L3 (векторная эффективность). Совокупная зараженность сообщества комаров (векторная компетентность) менее информативна, поскольку в ходе развития микрофилярий часть самок промежуточного хозяина погибает, не достигнув инфективной фазы, другая часть нейтрализует паразита посредством иммунной системы или протективных факторов ассоциированного микробиома [34–37]. Поэтому так важно сопровождать ксеномониторинг визуальной оценкой, не ограничиваясь ПЦР-тестом, определяющим наличие ДНК паразита, но не его физиологическое состояние, возраст и другие особенности заражения.

Показатель векторной эффективности в 5,7%, полученный в настоящем исследовании, невелик. Например, для *An. stephensi*, опасного переносчика дирофилярий на Ближнем Востоке и Африке, векторная эффективность составляет не менее 17% [38]. Однако наличие группы микрофилярий конца L2 – начала L3 объемом 17% в наших исследованиях показывает, что этот параметр варьирует в ходе сезона и нуждается в усредненной оценке. Перепады суточных температур в 20–25 °C, а также периоды похолоданий или засухи, типичные для сибирского климата, вынуждают дирофилярий развиваться с перерывами [34], что делает оценку векторной эффективности адекватной только в дни созревания во второй половине лета (после спада численности немалярийных комаров) и может искажать реальную картину циркуляции инвазии в другие периоды.

На обоих берегах Оби показатель ЭИ малярийных комаров проявлял тенденцию к увеличению с юга на север в поясе 56–59° с.ш., однако на правом берегу ЭИ оказалась почти в 3 раза выше (см. рис. 2). Такое распределение инвазии выглядит необычным с позиций общепринятых представлений об экспансии паразита, продвигающегося с юго-запада на северо-восток. Правый берег Оби значительно более заселен – на нем расположены пять из шести городов области. По левому берегу вдоль Оби проходит транспортная магистраль, соединяющая районные центры юга и севера области, включая г. Колпашево. Плотность населенных пунктов вдоль трассы высока, тогда как на правом берегу населенные пункты сильнее изолированы а транспортный поток намного слабее. Исходя из этого, завоз больных собак [4] вряд ли можно считать основным способом миграции

паразита. Расселение дирофилярий могло проходить вдоль притоков Оби на правом (р. Кеть, р. Чулым, р. Томь) и левом (р. Чая, р. Парабель, р. Васюган) берегах, в зонах повышенной влажности.

Экспансия дирофилярий во многом обусловлена потеплением климата. Анализ многолетнего распределения СЭТ в трех городах Томской обл. (см. табл. 3) показал его неравномерный характер при нарастании количества тепла за сезон на 0,7–1,6 °С. Среднесезонная СЭТ за цикл Швабе в Томске увеличилась с 328 °С/сезон (2,52 ОИ) в 1976–1985 гг. до 377 °С/сезон (2,9 ОИ) в 2009–2019 гг., или на 13%. Для Колпашева аналогичный показатель – 2%, для Стрежевого – 16%, что говорит о значительно более стабильном климате Колпашева. Построение модели с учетом дискретного характера созревания микрофилярий показало сезонное чередование скорости развития с пиками в 22 и 28 суток [34]. Такая динамика наилучшим образом способствует их адаптации в условиях влажного континентального климата.

Согласно расчетам, потепление в местообитаниях происходит неравномерно, что связано не только с широтой, но и с локальными факторами (см. табл. 3), такими как влажность. Высокая влажность способствует высокой численности комаров на протяжении всего сезона [39]. Заболоченные территории формируют особый микроклимат [40], смягчающий перепады суточных температур и влияющий на развитие микрофилярий в промежуточных хозяевах.

В эндемичных регионах с устоявшимися гельминто-гостальными отношениями *An. maculipennis s.l.* выделяют в качестве первостепенного переносчика наряду с *Ae. caspius*, *Ae. vexans*, *Cx. pipiens s.s.* [17, 19, 41, 42]. В связи со сложностью различения видов-двойников, входящих в подгруппу *Maculipennis*, их редко определяют до вида и отмечают как *An. maculipennis s.l.* Тем не менее показано, что в южной Европе (Португалия, Испания) и Иране переносчиком дирофилярий выступают *An. atroparvus* и *An. maculipennis s.s.*, в южной и средней Европе – *An. messeae* и *An. daciae* [24–27]. В Томской обл. три вида малярийных комаров подгруппы способны переносить дирофилярий, но *An. beklemishevi* примерно вдвое менее активен, в то время как способность к переносу *An. daciae* и *An. messeae* варьирует в местообитаниях, возможно, в зависимости от антропогенной нагрузки или особенностей биотопов (см. табл. 2). О векторной эффективности остальных представителей подгруппы ничего не известно. Поэтому в ходе ксеномониторинга важно проводить определение комаров до вида или глубже (подвид, хромосомная раса).

An. daciae – инвазивный для Томского Приобья вид, за последние 50 лет наблюдений практически полностью вытеснивший *An. messeae* и *An. beklemishevi* в окрестностях г. Томска вследствие глобального потепления климата [44, 45]. Южнее 57-й параллели этот вид заражен, как правило, *D. repens*, но в окрестностях г. Колпашева *An. daciae* переносил *D. immitis* наряду с *An. messeae* и *An. beklemishevi*.

Между 57-й и 58-й параллелями доминировал *An. messeae*, севернее – *An. beklemishevi* [46] (см. табл. 2). *An. daciae* занимал третью позицию со-

гласно индексу доминирования (около 15%), но его зараженность в среднем соответствовала *An. messeae*. ЭИ *An. beklemishevi* была сравнительно высокой только в местообитаниях, где другие виды малярийных комаров присутствовали в небольшой доле (с. Белый Яр и с. Клюквинка). Пониженную заражаемость *An. beklemishevi* в условиях симпатрии сложно объяснить. Причиной могут служить экзотичность, раннелетний характер развития, невысокая привлекательность собак как прокормителя, а также специфический микробиом [37].

Практически все зарегистрированные случаи дирофиляриоза человека в России являются подкожной или глазной формами, тогда как легочный дирофиляриоз встречается крайне редко [47]. Собаки европейской части РФ на 60–80% заражены *D. immitis* [7, 48, 49], но в образцах крови собак Омска и Томска обнаруживалась только *D. repens* [15, 51]. Малярийные комары европейской части России и Западной Сибири переносили преимущественно *D. repens* [15, 51, 52]. Более 90% обнаруженных нами дирофилярий в малярийных комарах также отнесены к *D. repens*. При этом в мире основным переносчиком *D. immitis* считаются малярийные комары [21].

Вид *D. immitis* в Томске выявлен нами впервые с помощью ПЦР-анализа у *Ae. cantans* 4,7% от общего числа инвазированных самок [29], а в настоящей работе обнаружен у *An. beklemishevi*, *An. messeae* и *An. daciae* Копашевской агломерации в объеме 13,6% зараженных особей (см. табл. 3). *D. immitis* мультигостальна и распространена в Евразии, Южной и Северной Америке и Австралии [8]. Легочные дирофилярии более требовательны к теплу и влажности, чем подкожные, в связи с чем медленнее продвигаются на север [9]. Обнаружение этого вида с такой частотой в Колпашевской агломерации может указывать на зарождение очага.

Проблема смешанной и повторной инвазии интересна с позиций взаимодействия разных возрастных групп видов паразита между собой и с организмом хозяина, поскольку стратегии манипуляций инвазивных и неинвазивных стадий часто противоречат друг другу [53]. Наблюдаемая нами картина суперинвазии (см. рис. 3) позволяет сделать следующие заключения:

- 1) повторное заражение у малярийных комаров происходит довольно часто (6,7% в 2020 г.);
- 2) оно происходит через 1–3 гонотрофических цикла, о чем можно судить по разнице в возрасте микрофилярий;
- 3) микрофилярии не препятствуют вторичному нападению промежуточного хозяина на зараженное животное;
- 4) микрофиляриемия дефинитивного хозяина не препятствует повторному заражению малярийных комаров;
- 5) собаки – один из предпочтительных объектов нападения для малярийных комаров. Следует заметить, что микрофиляриемия собак повышает их привлекательность для комаров pp. *Culex* и *Coquillettidia* [54, 55].

В отношении видов комаров других родов эта тема остается открытой.

Выводы

1. Дирофилярии широко распространены в Томской области. Северная граница распространения *Dirofilaria repens* – 60°44' с.ш., а *D. immitis* – 58°32' с.ш. Северная граница передачи *D. repens* расположена около 59° с.ш.
2. Вклад малярийных комаров в циркуляцию и распространение дирофиляриоза в Томской области не меньше, чем других кровососущих комаров.
3. Три вида малярийных комаров являются переносчиками *Dirofilaria repens* и *D. immitis*. *Anopheles beklemishevi* реже заражается микрофиляриями по сравнению с *An. messeae* и *An. daciae*.
4. Уровень заражения природных популяций малярийных комаров дирофиляриями значимо выше на правом берегу р. Оби по сравнению с левым берегом.
5. Микстовые инвазии и суперинвазии малярийных комаров дирофиляриями нередко встречаются в Томской области.

Список источников

1. Павлов Д.С., Букварева Е.Н. Климаторегулирующие функции наземных экосистем и экологическая концепция природопользования // Успехи современной биологии. 2011. № 4 (131). С. 324–345.
2. Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомологическое обозрение. 2012. № 1 (91). С. 3–35.
3. Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011. № 5 (131). С. 435–439.
4. Морозова Л.Ф., Сергиев В.П., Баранова А.М., Ганушкина Л.А., Кондрашин А.В., Супряга В.Г., Степанова Е.В., Максимова М.С., Турбабина Н.А., Тимошенко Е.Д., Морозов Е.Н. Опыт использования ГИС в эпидемиологических исследованиях (на примере малярии и дирофиляриозов) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2017. № 1. С. 14–19.
5. Харламова Н.Ф., Силантьева М.М. Современное состояние и тенденции изменений климата Кулунды // Известия Алтайского государственного университета. 2011. № 3-2 (71). С. 50–55.
6. Сергиев В.П., Супряга В.Г., Бронштейн А.М., Ганушкина Л.А., Ракова В.М., Морозов Е.Н., Федянина Л.В., Фролова А.А., Морозова Л.Ф., Иванова И.Б., Дарченкова Н.Н., Жукова Л.А. Итоги изучения дирофиляриоза человека в России // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2014. № 3. С. 3–9.
7. Беспалова Н.С. Дирофиляриоз в Центральном Черноземье России. Воронеж : ФГБОУ ВО Воронежский ГАУ, 2019. 119 с.
8. Simón F., Siles-Lucas M., Morchón R., González-Miguel J., Mellado I., Carretón E., Montoya-Alonso J.A. Human and Animal Dirofilariasis: the Emergence of a Zoonotic Mosaic // Clinical Microbiology Reviews. 2012. № 3 (25). PP. 507–544.
9. Capelli G., Genchi C., Baneth G., Bourdeau P., Brianti E., Cardoso L., Danesi P., Fehrer H.-P., Giannelli A., Ionică A.M., Maia C., Modrý D., Montarsi F., Krücken J., Papadopoulos E., Petric D., Pfeffer M., Savić S., Otranto D., Poppert S., Silaghi C. Recent advances on *Dirofilaria repens* in dogs and humans in Europe // Parasites & Vectors. 2018. № 11. P. 663. doi: 10.1186/s13071-018-3205-x
10. Толкунова И.И., Уласевич Р.А., Яковлева Е.Г. О регистрации случая дирофиляриоза у жительницы г. Новосибирска // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2003. № 1. С. 26.

11. Азарова Н.А., Черкашина Е.Н., Гришина Н.Л., Ивлева Е.П. Дирофиляриоз в Алтайском крае // Инфекция и иммунитет: Новые и возвращающиеся паразитозы. 2012. № 1 (2). С. 351.
12. Камынина Е.А. Дирофиляриоз в Курганской области // Инфекция и иммунитет: Новые и возвращающиеся паразитозы. 2012. № 1 (2). С. 363–364.
13. Обиход С.В., Фомина Е.Б. Офтальмологический случай дирофиляриоза // Поле зрения. Газета для офтальмологов. 2015. № 1. URL: <http://aprilpublish.ru/lekciji/oftalmologicheskij-sluchaj-dirofilyarioza.html> (дата обращения: 01.02.2022).
14. Прохоренков В.И., Гузей Т.Н., Ашмарина Е.М., Толстихина Н.Б., Анисимова Е.Н., Осолков Е.О. Дирофиляриоз: два клинических случая // Клиническая дерматология и венерология. 2015. № 5. С. 32–36.
15. Старостина О.Ю., Летюшев А.Н., Костюченко С.М., Григорова Н.Ю., Коломеец А.Н., Якименко В.В., Дондукова Е.В., Бондарчук К.С. Дирофиляриоз в городе Омске // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2018. № 1. С. 25–28.
16. Полторацкая Н.В., Бурлак В.А., Панкина Т.М., Полторацкая Т.Н., Шихин А.В. О зараженности кровососущих комаров (DIPTERA; CULICIDAE) личинками дирофилярий (SPIRURIDA, ONCHOCERCIDAE) в городе Томске // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2018. № 3. С. 10–15.
17. Sancrini G, Gabrielli S. Vectors of *Dirofilaria* nematodes: biology, behaviour and host parasite relationships *Dirofilaria immitis* and *D. repens* in dog and cat and human infections. Zagreb : Rolando Editore, 2007. PP. 48–58.
18. Ганушкина Л.А., Ракова В.М., Иванова И.Б., Супряга В.Г., Сергиев В.П. Энтомологический мониторинг территории для оценки возможности передачи дирофилярий // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2014. № 3. С. 9–12.
19. Архипова Д.Р. Биология дирофилярий и эпизоотология дирофиляриоза собак в степной зоне юга России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2003. 20 с.
20. Архипов И.А., Архипова Д.Р. Дирофиляриоз. М., 2004. 194 с.
21. Riahi S.M., Yusuf M.A., Azari-Hamidian S., Solgi R. Prevalence of *Dirofilaria immitis* in mosquitoes (Diptera) – systematic review and meta-analysis // J. Nematology. 2021. № 53. P. e2021-12. doi: 10.21307/jofnem-2021-012 e2021-12
22. Harbach R.E. The classification of genus *Anopheles* (Diptera: Culicidae): a working hypothesis of phylogenetic relationships // Bull. Entomol. Res. 2004. № 6 (94). PP. 537–553.
23. Гордеев М.И., Званцов А.Б., Горячева И.И., Шайкевич А.В., Ежов М.Н. Описание нового вида *Anopheles artemievi* sp. n. (Diptera, Culicidae) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2005. № 2. С. 4–5.
24. Azari-Hamidian S., Yaghoobi-Ershadi M., Javadian E., Abai M., Mobedi I., Linton Y.M., Harbach R. Distribution and ecology of mosquitoes in a focus of dirofilariasis in north-western Iran, with the first finding of filarial larvae in naturally infected local mosquitoes // Medical and Veterinary Entomology. 2009. № 23. PP. 111–21.
25. Kronefeld M., Kampen H., Sassnau R., Werner D. Molecular detection of *Dirofilaria immitis*, *Dirofilaria repens* and *Setaria tundra* in mosquitoes from Germany // Parasites&Vectors. 2014. № 7 (30). doi: 10.1186/1756-3305-7-30
26. Tomazatos A., Cadar D., Török E., Maranda I., Horváth C., Keresztes L., Spinu M., Jansen S., Jöst H., Schmidt-Chanasit J., Tannich E., Lühken R. Circulation of *Dirofilaria immitis* and *Dirofilaria repens* in the Danube Delta Biosphere Reserve, Romania // Parasites&Vectors. 2018. № 11 (392). doi: 10.1186/s13071-018-2980-8
27. Shaikevich E., Bogacheva A., Ganushkina L. *Dirofilaria* and *Wolbachia* in mosquitoes (Diptera: Culicidae) in central European Russia and on the Black Sea coast. Parasite. 2019. №2 (26). doi: 10.1051/parasite/2019002
28. Фёдорова В.С., Бурлак В.А., Артемов Г.Н. Видовой состав нитевидных нематод малярийных комаров Томской области // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных : сборник

- статей V Международной конференции. Томск, 26–28 октября 2020 г. Томск : Издательство Томского государственного университета, 2020. С. 312–315.
29. Полторацкая Н.В., Панкина Т.М., Бурлак В.А., Федорова В.С., Катохин А.В., Полторацкая Т.Н., Артемов Г.Н., Шихин А.В. О зараженности кровососущих комаров дирофиляриями (*Dirofilaria Railliet et Henry*, 1911) в Томской области // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2021. № 1. С. 21–28.
 30. Ваулин О.В., Карагодин Д.А., Захаров И.К., Баричева Э.М. Динамика видового состава малярийных комаров в сибирских популяциях, выявляемая с помощью рестрикционного анализа // Генетика. 2018. № 7 (54). С. 832–842.
 31. Artemov G.N., Fedorova V.S., Karagodin D.A., Brusentsov I.I., Baricheva E.M., Sharakhov I.V., Gordeev M.I., Sharakhova M.V. New cytogenetic photomap and molecular diagnostics for the cryptic species of the malaria mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia // Insects. 2021. № 9 (12). P. 835. doi: 10.3390/insects12090835
 32. Debrunner-Vossbrinck B.A., Vossbrinck C.R., Vodkin M.H., Novak R.J. Restriction analysis of the ribosomal DNA internal transcribed spacer region of *Culex restuans* and mosquitoes in the *Culex pipiens* complex // Journal of the American Mosquito Control Association-Mosquito News. 1996. № 3 (12). PP. 477–482.
 33. Rishniw M., Barr S.C., Simpson K.W., Frongillo M.F., Franz M., Alpizar J.L.D. Discrimination between six species of canine microfilariae by a single polymerase chain reaction // Veterinary parasitology. 2006. № 3-4 (135). PP. 303–314. doi: 10.1016/j.vetpar.2005.10.013
 34. Бурлак В.А. Прогностические возможности СГ-модели оценки развития дирофилярий в кровососущих комарах // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных : сборник статей V Международной конференции. Томск, 26–28 октября 2020 г. Томск : Издательство Томского государственного университета, 2020. С. 255–258.
 35. McCrea A.R., Castro P.D.J., Kaplan R.M., Povelones M. Activation of the Toll pathway in *Aedes aegypti* blocks the development of emerging third-stage larvae of drug-resistant *Dirofilaria immitis* // Vet. Parasitol. 2020. № 282. P. 109100. doi: 10.1016/j.vetpar.2020.109100.
 36. Malassigné S., Moro C.V., Luis P. Mosquito Mycobiota: An Overview of Non-Entomopathogenic Fungal Interactions // Pathogens. 2020. № 7 (9). P. 564. doi: 10.3390/pathogens9070564
 37. Бурлак В.А., Федорова В.С., Кириленко К.М., Воробьев Р.С., Коханенко А.А., Артемов Г.Н. Микробиом кишечника комаров-переносчиков дирофилярий // Механизмы адаптации микроорганизмов к различным условиям среды обитания : тезисы докладов Второй Всероссийской научной конференции с международным участием. Иркутск, Байкал, 28 февраля – 6 марта 2022 г. Иркутск : Издательство ИГУ, 2022. С. 123–124.
 38. Solgi R., Sadjjadi S.M., Mohebbi M., Djajid N.D., Raz A., Zakeri S., Zarei Z. Susceptibility of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae) to *Dirofilaria immitis* (Spirurida: Onchocercidae) // Russian Journal of Nematology. 2017. № 2 (25). PP. 121–127.
 39. Лужкова А.Г., Вечер Л.Ф., Мертвецова О.А., Панкова Т.Ф., Фоминых В.Г., Франц Т.Г. Естественные враги гнуса бассейна средней Оби. Томск, 1988. 152 с.
 40. Минаева Т.Ю., Сирин А.А. Биологическое разнообразие болот и изменение климата // Успехи современной биологии. 2011. № 4 (131). С. 393–406.
 41. Bocková E., Iglódyová A., Kočíšová A. Potential mosquito (Diptera: Culicidae) vector of *Dirofilaria repens* and *Dirofilaria immitis* in urban areas of Eastern Slovakia // Parasitol Res. 2015. № 12 (114). PP. 4487–4492. doi: 10.1007/s00436-015-4692-8
 42. Capelli G., di Regalbono A.F., Simonato G., Cassini R., Cazzin S., Cancrini G., Otranto D., Pietrobelli M. Risk of canine and human exposure to *Dirofilaria immitis* infected mosquitoes in endemic areas of Italy // Parasites & Vectors. 2013. № 6. P. 60. doi: 10.1186/1756-3305-6-60

43. Ferreira C.A.C., de Pinho Mixão V., Novo M.T.L.M., Calado M.M.P., Gonçalves L.A.P., Belo S.M.D., de Almeida A.P.G. First molecular identification of mosquito vectors of *Dirofilaria immitis* in continental Portugal // *Parasites&Vectors*. 2015. № 8. P. 139. doi: 10.1186/s13071-015-0760-2
44. Новиков Ю.М. Эффекты глобального потепления: направленная динамика пропорций видов *Anopheles* и цитогенетической структуры таксона *Anopheles messeae* Fall. в Западной Сибири // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции : материалы научных чтений. Томск, 1997. С. 39–41.
45. Гордеев М.И., Ежов М.Н. Глобальное потепление и изменение хромосомного состава сибирских популяций малярийных комаров // Доклады Академии наук. 2004. № 4 (395). С. 554–557.
46. Соболева Е.С., Фёдорова В.С., Бурлак В.А., Шарахова М.В., Артемов Г.Н. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Anopheles beklemishevi* Stegnii et Kabanova в Западной Сибири // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных : сборник статей V Международной конференции. Томск, 26–28 октября 2020 г. Томск : Издательство Томского государственного университета, 2020. С. 140–143.
47. Tumolskaya N.I., Pozio E., Rakova V.M., Supriaga V.G., Sergiev V.P., Morozov E.N., Morozova L.F., Rezza G., Litvinov S.K. *Dirofilaria immitis* in a child from the Russian Federation // *Parasite*. 2016. № 23. P. 37. doi: 10.1051/parasite/2016037
48. Ястреб В.Б. Эпизоотическая ситуация по диروفилариозу собак в Московском регионе // Российский паразитологический журнал. 2008. № 3. С. 63–68.
49. Нагорный С.А., Ермакова Л.А., Урянская Т.В., Черникова М.П. Диروفилариоз служебных собак // Вестник Донского гос. аграрного ун-та. 2020. № 4. С. 24–29.
50. Коняев С.В. Распространение *Dirofilaria immitis* в странах бывшего СССР // Современная ветеринарная медицина. 2019. № 5. С. 26–45.
51. Ракова В.М. Молекулярное исследование *Dirofilaria immitis* и *Dirofilaria repens* прямым методом ПЦР в комарах Московской и Нижегородской областей // Сеченовский вестник. 2012. № 4 (10). С. 52–56.
52. Богачева А.С., Шайкевич Е.В., Ракова В.М., Ганушкина Л.А. Фауна кровососущих комаров Нижегородской области, их зараженность диروفилариями и эндосимбиотическими бактериями // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2017. № 1. С. 43–47.
53. Гопко М.В., Михеев В.Н. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журнал общей биологии. 2017. № 6 (78). С. 16–48.
54. Cancrini G., Magi M., Gabrielli S., Arispici M., Tolari F., Dell'Omodarme M., Prati M.C. Natural vectors of dirofilariasis in rural and urban areas of the tuscan region, Central Italy // *J. Med. Entomol.* 2006. № 3 (43). PP. 574–579.
55. Ionică A.M., Zittra C., Wimmer V., Leitner N., Votýpka J., Modrý D., Daniel Mihalca A., Fuehrer H.-P. Mosquitoes in the Danube Delta: searching for vectors of filarioid helminths and avian malaria // *Parasites&Vectors*. 2017. № 10. P. 324. doi: 10.1186/s13071-017-2264-8

References

1. Pavlov DS, Bukvareva EN. Climate-regulating functions of terrestrial ecosystems and "environmentally friendly" concept of nature management. *Biology Bulletin Reviews*. 2011;131(4):324–345. In Russian. English summary.
2. Musolin DL, Saulich AK. Responses of insects to the current climate changes: from physiology and behavior to range shifts. *Entomological review*. 2012;92(7):3-35. In Russian.
3. Zakharov VM, Sheftel BI, Dmitriev SG. Climate change and population dynamics: possible consequences (with particular references to study of small mammals in central siberia). *Biology Bulletin Reviews*. 2011;131(5):435–439. In Russian. English summary.
4. Morozova LF, Sergiev VP, Baranova AM, Ganushkina LA, Kondrashin AV, Supriaga VG, Stepanova EV, Maksimova MS, Turbabina NA, Timoshenko ED, Morozov EN. Experi-

- ence with geographic information systems used in epidemiological studies (as an example of malaria and dirofilariasis). Medical parasitology and parasitic diseases. 2017;1:14–19. In Russian. English summary.
5. Kharlamova NF, Silant'eva MM. Current state and trends in climate change in the Kulunda. *Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2011;3-2(71):50-55. In Russian. English summary.
 6. Sergiev VP, Supriaga VG, Bronshtein AM, Ganushkina LA, Rakova VM, Morozov EN, Fedianina LV, Frolova AA, Morozova LF, Ivanova IB, Darchenkova NN, Zhukova LA. 2014. Results of studies on human dirofilariasis in Russia. Medical parasitology and parasitic diseases. 2014;3:3-9. In Russian. English summary.
 7. Beshpalova NS. *Dirofilyarioz v Tsentral'nom Chernozem'e Rossii [Dirofilariasis in the central chernozem region of Russia]*. Voronezh: FGBOU VO Voronezhskiy GAU, 2019. 119 p. In Russian.
 8. Simón F., Siles-Lucas M., Morchón R., González-Miguel J., Mellado I., Carretón E., Montoya-Alonso J. A. Human and Animal *Dirofilariasis*: the Emergence of a Zoonotic Mosaic. *Clinical Microbiology Reviews*. 2012;25(3): 507-544.
 9. Capelli G, Genchi C, Baneth G, Bourdeau P, Brianti E, Cardoso L, Danesi P, Fuehrer H-P, Giannelli A, Ionică AM, Maia C, Modrý D, Montarsi F, Krücken J, Papadopoulos E, Petrić D, Pfeiffer M, Savić S, Otranto D, Poppert S, Silaghi C. Recent advances on *Dirofilaria repens* in dogs and humans in Europe. *Parasites&Vectors*. 2018;11:663. doi:10.1186/s13071-018-3205-x.
 10. Tolkunova II, Ulasevich RA, Yakovleva EG. On the registration of a case of dirofilariasis in a resident of the Novosibirsk city. Medical parasitology and parasitic diseases. 2003;1:26. In Russian. English summary.
 11. Azarova NA, Cherkashina EN, Grishina NL, Ivleva EP. *Dirofilyarioz v Altayskom krae [Dirofilariasis in the Altai Territory]*. *Infektsiya i immunitet: Novye i vozvrashchayushchiesya parazitozy*. 2012;2(1):351. In Russian.
 12. Kamynina EA. *Dirofilyarioz v Kurganskoy oblasti [Dirofilariasis in the Kurgan region]*. *Infektsiya i immunitet: Novye i vozvrashchayushchiesya parazitozy*. 2012;2(1):363-364. In Russian.
 13. Obikhod SV, Fomina EB. Oftal'mologicheskiy sluchay dirofilyarioza [Ophthalmic case of dirofilariasis]. *Pole zreniya. Gazeta dlya oftal'mologov*. 2015. №1. [Electronic resource]. Available at: <http://aprilpublish.ru/lekciji/oftalmologicheskij-sluchaj-dirofilyarioza.html> (accessed: 01.02.2022). In Russian.
 14. Prokhorenkov VI, Guzey TN, Ashmarina EM, Tolstikhina NB, Anisimova EN, Oskolkov EO. *Dirofilariasis: two clinical cases*. Russian Journal of Clinical Dermatology and Venerology. 2015;5:32-36. doi: 10.17116/klinderma201514532-36
 15. Starostina OYu, Letyushev AN, Kostyuchenko SM, Grigorova NYu, Kolomeets AN, Yakimenko VV, Dondukova EV, Bondarchuk KS. *Dirofilariasis in the city of Omsk*. Medical parasitology and parasitic diseases. 2018;1:25-28. In Russian. English summary.
 16. Poltoratskaya NV, Burlak VA, Pankina TM, Poltoratskaya TN, Shikhin AV. On *Dirofilaria* (Railliet et Henry, 1911) infection of blood-sucking mosquitoes in Tomsk region. Medical parasitology and parasitic diseases. 2018;3:10-15. In Russian. English summary.
 17. Cancrini G, Gabrielli S. Vectors of *Dirofilaria* nematodes: biology, behaviour and host parasite relationships *Dirofilaria immitis* and *D. repens* in dog and cat and human infections. Genchi C, Rinaldi L, Cringoli G editors. Zagreb: Rolando Editore, 2007: 48-58.
 18. Ganushkina LA, Rakova VM, Ivanova IB, Supryaga VG, Sergiev VP. Entomological monitoring of the territory to assess the possibility of *Dirofilaria* transmission // Medical parasitology and parasitic diseases. 2014;3:9-12. In Russian. English summary.
 19. Arkhipova DR. *Biologiya dirofilyariy i epizootologiya dirofilyarioza sobak v stepnoy zone yuga Rossii [Dirofilaria biology and epizootology of dirofilariasis in dogs in the steppe zone of southern Russia]* [CandSci. Dissertation Abstract, Biology] N. Novgorod, 2003, 20 p. In Russian.
 20. Arkhipov IA, Arkhipova DR. *Dirofilyarioz. [Dirofilariasis]*. M; 2004. 194 p. In Russian.

21. Riahi SM, Yusuf MA, Azari-Hamidian S, Solgi R. Prevalence of *Dirofilaria immitis* in mosquitoes (Diptera) – systematic review and meta-analysis // J. Nematology. 2021;53:e2021-12. doi: 10.21307/jofnem-2021-012 e2021-12
22. Harbach R.E. The classification of genus *Anopheles* (Diptera: Culicidae): a working hypothesis of phylogenetic relationships. Bull. Entomol. Res. 2004; 94(6):537–553.
23. Gordeyev MI, Zvantsov AB, Goryacheva II, Shaikevich YeV, Yezhov MN. Description of the new species *Anopheles artemievi* sp.n. (Diptera, Culicidae). Medical parasitology and parasitic diseases. 2005;2:4–5. In Russian. English summary.
24. Azari-Hamidian S, Yaghoobi-Ershadi M, Javadian E, Abai M, Mobedi I, Linton YM, Harbach, R. Distribution and ecology of mosquitoes in a focus of dirofilariasis in northwestern Iran, with the first finding of filarial larvae in naturally infected local mosquitoes. Medical and Veterinary Entomology. 2009;23:111-121.
25. Kronefeld M, Kampen H, Sassnau R, Werner D. Molecular detection of *Dirofilaria immitis*, *Dirofilaria repens* and *Setaria tundra* in mosquitoes from Germany. Parasites & Vectors. 2014;30(7). doi: 10.1186/1756-3305-7-30
26. Tomazatos A, Cadar D, Török E, Maranda I, Horváth C, Keresztes L, Spinu M, Jansen S, Jöst H, Schmidt-Chanasit J, Tannich E, Lühken R. Circulation of *Dirofilaria immitis* and *Dirofilaria repens* in the Danube Delta Biosphere Reserve, Romania. Parasites & Vectors. 2018;392(11). doi: 10.1186/s13071-018-2980-8
27. Shaikevich E, Bogacheva A, Ganushkina L. *Dirofilaria* and *Wolbachia* in mosquitoes (Diptera: Culicidae) in central European Russia and on the Black Sea coast. Parasite. 2019;26(2). doi: 10.1051/parasite/2019002
28. Fedorova VS, Burlak VA, Artemov GN. Vidovoy sostav nitevidnykh nematod malyariynykh komarov Tomskoy oblasti. [Species composition of nematodes on malaria mosquitoes of the Tomsk region]. In: *Kontseptual'nye i prikladnye aspekty nauchnykh issledovaniy i obrazovaniya v oblasti zoologii bespozvonochnykh*. Materialy nauch. konf. [Conceptual and applied aspects of scientific researches and education in the field of zoology of invertebrates. collection Proc. of the Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 26-28 October, 2020)]. Tomsk: Tomsk State University Press, 2020. PP. 312-315. In Russian
29. Poltoratskaya NV, Pankina TM, Burlak VA, Fedorova VS, Katokhin AV, Poltoratskaya TN, Artemov GN, Shikhin AV. On dirofilaria (Railliet et henry, 1911) infection of blood-sucking mosquitoes in Tomsk region. Medical parasitology and parasitic diseases. 2021;1:21-28. In Russian. English summary.
30. Vaulin OV, Karagodin DA, Zakharov IK, Baricheva EM. Dynamics of malaria mosquito species composition in Siberian populations detected by restriction analysis. Russian Journal of Genetics. 2018;(54)7:838-847.
31. Artemov GN, Fedorova VS, Karagodin DA, Brusentsov II, Baricheva EM, Sharakhov IV, Gordeev MI, Sharakhova MV. New cytogenetic photomap and molecular diagnostics for the cryptic species of the malaria mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia. Insects. 2021;12(9):835. doi: 10.3390/insects12090835
32. Debrunner-Vossbrinck BA, Vossbrinck CR, Vodkin MH, Novak RJ. Restriction analysis of the ribosomal DNA internal transcribed spacer region of *Culex restuans* and mosquitoes in the *Culex pipiens* complex //Journal of the American Mosquito Control Association-Mosquito News. 1996;12(3):477-482.
33. Rishniw M, Barr SC, Simpson KW, Frongillo MF, Franz M, Alpizar JLD. Discrimination between six species of canine microfilariae by a single polymerase chain reaction. Veterinary parasitology. 2006;135(3-4):303-14. doi: 10.1016/j.vetpar.2005.10.013
34. Burlak VA. Prognosticheskie vozmozhnosti SG-modeli otsenki razvitiya dirofilyariy v krovososushchikh komarakh. [Predictive possibilities of the SG-model for assessing the development of dirofilaria in blood-sucking mosquitoes]. In: *Kontseptual'nye i prikladnye aspekty nauchnykh issledovaniy i obrazovaniya v oblasti zoologii bespozvonochnykh*. Materialy nauch. konf. [Conceptual and applied aspects of scientific researches and education in the field of zoology of invertebrates. collection Proc. of the Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 26-28 October, 2020)]. Tomsk: Tomsk State University Press, 2020. pp. 255-258. In Russian.

35. McCrea AR, Castro PDJ, Kaplan RM, Povelones M. Activation of the Toll pathway in *Aedes aegypti* blocks the development of emerging third-stage larvae of drug-resistant *Dirofilaria immitis*. Vet. Parasitol. 2020;282:109100. doi:10.1016/j.vetpar.2020.109100
36. Malassigné S, Moro CV, Luis P. Mosquito Mycobiota: An Overview of Non-Entomopathogenic Fungal Interactions. Pathogens. 2020;9(7):564. doi: 10.3390/pathogens9070564
37. Burlak VA, Fedorova VS, Kirilenko KM, Vorobyov RS, Kokhanenko AA, Artemov GN. Mikrobiom kishchnika komarov-perenoschikov dirofilariy. [Intestinal microbiome of dirofilaria mosquito vectors]. In: *Mekhanizmy adaptatsii mikroorganizmov k razlichnym usloviyam sredy obitaniya*. Materialy nauch. konf. [Mechanisms of microorganisms adaptation to different habitat condition. Proc. of the Sci. Conf. (Irkutsk, Russia, 28 February – 6 March, 2022)]. Irkutsk: Irkutsk State University Publ., 2022. pp. 123-124. In Russian.
38. Solgi R, Sadjjadi SM, Mohebbi M, Djadid ND, Raz A, Zakeri S, Zarei Z. Susceptibility of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae) to *Dirofilaria immitis* (Spirurida: Onchocercidae). Russian Journal of Nematology. 2017;25(2):121-127.
39. Luzhkova AG, Veher LF, Mertvetsova OA, Pankova TF, Fominykh VG, Franz TG. Estestvennye vrugi gnusa basseyna sredney Obi [Natural enemies of the gnat in the middle Ob basin]. Tomsk; 1988. 152 p. In Russian.
40. Minaeva TYu, Sirin AA. Peatland biodiversity and climate change. Biology Bulletin Reviews, 2011. 131(4): 393-406.
41. Bocková E, Iglódyová A, Kočíšová A. Potential mosquito (Diptera:Culicidae) vector of *Dirofilaria repens* and *Dirofilaria immitis* in urban areas of Eastern Slovakia. Parasitol. Res. 2015;114(12):4487-92. doi: 10.1007/s00436-015-4692-8
42. Capelli G, di Regalbono AF, Simonato G, Cassini R, Cazzin S, Cancrini G, Otranto D, Pietrobelli M. Risk of canine and human exposure to *Dirofilaria immitis* infected mosquitoes in endemic areas of Italy. Parasites&Vectors. 2013;6:60. doi: 10.1186/1756-3305-6-60
43. Ferreira CAC, de Pinho Mixão V, Novo MTL, Calado MMP, Gonçalves LAP, Belo SMD, de Almeida APG. First molecular identification of mosquito vectors of *Dirofilaria immitis* in continental Portugal. Parasites&Vectors. 2015;8:139. doi: 10.1186/s13071-015-0760-2
44. Novikov YuM. Effekty global'nogo potepleniya: napravlenaya dinamika proporsiy vidov *Anopheles* i tsitogeneticheskoy struktury taksona *Anopheles messeae* Fall. v Zapadnoy Sibiri [Effects of global warming: directional dynamics of the proportions of *Anopheles* species and the cytogenetic structure of the taxon *Anopheles messeae* Fall. in Western Siberia]. In: *Problemy evolyutsionnoy tsitogenetiki, selektsii i introduktsii*. Materialy nauch. konf. [Problems of evolutionary cytogenetics, selection and introduction. Proc. of the Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 2-5 December, 1997)]. Tomsk, 1997, pp. 39-41. In Russian.
45. Gordeev MI, Ejov MN. Global warming and variation in the chromosomal composition of Siberian malaria mosquito populations. Doklady Biological Sciences. 2004;395(1-6): 136-139. In Russian. English summary.
46. Soboleva ES, Fedorova VS, Burlak VA, Sharakhova MV, Artemov GN. Inversionnyy polimorfizm prirodnykh populatsiy *Anopheles beklemishevi* Stegnii et Kabanova v Zapadnoy Sibiri. [Inversion polymorphism of natural populations *Anopheles beklemishevi* Stegnii et kabanova in western]. In: *Kontseptual'nye i prikladnye aspekty nauchnykh issledovaniy i obrazovaniya v oblasti zoologii bespozvonochnykh*. Materialy nauch. konf. [Conceptual and applied aspects of scientific researches and education in the field of zoology of invertebrates. collection Proc. of the Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 26-28 October, 2020)]. Tomsk: Tomsk State University Press, 2020. pp. 140-143. In Russian.
47. Tumolskaya NI, Pozio E, Rakova VM, Supriaga VG, Sergiev VP, Morozov EN, Morozova LF, Rezza G, Litvinov SK. *Dirofilaria immitis* in a child from the Russian Federation. 2016;23:37. doi: 10.1051/parasite/2016037
48. Yastreb VB. Epizootic situation of dirofilariasis in dogs in the Moscow region / Russian Journal of Parasitology. 2008;3:63-68. In Russian. English summary.
49. Nagornyy SA, Ermakova LA, Uryanskaya TV, Chernikova MP. Dirofilariasis of service dogs. Vestnik Donskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2020;4:24-29. In Russian.

50. Koniaev SV. Rasprostranenie *Dirofilaria immitis* v stranakh byvshego SSSR [Distribution of *Dirofilaria immitis* in the former USSR countries]. *Sovremennaya veterinarnaya meditsina*. 2019;5:26-45. In Russian.
51. Rakova VM. Molekulyarnoe issledovanie *Dirofilaria immitis* i *Dirofilaria repens* pryamym metodom PTsR v komarakh Moskovskoy i Nizhegorodskoy oblastey [Molecular studies of *Dirofilaria immitis* and *Dirofilaria repens* provided with the direct PCR method of mosquitoes research in Moscow and Nizhny Novgorod regions]. *Sechenovskiy vestnik*. 2012;4 (10):52-56. In Russian.
52. Bogacheva AS, Shaikevich EV, Rakova VM, Ganushkina LA. The fauna of bloodsucking mosquitoes in the Nizhny Novgorod region, their infection with *Dirofilaria* and endosymbiotic bacteria. Medical parasitology and parasitic diseases. 2017;1:43-47. In Russian. English summary.
53. Gopko MV, Mikheev VN. Parasitic manipulations of the host phenotype: effects in the internal and external environments. *Biology Bulletin Reviews*. 2017;78(6):16-48. In Russian. English summary.
54. Cancrini G, Magi M, Gabrielli S, Arispici M, Tolari F, Dell'Omodarme M, Prati MC. Natural vectors of dirofilariasis in rural and urban areas of the tuscan region, Central Italy. *J. Med. Entomol.* 2006;43(3):574-579.
55. Ionică AM, Zittra C, Wimmer V, Leitner N, Votýpka J, Modrý D, Daniel Mihalca A, Fuehrer H-P. Mosquitoes in the Danube Delta: searching for vectors of filarioid helminths and avian malaria. *Parasites&Vectors*. 2017;10:324. doi: 10.1186/s13071-017-2264-8.

Информация об авторах:

Фёдорова Валентина Сергеевна – аспирант, м.н.с. лаборатории экологии, генетики и охраны окружающей среды Томского государственного университета (Томск, Россия).
E-mail: klimovavs42@gmail.com

Бурлак Владимир Александрович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии, генетики и охраны окружающей среды Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: flywings@mail.ru

Артемов Глеб Николаевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии, генетики и охраны окружающей среды Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: glebartemov@mail.tsu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Valentina S. Fedorova – PhD student, Junior Researcher, Laboratory of Ecology, Genetics and Environment Protection of Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: klimovavs42@gmail.com

Vladimir A. Burlak – Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology, Genetics and Environment Protection of Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: flywings@mail.ru

Gleb N. Artemov – Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology, Genetics and Environment Protection of Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: glebartemov@mail.tsu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 07.04.2022;
одобрена после рецензирования 15.07.2022; принята к публикации 03.10.2022.

The article was submitted 07.04.2022;
approved after reviewing 15.07.2022; accepted for publication 03.10.2022.