

ОРЛОВА Мария Владимировна

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ УРАЛА**

03.02.04 – зоология

03.02.08 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

ЕКАТЕРИНБУРГ – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

**Научные руководители:** доктор биологических наук, доцент  
**Вершинин Владимир Леонидович**  
кандидат биологических наук  
**Винарская Наталья Петровна**

**Официальные оппоненты:** **Стариков Владимир Павлович,**  
доктор биологических наук, профессор, ГОУ  
ВПО Сургутский государственный университет  
ХМАО-Югры, заведующий кафедрой зоологии  
и экологии животных  
**Станюкович Мария Кирилловна,**  
кандидат биологических наук, Федеральное го-  
сударственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт РАН, старший науч-  
ный сотрудник лаборатории паразитологии

**Ведущая организация** Федеральное государственное бюджетное уч-  
реждение науки Институт проблем экологии и  
эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «26» марта 2013 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: [dissovet@ipae.uran.ru](mailto:dissovet@ipae.uran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «4» февраля 2013 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

 Золотарева Наталья Валерьевна

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** Эктопаразитофауна рукокрылых представляет большой научный и практический интерес в связи с высокой экологической обособленностью хозяев – летучих мышей, а также из-за активного использования данными животными зданий и сооружений, что может быть фактором, способствующим распространению опасных для человека инфекций.

Рукокрылые Урала принадлежат к семейству Vespertilionidae (Млекопитающие..., 1963), которое является хозяевами трех отрядов паразитических насекомых (Diptera, Hemiptera и Siphonaptera) и нескольких таксонов паразитических клещей (Ixodidae, Argasidae, Gamasina, Trombiculidae, Myobiidae, Chirodicidae, Sarcoptidae, Demodicidae, Psorergatidae) (Балашов, 2009; Медицинская териология, 1989).

Слабая изученность эктопаразитов рукокрылых Уральского региона была во многом связана с низкой изученностью хозяев на данной территории. Развернутые на рубеже XX-XXI вв. активные исследования биологии и экологии летучих мышей Урала позволили начать исследования их паразитофауны.

Недостаточная изученность экология эктопаразитов во время зимовки рукокрылых, поскольку природоохранное законодательство в странах Европы и Северной Америки запрещает обследование их колоний во время зимней спячки. Между тем, без сведений о зимней экологии эктопаразитов невозможно формирование целостного представления об их жизненном цикле и репродуктивных стратегиях. Крупные (до 1000 и более насчитанных особей) зимовки рукокрылых в пещерах Урала дают возможность подробно исследовать динамику численности, соотношения полов и возрастных групп, а также предпочтения эктопаразитов в отношении хозяев.

Исследование эктопаразитофауны рукокрылых позволяет сделать выводы об особенностях расселения и миграциях летучих мышей на территории Северной Евразии.

**Целью** данной работы является изучение фауны эктопаразитов рукокрылых Урала. Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. Установление видового состава насекомых и клещей, прокормителями которых выступают летучие мыши, обитающие на исследуемой территории.
2. Географический анализ распространения эктопаразитов и их хозяев.
3. Исследование видовой специфики различных групп эктопаразитов.
4. Выявление специфики жизненных циклов эктопаразитов, связанной с особенностями биологии их хозяев (зимовка, перелетность).
5. Оценка возможности участия эктопаразитов рукокрылых в трансмиссии опасных для человека инфекций.

**Научная новизна работы.** Данная работа представляет собой первую подробную сводку по фауне и биологии эктопаразитов рукокрылых Уральского региона (впервые для данной территории обнаружено 24 вида эктопаразитов). Исследована и

описана динамика численности и структура популяции наиболее массовых видов эктопаразитов на протяжении зимовки их хозяев в условиях низких температур. Впервые отмечены представители нескольких ранее не описанных для данной территории групп эктопаразитов.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные данные позволяют сформировать целостную картину распространения эктопаразитов рукокрылых Северной Евразии. Исследование фауны эктопаразитов рукокрылых дает возможность оценить их участие в распространении инфекций.

**Личный вклад автора.** Автором собран материал на территории Свердловской, Челябинской областей, республики Башкортостан, Пермского края. Сборы эктопаразитов рукокрылых с биостанции УрФУ (2004 г.), из Удмуртии и ХМАО любезно предоставлены к.б.н. Е.А. Первушиной (ИЭРиЖ УрО РАН), В.И. Капитоновым (УдГУ) и к.б.н. К.А. Берниковым (СурГУ) соответственно. Автором полностью проведено изготовление постоянных препаратов и детерминация собранного материала.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Видовой состав эктопаразитов рукокрылых в большей степени определяется таксономической принадлежностью, а также особенностями экологии их хозяев и в меньшей – географическими условиями в пределах Урала. Географические условия на видовой состав эктопаразитов влияют опосредованно через изменение числа видов хозяев в пределах региона в меридиональном направлении.

2. Ядро эктопаразитофауны рукокрылых представлено гамазовыми клещами семейств *Spinturnicidae* и *Macronyssidae* – паразитами наиболее широко распространенных на Урале видов летучих мышей: прудовой, водяной ночниц, ночницы Брандта, северного кожанка и бурого ушана.

3. Специфические эктопаразиты являются маркерами определенных видов хозяев, что может быть использовано для уточнения видовой принадлежности хозяев и границ их ареалов.

4. Имеются различия в репродуктивных стратегиях, реализуемых гамазовыми клещами родов *Spinturnix* и *Macronyssus*. Виды рода *Macronyssus*, в отличие от видов рода *Spinturnix*, размножаются в течение всего летнего периода, причем наиболее активно – осень перед началом зимовки рукокрылых. В зимний период виды рода *Macronyssus* представлены, преимущественно, протонимфами, в то время как виды рода *Spinturnix* на протяжении зимовки представлены только стадией имаго. Как следствие, в пещерах изучаемого региона виды рода *Macronyssus* не способны размножаться в период гибернации рукокрылых.

5. Два наиболее распространенных на изучаемой территории вида кровососущих мух семейства *Nycteribiidae* (*Penicillidia monoceros* (Speiser, 1900) и *Nycteribia kolenatii* (Theodor & Moscona, 1954)) реализуют различные стратегии по отношению к своим основным хозяевам. *Penicillidia monoceros* является монофагом (паразитирует

на прудовой ночнице), но становится олигофагом при отсутствии основного хозяина, паразитируя на многих видах ночниц. *Nycteribia kolenatii*, также являясь монофагом (кормится на водяной ночнице), наоборот, в местах, где отсутствует основной хозяин, исчезает.

**Апробация работы.** Результаты исследований неоднократно докладывались на заседаниях лаборатории функциональной экологии наземных животных Института экологии растений и животных УрО РАН, а также на конференциях: 2nd International Berlin Bat Meeting (Берлин, февраль, 2010), 65-й Всероссийская научно-практическая конференция молодых ученых и студентов с международным участием «Актуальные вопросы современной медицинской науки и здравоохранения» (Екатеринбург, апрель 2010), Всероссийская конференция молодых ученых «Экология от южных гор до северных морей» (Екатеринбург, 19 – 23 апреля 2010), 15th International bat research conference (Прага, август, 2010), X Всероссийское совещание по рукокрылым (Пенза, сентябрь 2010), Всемирный симпозиум «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, октябрь 2010), VIth European Congress of Mammalogy (Paris, 19-23 July 2011), Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: сквозь время и расстояние» (Екатеринбург, 11-15 апреля 2011 года), Международная конференция «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Петергоф, 16-20 мая 2011 г.), Всероссийская конференция «Современные проблемы биологических исследований в Западной Сибири и на сопредельных территориях» (Сургут, 2 – 4 июня 2011 г.), IV Международной конференции, посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета «Горные экосистемы и их компоненты» (Сухум, 10-14 сентября 2012).

Работа выполнена при поддержке проектов: РФФИ №12-04-31270, РФФИ – Урал №10-04-96-084, гранта для молодых ученых и аспирантов УрО РАН №11-4-НП-203.

**Публикации.** По теме исследования опубликовано 16 работ, из них статей в изданиях, рекомендованных ВАК, – 5.

**Структура и объем диссертации.** Основной текст диссертации изложен на 149 страницах и состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы (включающего 207 источников, в том числе 108 на иностранных языках) и 3 приложения (таблицы, рисунки). Основной текст диссертации включает 20 таблиц и 24 рисунка.

**Благодарности.** Автор признателен коллективу Института экологии растений и животных УрО РАН и лично к.б.н. Николаевой Н.В., к.б.н. Зиновьеву Е.В. за ценные замечания, к.б.н. Кшняеву И.А. за помощь в статистической обработке данных, к.б.н. Первушиной Е.М. за предоставленный материал. Отдельная благодарность д.б.н. Медведеву С.Г. (ЗИН РАН), к.б.н. Фарафоновой Г.В. (Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова), к.б.н. Винарской Н.П. (Омский НИИ природно-очаговых инфекций), к.б.н. Крускопу С.В. (Зоомузей Московского государст-

венного университета им. М.В. Ломоносова), Капитонову В.И. (Удмуртский государственный университет), к.б.н. Берникову К.В. (Сургутский государственный университет ХМАО-Югры), Цурихину Е.А. (Свердловская городская спелеосекция), Головановой А.П. (Уральский федеральный университет), д.б.н. Смагину А.И. (Уральский научно-исследовательский ветеринарный институт РАСХН), Лузиной Е.И. (Дом детско-юношеского туризма и экскурсий, г. Березники), администрации Природного парка «Оленьи ручьи» в лице директора Калинин Н.М. и заместителя директора Чернова В.Ю., администрации Екатеринбургского зоопарка в лице заместителя директора Поленц С.В., Богдариной С.В. (Ленинградский зоопарк, г. Санкт-Петербург), доктору Матеушу Чехановскому и Анетте Запарт (Гданьский университет, Польша), Фрауке Крюгер (Университет Кристиана Альбрехта, Киль, Германия), а также доктору Онджею Балвину (Карлов Университет, Прага, Чехия). Особая благодарность к.б.н. Орлову Олегу Леонидовичу за неоценимую помощь в работе на всех ее этапах.

## **Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

### **1.1. Характеристика района исследований**

Приводится физико-географическое описание изучаемой территории, места отлова рукокрылых, краткая климатическая и гидрологическая характеристики, а также описание растительности.

### **1.2 Объем и характер использованного материала**

Объектом исследования являются эктопаразиты рукокрылых. Всего отловлено и обследовано в общей сложности 399 рукокрылых 8 видов (прудовая ночница, водяная ночница, ночница Бранта, усатая ночница, северный кожанок, двухцветный кожан, бурый ушан, нетопырь Натузиуса).

Для сравнения было отловлено и обследовано 122 особи летучих мышей из прилегающих к Уралу регионов (Кировская область, Западная Удмуртия и восточная часть ХМАО), а также на территории Северной Польши и Северной Германии. В привлеченном с других территорий материале также представлены паразиты, собранные с рыжей вечерницы и восточной ночницы. Общий объем материала составляет 8829 особей эктопаразитов. На территории Уральского региона было собрано 6652 экземпляров эктопаразитов: 249 кровососущих мух, 248 блох, 49 аргасовых клещей, 2 иксодовых клеща, 3 клопа и 6101 гамазовый клещ. На территориях, прилегающих к Уралу, было обнаружено 788 экземпляров эктопаразитов летучих мышей. В Северной Польше (Поморское воеводство) собрано 1259 особей эктопаразитов рукокрылых. В Северной Германии (окрестности г. Киль) собрано 129 экз. эктопаразитов.

Постоянные препараты эктопаразитов хранятся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН, музее Омского НИИ природно-очаговых инфекций и Зоомузее им. Е. Кулака Сургутского госуниверситета ХМАО – Югры.

### **1.3 Методика сбора и обработки материала**

Отловы рукокрылых производились по стандартным методикам (Борисенко, 1999; Станюкович, 1993). Определение эктопаразитов проводили с помощью световой микроскопии (Nikon Eclipse 50i) в проходящем свете по определителям (Определитель блох..., 1954; Определитель насекомых..., 1964; Определитель насекомых..., 1970; Определитель насекомых..., 1999) и другим таксономическим публикациям (Медведев, 1996; Филиппова, 1966; Филиппова, 1977; Станюкович, 1993; Micherdzinsky, 1980; Radovsky, 1967; Stanyukovich, 1997). Правильность определения кровососущих мух проверена Г.В. Фарафоновой (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова), гамазовых клещей – М.К. Станюкович (Зоологический институт РАН), блох – С.Г. Медведевым (Зоологический институт РАН). Определение клопов проводилось О. Балвиным (Карлов университет, Прага, Чехия).

Для оценки биоразнообразия фаун эктопаразитов различных территорий Урала использовались индексы Шеннона и Маргалефа (Shannon, Weaver, 1949; Margalef, 1958). Для оценки сходства эктопаразитофаун различных регионов рассчитывался индекс Очиаи (Ochiai, 1957; Vinarski et al., 2007; Винарская, Винарский, 2008).

Для исследования динамики гамазового клеща *M. corethroproctus* в качестве индекса обилия (ИО) использовали медиану (Me), а также среднее геометрическое (СГ и его 95% ДИ) (экз./особь), вычисленное только по зараженным особям (Беклемишев, 1970). Данные анализировали в пакете «Statistica» (StatSoft, 2001) (лиц. № АХХR003А622407FAN8). Модели ранжировали по их «весу» ( $w$ ), рассчитанному на основе состоятельного критерия Акаике (CAIC), относительную важность предикторов ( $w^+$ ) оценивали по сумме весов моделей содержащих данный предиктор (Burnham, Anderson, 2002).

Для анализа данных с целью изучения закономерностей распределения эктопаразитов рукокрылых использовано 2424 особей 27 видов эктопаразитов с 8 видов рукокрылых (прудовая ночница, водяная ночница, ночница Брандта, усатая ночница, северный кожанок, бурый ушан, двухцветный кожан, лесной нетопырь) из 17 местообитаний Западного и Восточного макросклона Урала. В качестве факторов были выбраны: таксономическая принадлежность вида-хозяина (8 видов рукокрылых), географическая широта (3 уровня: Северный, Средний, Южный Урал), географическая долгота (3 уровня: Западный макросклон и Предуралье, Восточный макросклон, Зауралье), тип убежища (3 уровня: городское здание, загородный дом, пещера (штольня)) и время сбора материала (2 уровня: период зимовки и летний период).

Анализ данных по зимней динамике кровососущей мухи *P. monoceros* выполнен в рамках парадигмы мультимодельного вывода (Hilborn, Mangel, 1997; Burnham, Anderson, 2002; Кшнясев, 2009) – современной альтернативы концепции проверки нулевой гипотезы (Hurlbert, Lombardi, 2009; Кшнясев, 2010).

## **Глава 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)**

В главе приводится краткая история изучения всех обнаруженных групп эктопаразитов рукокрылых (гамазовых клещей, блох, кровососущих мух, клопов). Анализ литературных данных показал, что, несмотря на длительность периода изучения эктопаразитов рукокрылых и давность описания первых известных таксонов, на Урале эктопаразиты рукокрылых к настоящему времени вообще не были изучены.

## **Глава 3. ФАУНА ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ УРАЛА**

На изучаемой территории нами собраны эктопаразиты рукокрылых, принадлежащие 2 классам (Arachnida – паукообразные и Insecta – насекомые), 4 отрядам (Acarina – клещи, Siphonaptera – блохи, Diptera – двукрылые, Hemiptera – клопы), 7 семействам (Spinturnicidae, Macronyssidae, Argasidae, Ixodidae, Ischnopsyllidae, Nycteribiidae, Cimicidae), 12 родам и 26 видам. Самым значительным по числу видов является семейство *Macronyssidae*, представленное в нашем материале 13 видами (50% от общего числа). Из собранных с территории Урала 6652 особей 92% (6100 особей) – гамазовые клещи. Таким образом, в сборах, как по количеству видов, так и по их численности преобладают клещи, среди которых, в свою очередь, превалируют гамазовые.

### **3.1. Аннотированный список находок эктопаразитов**

Приведены аннотированные списки находок эктопаразитов.

### **3.2 Анализ фауны эктопаразитов рукокрылых Урала**

В соответствии с нашими данными, фауна кровососущих эктопаразитов рукокрылых Урала насчитывает 26 видов: 18 видов клещей, в том числе 16 видов гамазовых (включая один ранее не описанный вид), 1 вид аргасовых и 1 вид иксодовых; 8 видов насекомых: 4 – блох, 3 – кровососущих мух и 1 вид клопа.

Фауна эктопаразитов рукокрылых Урала включает 2 голарктических, 13 транспалеарктических, 5 западнопалеарктических и 3 восточнопалеарктических вида. Следовательно, эктопаразитофауна рукокрылых Урала преимущественно представлена транспалеарктическими и западнопалеарктическими видами (в сумме 74%), что обусловлено, прежде всего, распространением летучих мышей – хозяев, среди которых на Урале встречаются исключительно транспалеарктические и западнопалеарктические виды (Орлов, 2000). Для гамазовых клещей – эктопаразитов рукокрылых бывшего СССР М.К. Станюкович также отмечала преобладание транспалеарктических видов (Станюкович, 1993).

Анализ распространения эктопаразитов рукокрылых в меридиональном направлении показывает, что общими для фауны эктопаразитов изучаемой территории являются гамазовые клещи *Spinturnix myoti*, *S. kolenatii*, *Macronyssus corethroproctus*, *M. crosbyi*, *M. ellipticus*, *Ornithonyssus sp.*, кровососущие мухи *Nycteribia kolenatii* и



*Penicillidia monoceros*, блохи *Myodopsylla trisellis* и *Ischnopsyllus hexactena*.

Сравнение территорий Урала с использованием индекса Очаи показало, что наибольший индекс сходства (0,76) наблюдается между Северным и Средним Уралом. Меньшие значения индекса Очаи принимает при сравнении Среднего и Южного Урала (0,74), а также Северного и Южного (0,72). Наблюдаемое изменение эктопаразитофауны в направлении с севера на юг обусловлено, прежде всего, присутствием в сборах со Среднего и Южного Урала гнездово-норовых эктопаразитов с кратковременным питанием (клещей *Argas vespertilionis*, *Ixodes vespertilionis*, *Steatonyssus spinosus*, *S. superans*, *S. periblepharus*, *O. flexus*, клопа *Cimex ex gr. pipistrelli*). Следует отметить, что ядро паразитофауны рукокрылых, формируемое гамазовыми клещами с наибольшими индексами встречаемости и обилия (*Macronyssus corethroproctus*, *M. crosbyi*, *Spinturnix myoti*, *S. kolenatii*), остается неизменным.

Исследование изменения эктопаразитофауны в широтном направлении показало, что индекс Очаи между эктопаразитофаунами рукокрылых Западного макросклона (с Предуральем) и Восточного макросклона (с Зауральем) составляет 0,68, но с учетом собственных и литературных данных по прилегающим территориям, рассчитанный возможный индекс Очаи для макросклонов Уральских гор составляет 0,92. Разница в видовых списках также обусловлена единичными находками клещей и насекомых, основные хозяева которых не обитают или редки на изучаемой территории. Большинство видов эктопаразитов обитают на обоих макросклонах. Только на западном макросклоне обнаружены кровососущая муха *Basilina nattereri* (основные хозяева – ночница Наттерера и поздний кожан, зимующие виды рукокрылых), гамазовые клещи *Macronyssus flavus* (основной хозяин – рыжая вечерница, перелетный вид летучих мышей) и *Steatonyssus periblepharus* (вид, ассоциированный с перелетными рукокрылыми рода *Pipistrellus*). Только на Восточном макросклоне нами был собран аргасовый клещ *Argas vespertilionis*.

Ядро эктопаразитофауны как Западного, так и Восточного макросклонов представлено гамазовыми клещами *Spinturnix myoti* и *Macronyssus corethroproctus*. На Восточном макросклоне в ядро входит также вид *M. crosbyi*, что может быть связано с большей долей ночницы Бранта и северного кожанка (видах, на которых наиболее часто обитает *M. crosbyi*) в сборах с Восточного макросклона по сравнению с Западным. Таким образом, ядро паразитофауны рукокрылых Урала формируется, прежде всего, эктопаразитами зимующих видов, видовой состав которых практически не меняется на изучаемой территории, поэтому эктопаразитофауна Западного и Восточного макросклонов имеет мало различий. Следует также отметить, что из трех видов, находки которых определяют различие макросклонов, два (гамазовые клещи *Macronyssus flavus* и *Steatonyssus periblepharus*) предпочитают в качестве хозяев перелетные виды рукокрылых.

Проведенный статистический анализ распределения эктопаразитов с использованием аппарата GLM демонстрирует, что лучшей (мин. AIC) и легко биологически интерпретируемой моделью признана модель «паразит-хозяин», описывающая обилие видов эктопаразитов спецификой фауны видов хозяев, причем коэффициент сопряженности Пирсона 0,87, характеризует связь «вид паразита × вид хозяина» как сильную.

Сравнение летучих мышей по фауне их эктопаразитов индексом Очаиаи демонстрирует наибольший индекс сходства между ночницами (от 0,60 до 0,68). Также достаточно высокие значения данного индекса наблюдаются между ночницей Брандта и северным кожанком, что во многом объясняется обитанием в смешанных скоплениях (см. выше). Самые меньшие значения индекса Очаиаи получены между прудовой ночницей и северным кожанком, двухцветным кожаном и северным кожанком (0,38 в обоих случаях), а также между двухцветным кожаном и бурым ушаном (0,14).

Таким образом, не выявлено значительных географических различий в фауне эктопаразитов летучих мышей между различными районами Урала. Наибольший вклад в специфику той или иной территории вносит видовой состав хозяев (зимующих видов рукокрылых), который в пределах исследованной части Урала меняется мало. Определенный, но не очень значительный вклад в изменение состава паразитов в пределах региона вносят перелетные виды рукокрылых, которые встречаются реже. Именно они обуславливают обнаруженную разницу в эктопаразитофауне как в широтном, так и в меридиональном направлении.

## **Глава 4. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ УРАЛА**

### **4.1 Паразито-хозяинные отношения клещей и рукокрылых различных экологических групп**

Большинство видов рукокрылых умеренных и северных широт совершает миграции, связанные со сменой летних убежищ и наоборот. П. П. Стрелков (1970) выделял две группы летучих мышей: оседлые и перелетные. Первые совершают непродолжительные миграции весной из мест зимовок к местам летних убежищ, а осенью – обратно, вторым же свойственны длительные меридиональные перелеты, поскольку зимовки видов этой группы располагаются, как правило, на значительном удалении (до 1,5 тысяч км) от мест летних убежищ. Данные группы достаточно экологически обособлены и предпочитают разные типы убежищ. Оседлые виды рукокрылых принято относить к так называемым «пещерным» (троглофильным) видам, поскольку в качестве зимних и, зачастую, летних убежищ они предпочитают пещеры. Находки перелетных видов в пещерах единичны, поэтому в европейской литературе их принято называть дендрофильными. Основными местообитаниями данных рукокрылых являются дупла, чердаки, трещины и расщелины скал и т.п.

Ядро эктопаразитофауны оседлых видов Северной Евразии представлено постоянными эктопаразитами родов *Spinturnix* и *Macronyssus*, что согласуется с данными Дусбабека (1972), Хайтлингера (1978а, 1978б), Станюкович (1993). Каждый из этих родов реализует свою стратегию переживания зимовки.

Жизненный цикл клещей рода *Spinturnix* сопряжен с жизненным циклом их хозяев, что ранее было показано для гамазового клеща *Spinturnix andegavinus* (Lučan, 2006) и других видов данного рода (Deunff, Becournu, 1981; Estrada-Pena et al., 1991).

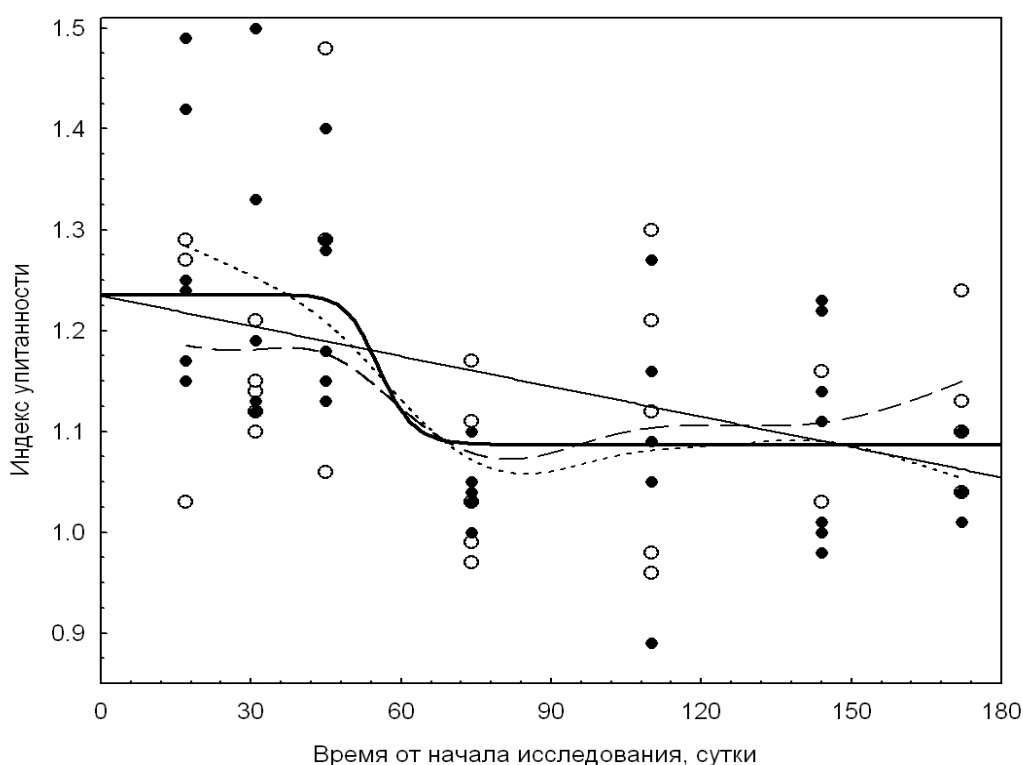
Жизненный цикл видов рода *Macronyssus* имеет ряд существенных отличий от жизненного цикла видов рода *Spinturnix*. Процесс размножения видов рода *Macronyssus* происходит в течение всего лета, его начало совпадает с периодом размножения хозяев, однако, в отличие от спинтурницид, у которых размножение угасает по мере взросления хозяев-сеголеток, и к осени беременные и неполовозрелые особи практически не встречаются, у клещей *Macronyssus* доля преимагинальных стадий не уменьшается на протяжении всего лета.

В отличие от зарубежных исследователей (Dusbabek, 1972; Reisen et al., 1976; Haitlinger, 1978; Haitlinger, Lupicki, 2008) нами в течение зимовки не было найдено ни одной размножающей самки, а падение количества протонимф не сопровождалось увеличением числа взрослых особей, из чего следует, что ни размножение, ни развитие клещей рода *Macronyssus* на зимовках рукокрылых в уральских пещерах не происходит. Можно предположить, что возможность клещей рода *Macronyssus* размножаться в период гибернации хозяев лимитирована температурой убежищ: в пещерах Северного Урала она не превышает +5° С, в то время как большинство пещер и штолен Центральной и Южной Европы характеризуются более теплыми условиями: +8°...+10°С и выше. При этом, по нашим данным, распределение клещей по зимующим рукокрылым неравномерно и связано с упитанностью хозяев – более упитанные особи несут большее количество эктопаразитов (Орлова и др., 2012).

Как встречаемость, так и обилие *M. corethroproctus* на протяжении зимовки хозяев значительно снижается. К периоду распада зимующей колонии численность *M. corethroproctus* достигает своего минимума (ИВ=50%, ИО=2,3). Эти данные вполне согласуются со сведениями по гамазовому клещу *M. crosbyi* в США (Reisen et al., 1976). Резкое падение среднего количества клещей *M. corethroproctus* на одну зараженную особь хозяина, вероятно, может быть объяснено грумингом, интенсивность которого возрастает в период спаривания прудовой ночницы, и/или специфическими физиологическими процессами, происходящими при наступлении гибернации. Наиболее резкое падение упитанности прудовой ночницы в декабре может быть сопоставлено с предполагаемым периодом спаривания, сопровождаемого значительными энергетическими затратами.

До спаривания летучие мыши находятся в состоянии не очень глубокого сна. После спаривания рукокрылые перемещаются в более прохладную часть пещеры, занимая трещины и микроукрытия и погружаясь в гибернацию.

Априорно можно предположить, что поскольку большую вероятность пережить зимовку имеют наиболее упитанные особи прудовой ночницы, то, выбирая их в качестве хозяев, эктопаразит мог бы обеспечить себе более высокие шансы выжить. Поэтому наблюдаемая положительная корреляция ( $r=0.45$ ,  $t(65)=4.0$ ,  $p<0.0002$ ) численности клеща *M. corethroproctus* с индексом упитанности хозяев была ожидаема. Однако, поскольку в ходе зимовки упитанность хозяина также снижается, то такая «параллельная» динамика двух переменных может порождать ложные (кажущиеся) корреляции и критически сказываться на оценке коэффициентов регрессии (мультиколлинеарность) (рис. 1).



самцы – точки, самки – кружки, короткий и длинный штрих – сглаживание  
взвешенными наименьшими квадратами  
линейная (тонкая линия,  $y = 1.23 - 0.001x$ ) и нелинейная регрессия (жирная линия,  $y = (1.09 + 0.15) / (1 + (x/55.71)^{16.23})$ )

Рисунок 1 – Динамика упитанности особей прудовой ночницы в период зимовки

Вопреки данным европейских авторов, наш анализ не выявил значимой связи зараженности клещом *M. corethroproctus* и пола прудовой ночницы, однако отметим, что все 5 особей, собранные в разное время зимовки, но несущие максимальное для своей выборки количество клещей (до 409), были самками. Но эти же самки имели индекс упитанности выше среднего, поэтому мы не можем однозначно утверждать,

что их многократно более высокая зараженность связана только с полом. С другой стороны, существуют данные (Zahn, Rupp, 2004) о том, что в летний период численность клещей *Macronyssidae* зависит от пола и возраста, но не связана с упитанностью хозяина.

Таким образом, очевидно, размножение клещей рода *Macronyssus* происходит в течение всего года и не приурочено к периоду размножения и лактации хозяев. Полученные нами данные в целом совпадают с закономерностями, описанными европейскими и американскими исследователями, однако на территориях, где температура зимних убежищ приближается к  $+10^{\circ}$  С и выше, размножение эктопаразитов на зимовках происходит, в то время как в пещерах Урала, где температура в зимние месяцы существенно ниже (не более  $+4^{\circ}$  С), клещи интенсивно плодятся перед зимовкой (сентябрь – октябрь), после чего размножение прекращается до окончания гибернации (апрель – май). В течение зимовки суперпопуляции клещей рода *Macronyssus* представлены преимущественно протонимфами. Возможно, именно высокая продолжительность и низкая температура мест зимовок рукокрылых на изучаемой территории обуславливает предпочтение эктопаразитами наиболее упитанных особей, которые имеют большие шансы пережить гибернацию, чем менее упитанные.

#### **4.2 Паразито-хозяйинные отношения кровососущих мух и рукокрылых**

Наши исследования позволили детально изучить особенности взаимоотношений двух видов кровососущих мух семейства *Nycteribiidae* (*P. monoceros* и *Nycteribia kolenatii*) с рукокрылыми-хозяевами, характеризующие их как виды с разными экологическими стратегиями. Также анализ сделанных ранее находок эктопаразитов (Нурка, 1969; Медведев и др., 1991; Полканов, Медведев, 1997) позволил переопределить видовую принадлежность хозяев (Орлова и др., 2013) и уточнить их ареалы.

Полученные нами данные по Уральскому региону позволяют уточнить видовую специфичность *P. monoceros*. Большинство находок этих мух (130 из 133, то есть более 95%) на Урале сделано на прудовой ночнице, причем данная территория является экологическим центром ареала *M. dasycneme*. Муха *P. monoceros* явно тяготеет к данному хозяину даже в условиях смешанных скоплений с высокой скученностью (Смолинская пещера, Аракаевская пещера, Чертово городище), находки этого паразита на водяной ночнице крайне редки. Наши данные по территории Северной Польши также свидетельствуют, что *P. monoceros* в качестве хозяина предпочитает прудовую ночницу. Однако на территории Западной и Центральной Европы, где *M. dasycneme* редка и не формирует крупных колоний, а также на территории Восточной Сибири и Дальнего Востока, где она не встречается, *P. monoceros*, согласно литературным данным (Modi, 1979; Медведев и др., 1991), паразитирует на других видах рода *Myotis*, прежде всего водяной ночнице (Европа) и его виде-двойнике – восточ-

ной ночнице (Азия). Ряд европейских авторов даже указывали именно водяную ночницу в качестве основного хозяина данного паразита (Hutson, 1984; Rupp, 1999). Среди хозяев *P. monoceros* в Азиатской части России отмечается также ночница Наттерера (Медведев и др., 1991).

Таким образом, по-видимому, основным хозяином *P. monoceros* следует считать прудовую ночницу, однако ее находки на других видах и на значительном удалении от границ ареала хозяина (Дальний Восток России и Япония) свидетельствуют, что на территориях, где *M. dasycneme* редка, *P. monoceros* приобретает способность паразитировать и на других видах рода *Myotis*, однако, по-видимому, с меньшим репродуктивным успехом.

Наблюдаемая у *Penicillidia monoceros* пластичность специфичности по отношению к хозяину, как показывают наши данные, не свойственна *Nycteribia kolenatii*, которая встречается только в пределах ареала водяной ночницы.

Исторически водяную ночницу объединяли с восточной из-за высокого морфологического сходства, и на протяжении многих лет считали одним видом. Таким образом, до начала XXI века водяная ночница описывалась как транспалеарктический вид, ареал которого простирается от Атлантики до побережья Тихого океана (Млекопитающие..., 1963; Matveev et al., 2005).

На территории бывшего СССР исследованиями паразито-хозяинных связей водяной ночницы и кровососущих мух занимались Г.В. Фарафонова (Медведев и др., 1991; Фарафонова, Мазинг, 1984) и А.Ю. Полканов (Полканов, Медведев, 1997). Их данные свидетельствовали, что специфической для этого хозяина кровососущей мухой является *Nycteribia kolenatii* (Theodor et Moscona, 1954), причем эта специфика сохраняется на территории Западной и Центральной Европы, в Прибалтике и в Европейской части России. Информация по Уралу и Западной Сибири долгое время отсутствовала, однако в сборах с территории Восточной Сибири и Дальнего Востока *Nycteribia kolenatii* отсутствует, а специфическими кровососками водяной (как считали на тот момент специалисты) ночницы становятся *Nycteribia quasiocellata* (Theodor, 1966) и *Basilisa rybini* (Hurka, 1969) (Медведев и др., 1991). Аналогичная ситуация была описана и на территории Казахстана (Полканов, Медведев, 1997), в западной части которого (пойма р. Урал) с водяной ночницы была снята *Nycteribia kolenatii*, а в восточной части (Зайсанская котловина, Казахстанский Алтай) – *Nycteribia quasiocellata* и *Basilisa rybini*. Факт резкой смены эктопаразитофауны на протяжении ареала одного и того же вида хозяина исследователями не объяснялся.

Однако проведенные морфологические исследования (Kruscor, 2004) показали неоднородность вида *M. daubentonii* s. lato, а дальнейший генетический анализ позволил отнести ночниц с территории Центральной и Восточной Сибири (Алтайский Край, Республика Бурятия, Республика Горный Алтай, Республика Тыва) и Дальнего Востока (Приморский край) к отдельному виду *Myotis petax*, выделив его из состава

*Myotis daubentonii* (Matveev et al., 2005).

Поскольку мухи семейства Nycteribiidae часто характеризуются высокой степенью специализации (Dick, Patterson, 2006), присутствие в сборах того или иного их вида может свидетельствовать и о видовой принадлежности рукокрылого-хозяина. С этих позиций нами были переопределены сборы из восточной части ХМАО. Фауна никтерибиид 18 ночниц, отловленных близ пос. Корлики включала только *N. quasio-cellata* и *B. rybini*, то есть виды, свойственные *M. petax* из сборов с Дальнего Востока (Медведев и др., 1991). На этом основании упомянутые зверьки были предварительно отнесены нами к восточной, а не к водяной ночнице. Правильность нашего переопределения была подтверждена последующим краниометрическим исследованием летучих мышей – хозяев никтерибиид. Сравнение черепов зверьков из пос. Корлики с черепами *M. daubentonii* и *M. petax* из различных частей ареалов этих видов показало однозначную их принадлежность ко второму виду.

Поскольку данные сборы кровососущих мух позволили уточнить ареалы летучих мышей, на сегодняшний день мы можем предположить, что восточная граница ареала водяной ночницы проходит по территории Ханты-Мансийского автономного округа, а местом локализации самых восточных находок следует считать пос. Ягодный. Вероятно, по территории Казахстана также проходит восточная граница *M. daubentonii*, и особи, отловленные Полкановым в Зайсанской котловине, принадлежат *M. petax*.

Таким образом, поскольку как хозяин – водяная ночница, так и его паразит – *Nycteribia kolenatii*, не встречаются за пределами восточной границы ареала (пос. Ягодный (Западная Сибирь) и пойма р. Урал. (Западный Казахстан)), можно утверждать, что *Nycteribia kolenatii* – монофаг, основным прокормителем которого на всем протяжении его ареала является только водяная ночница.

Следовательно, *Penicillidia monoceros* и *Nycteribia kolenatii* реализуют две различные стратегии специфичности по отношению к хозяевам.

#### **4.2.1 Распределение кровососущих мух по хозяевам в период зимовки**

Для выявления закономерностей предпочтений кровососущих мух *P. monoceros* в отношении физиологических параметров хозяев (пол, упитанность и т.д.) проведен статистический анализ, результаты которого свидетельствуют, что главным фактором, в соответствии с которым происходит распределение кровососущих мух *Penicillidia monoceros* по зимующим прудовым ночницам, является пол хозяина. Данная закономерность описана для многих видов кровососущих мух и эктопаразитов других таксономических групп (Christe et al., 2000; Dick, Patterson, 2006; Lourenço, 2008; Lourenço, Palmeirim, 2008) и объясняется тем, что обитание на самках позволяет впоследствии переселиться на детенышей, которые имеют более низкий иммунный статус (Grossman, 1985), в меньшей степени способны к грумингу (Christe et al., 2000), а тонкая кожа ювенильных особей облегчает кормление эктопаразитов

на них (Marshall, 1981).

### 4.3 Сравнительный анализ зараженности эктопаразитами различных видов рукокрылых

Рукокрылые-хозяева в неодинаковой степени заражены эктопаразитами. Наиболее зараженным видов, по нашим данным, является прудовая ночница, для которой паразитарный груз принимает максимальное значение при практически 100%-ной зараженности. Наибольший вклад в зараженность прудовой ночницы вносят гамазовые клещи *S. myoti* (ИО 2,9) и *M. corethroproctus* (ИО 35,5), никтерибиида *P. monoceros* (ИО 1,0), а также блоха *M. trisellis* (ИО 1,1). На прудовой ночнице обнаружено максимальное разнообразие эктопаразитов (14), из которых 2 являются специфичными для данного вида (*M. corethroproctus* и *P. monoceros*) и 2 – специфичными для ночниц (*S. myoti* и *M. trisellis*).

Следующим по зараженности выступает северный кожанок, который заражен преимущественно гамазовыми клещами *S. kolenatii* (ИО 3,5) и *M. crosbyi* (ИО 2,1). На северном кожанке паразитирует 11 видов эктопаразитов, среди которых только один является специфичным для данного хозяина (*Spinturnix kolenatii*).

Примерно в такой же степени, как и северный кожанок, заражена эктопаразитами водяная ночница, наибольший вклад в зараженность которой вносят гамазовые клещи *S. myoti* (ИО 2,0) и *M. diversipilis* (ИО 0,7), а также никтерибиида *N. kolenatii* (ИО 2,1). На водяной ночнице паразитирует 10 видов эктопаразитов, из них два (*M. diversipilis* и *N. kolenatii*) являются видоспецифичными, два (*S. myoti* и *M. trisellis*) – характерными для ночниц.

В меньшей степени заражен эктопаразитами двухцветный кожан. Наибольший вклад в зараженность вносят *Argas vespertilionis* (ИО 1,0), *Steatonyssus spinosus* (ИО 1,9) и *S. superans* (ИО 0,4). На двухцветном кожане паразитирует 10 видов эктопаразитов, среди которых специфичным является только один – *Ischnopsyllus obscurus*.

Среди ночниц Брандта каким-либо эктопаразитом заражены чуть более трех четвертей собранных особей, паразитарный груз сравнительно невысок. Наиболее существенный вклад в зараженность вносят гамазовые клещи *S. myoti* (ИО 0,8), *M. crosbyi* (ИО 1,0), *M. charushnurensis* (ИО 0,1), а также блохи *M. trisellis* (ИО 0,1) и *I. hexactena* (ИО 0,1). На ночницах Брандта обнаружено 10 видов эктопаразитов, специфичными для ночниц являются два: *S. myoti* и *M. trisellis*.

Бурый ушан имеет как наименьшую зараженность, так и несет наименьшее среди изученных видов количество эктопаразитов. Наибольший вклад в зараженность бурого ушана вносят гамазовые клещи *Spinturnix plecotinus* (ИО 2) и *M. crosbyi* (ИО 0,7).

## Глава 5. ОЦЕНКА ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ

Приведены данные по эпидемиологическому значению изученных групп арт-



ропод. Отмечено, что экологическая обособленность рукокрылых обусловила ограниченную возможность передачи трансмиссивных инфекций человеку через эктопаразитов, однако полностью исключить ее нельзя, поскольку совместное использование убежищ рукокрылыми и грызунами может быть фактором обмена возбудителями между ними с последующей возможностью передачи данных инфекций и человеку. Кроме того, одним из следствий антропогенного воздействия ряд ученых (С.А. Беэр, 2004) называет включение человека в новые паразитарные системы. Еще один фактор, увеличивающий опасность переноса инфекций эктопаразитами рукокрылых – изменения климата. Случайные заносы видов, ранее описанных для существенно более теплых регионов, возможно, связаны с происходящим потеплением и увеличением среднезимних температур.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кратко описаны основные результаты работы, охарактеризовано изменение ядра эктопаразитофауны изучаемого региона в широтном и меридиональном направлениях. Обсуждены различия в зараженности рукокрылых-хозяев, принадлежащих различным экологическим группам, а также различия кровососущих мух-никтерибииид по степени видовой специфичности в отношении летучих мышей.

## ВЫВОДЫ

1. Фауна эктопаразитов рукокрылых Урала представлена 26 видами 12 родов 7 семейств 4 отрядов 2 классов (*Arachnida* и *Insecta*) членистоногих. Впервые для данной территории обнаружено 24 вида эктопаразитов. Почти  $\frac{3}{4}$  фауны эктопаразитов рукокрылых Урала составляют транспалеарктические и западнопалеарктические виды. Постоянными являются 10 видов (гамазовые клещи родов *Spinturnix* и *Macronyssus*), гнездово-норовыми с кратковременным питанием – 9 видов (гамазовые клещи родов *Steatonyssus* и *Ornithonyssus*, а также клоп *C. ex gr. pipistrelli*), временными эктопаразитами с длительным питанием – 7 видов (3 вида кровососущих мух и 4 вида блох).

2. Видовой состав эктопаразитов обусловлен таксономической принадлежностью рукокрылых, а также их экологическими особенностями, и в пределах региона меняется мало. Увеличение числа видов эктопаразитов на южном Урале обусловлено увеличением числа видов хозяев, главным образом за счет перелетных видов рукокрылых (рыжая вечерница *Nyctalus noctula* и лесной нетопырь *Pipistrellus nathusii*), чье обитание на Северном и Среднем Урале лимитировано дальностью сезонных перелетов.

3. Постоянные эктопаразиты (виды родов *Macronyssus* и *Spinturnix*) в большей степени свойственны зимующим видам, большинство из них моно- либо олигофаги. Гнездово-норовые эктопаразиты с кратковременным питанием (прежде всего, виды рода *Steatonyssus*) предпочитают в качестве хозяев перелетные виды рукокрылых. Кровососущие мухи в исследуемом регионе паразитируют исключительно на зи-

мующих видах рукокрылых, преимущественно ночницах.

4. Жизненный цикл гамазовых клещей рода *Spinturnix* сопряжен с циклом его хозяев – зимующих видов рукокрылых: размножение происходит только в летних убежищах и наиболее интенсивно протекает в период размножения и лактации летучих мышей. На протяжении зимовки вид не размножается и представлен только стадией имаго. Гамазовые клещи рода *Macronyssus* размножаются только в летних убежищах, но на протяжении всего пребывания в них рукокрылых (с мая по сентябрь). По всей видимости, очень интенсивно процесс размножения происходит перед началом зимовки, в течение которой виды рода *Macronyssus* на изучаемой территории не размножаются и представлены почти исключительно неполовозрелыми особями (протонимфами). На зимовке клещи *M. corethroproctus* предпочитают в качестве хозяев наиболее упитанных особей летучих мышей.

5. В связи с экологической обособленностью рукокрылых возможность передачи трансмиссивных инфекций от рукокрылых к человеку через эктопаразитов существенно ограничена, однако не исключена. Необходимо дальнейшее изучение роли совместного использования помещений рукокрылыми, грызунами и человеком в обмене эктопаразитами и передаче таким образом возбудителей опасных инфекций.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Orlova M. Ectoparasite associations of bats from the Urals (Russia) // *Hystrix: Italian Journal of Mammalogy*. 2011. Vol. 22, N1. P. 105-110.

2. Орлов О.Л., Орлова М.В. Рукокрылые природного парка «Оленьи ручьи» и их эктопаразиты // *Вестн. Удмурт. ун-та*. 2010. Вып. 3. С. 40-43.

3. Орлова М.В., Капитонов В.И., Григорьев А.К., Орлов О.Л. Эктопаразиты рукокрылых Удмуртской республики // *Вестн. Удмурт. ун-та*. 2011. Вып. 2. С. 134-138.

4. Орлова М.В., Орлов О.Л. Эктопаразиты прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Voie, 1825) (Chiroptera, Vespertilionidae) на Урале // *Евразият. энтомол. журн*. 2011. Т. 10, вып. 4. С. 517-521.

5. Орлова М.В., Орлов О.Л., Кшнясев И.А. Динамика численности паразитического гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1825) в период зимовки хозяина – прудовой ночницы (Voie, 1825) // *Экология*. 2012. С. 303-307.

В других изданиях:

6. Винарская Н.П., Орлова М.В. Эктопаразиты прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Voie, 1825) и двухцветного кожана *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758 non Schreber, 1775) Среднего Урала // *Научный диалог*. 2012. №2: Биология. Экология. Естествознание. Науки о Земле. Екатеринбург. С. 23-30.

7. Орлова М.В., Первушина Е.М. Эктопаразиты рукокрылых Среднего Урала // *Plecotus et al*. 2010. №13. С. 83-87.

8. Орлова М.В. К фауне эктопаразитов рукокрылых Урала // Паразиты Голарктики: материалы всемир. симп. Петрозаводск. 2010. С. 66-68.

9. Орлова М.В. Первые сведения о видовом составе эктопаразитов рукокрылых Урала // Актуальные вопросы современной медицинской науки и здравоохранения: материалы 65-й Всерос. науч.-практич. конф. молодых ученых и студентов с междунар. участием. Екатеринбург, 2010. С. 350-351.

10. Орлова М.В. Эктопаразиты прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* (Voie, 1825), Chiroptera) на Урале // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке: материалы междунар. науч. конф.: СПб, 2011. С.123.

11. Орлова М.В., Кшнясев И.А., Орлов О.Л. Пространственная динамика фауны эктопаразитов рукокрылых Урала: анализ в условиях разреженности данных // Актуальные проблемы современной териологии: тез. докл. (18-22 сент. 2012 г., Новосибирск). Новосибирск, 2012 г. С. 201.

12. Орлова М.В., Орлов О.Л. Взаимное влияние эктопаразитов разных экологических групп при совместном проживании хозяев (на примере рукокрылых) // Актуальные проблемы современной териологии: тез. докл. (18-22 сент. 2012 г., Новосибирск). Новосибирск, 2012 г. С. 202 с.

13. Орлов О.Л., Орлова М.В. Роль мезо- и микрорельефа в формировании фауны рукокрылых Урала и Западной Сибири // Горные экосистемы и их компоненты: материалы IV Международной конференции, посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхаз. гос. ун-та. Нальчик, 2012. С. 73-74.

14. Orlova M., Korallo-Vinarskaya N., Orlov O. First data about the ectoparasites of the bats of the Urals region // Bat Biology and Infection Diseases: abstracts of 2nd International Berlin Bat Meeting. Berlin, 2010 P. 66.

15. Orlov O., Orlova M. Occurrence of bat ectoparasites in the Urals // Abstracts of the 15th International bat research conference. Prague, 2010. P. 241-242.

---

Подписано в печать 25.12.2012 г. Формат 60x84 1/16

Усл. п.л. 1. Тираж 120 экз. Заказ № \_\_\_\_\_

---