

## МОКРЕЦЫ РОДА *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) И ИХ РОЛЬ В РАСПРОСТРАНЕНИИ БЛЮТАНГА И БОЛЕЗНИ ШМАЛЛЕНБЕРГА В РОССИИ

(обзор)

А.В. СПРЫГИН<sup>1</sup>, О.А. ФЕДОРОВА<sup>2</sup>, Ю.Ю. БАБИН<sup>1</sup>, А.В. КОНОНОВ<sup>1</sup>,  
А.К. КАРАУЛОВ<sup>1</sup>

Кровососущие мокрецы рода *Culicoides* играют важную роль в трансмиссии арбовирусных инфекций животных и человека. Блютанг и болезнь Шмалленберга — арбовирусные инфекции жвачных животных, основными переносчиками которых служат кровососущие насекомые рода *Culicoides*, представленные на территории Российской Федерации более чем 80 видами (В.М. Глухова, 1989) и распространенные практически во всех ландшафтно-климатических зонах, включая районы Крайнего Севера. Разнообразие мест выплода в виде многочисленных водоемов, лужиц, болотистых участков, а также лесная подстилка с гниющими растительными остатками создает благоприятные условия для развития этих насекомых. Беспрецедентное распространение вируса блютанга (РНК-содержащий вирус рода *Orbivirus* семейства *Reoviridae*) в Европе (6 серотипов в 12 странах Евросоюза с 1998 года) (B.V. Purse et al., 2005), а также вспышки эмерджентной болезни Шмалленберга (B. Hoffman et al., 2012), вызываемой неизвестным ранее вирусом (предварительно отнесен к роду *Orthobunyavirus* семейства *Bunyaviridae*), причинами которых стало потепление климата, заставили по-новому взглянуть на эпизоотологию и эпидемиологию арбовирусных инфекций, переносимых кровососущими мокрецами *Culicoides*. Накапливаются данные, свидетельствующие о необходимости в постоянном, более глубоком анализе и обновлении сведений по экологическим характеристикам и биоразнообразию этих насекомых — векторов трансмиссивных инфекций крупного рогатого скота. В настоящее время систематическое изучение ареалов и плотности популяции основных переносчиков трансмиссивных инфекций на территории Российской Федерации, к сожалению, не проводится или проводится, но в рамках узких исследований и только в некоторых регионах, что значительно затрудняет оценку риска заноса и распространения трансмиссивных инфекций в современных условиях. Нами предпринята попытка обобщить доступные в настоящее время материалы публикаций по мокрецам и рассмотреть их роль в качестве элемента системы «вирус—вектор» в климатических условиях России. В работе приведены данные о видовом разнообразии мокрецов рода *Culicoides* по регионам, затронут вопрос об экологических свойствах насекомых в зависимости от природно-климатических особенностей мест обитания, а также рассматриваются эндогенные механизмы взаимодействия вируса и переносчика. На основе обобщенных данных о механизмах перемещения и трансмиссии обсуждается возможность заноса и сохранения вируса у местного поголовья на территории Российской Федерации.

Ключевые слова: мокрецы, *Culicoides*, векторы, видовое разнообразие, арбовирусные инфекции, блютанг, болезнь Шмалленберга.

Мокрецы (сем. *Ceratopogonidae*) — самые мелкие (1-4 мм) кровососущие двукрылые насекомые комплекса «гнус», который включает также слепней (сем. *Tabanidae*), комаров (сем. *Culicidae*), мошек (сем. *Simuliidae*) и москитов (сем. *Phlebotomidae*). Характерная особенность большинства видов мокрецов заключается в наличии на крыльях рисунка — нескольких темных пятен на светлом фоне или светлых пятен на темном фоне. В основном они представлены только одним родом *Culicoides*, виды которого относятся к кровососущим. В мировой фауне насчитывается более 1000 видов мокрецов, на территории бывшего СССР — 130, России — более 80 (1), в Сибири и на Дальнем Востоке — 68 (2).

В Предуралье (Пермское Прикамье), где исследования проводились с 1960-1969 годов, в семи административных районах выявлены виды рода *Culicoides* и один вид из рода *Forcipomium*: *C. obsoletus*, *C. okumansis*, *C. scoticus*, *C. pulicaris*, *C. grisescens*, *C. pallidicornis*, *C. subfascipennis*, *C. fascipennis*, *C. cubitalis*, *C. stigma*, *C. helveticus*, *C. parroti*, *C. ve-*

xans, *C. custans*, *C. letifrontis*, *C. nubeculosus*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. pectipennis*, *C. odibilis*, *C. simulator*, *C. ibericus*, *Culicoides* sp. nov., *Forcipomyia (La-siohelea) sibirica* (3). Из них массовым видом был *C. obsoletus*, за которым следовал *C. pallidicornis*. Мокрецы встречаются в Предуралья повсеместно. Многочисленные водоемы и влажная лесная подстилка с гниющими растительными остатками благоприятствуют развитию этих насекомых. Лет взрослых насекомых длится 4,0-5,5 мес (с мая по октябрь) с двумя максимумами пика численности — во второй половине июня и в середине августа.

В Красноярском крае кровососущие мокрецы представлены 14 видами: *C. sinanoensis*, *C. sanguisuga*, *C. filicinus*, *C. chiopterus*, *C. pulicaris*, *C. fagineus*, *C. griseus*, *C. odibilis*, *C. subfascipennis*, *Culicoides* sp. nov. (gr. *minutissimus*), *C. riethi*, *C. stigma*, *C. helveticus*, *Forcipomyia sibirica* (4), на юге Тюменской области — 17 видами: *C. obsoletus*, *C. chiopterus*, *C. gornostaevae*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. impunctatus*, *C. griseus*, *C. reconditus*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. manchuriensis*, *C. nubeculosus*, *C. stigma*, *C. helveticus*, среди которых *C. punctatus* — самый многочисленный (5).

В подзоне южной тайги Томской области выявлены 34 вида, из них массовыми были *C. griseus*, *C. pulicaris*, *C. obsoletus* и *C. chiopterus*. В лесостепной зоне Новосибирской области описаны 17 видов: *C. obsoletus*, *C. chiopterus*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. griseus*, *C. reconditus*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. stepicola*, *C. vexans*, *C. variifrons*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. sphagnumensis*, *C. manchuriensis*, *C. nubeculosus*, *C. riethi* (2, 6, 7). Наиболее многочисленными видами в местах выплода оказались *C. riethi*, *C. circumscriptus* и *C. salinarius*.

Западная Сибирь богата речной системой и это благоприятные условия для размножения насекомых.

В публикации 1969 года о фауне мокрецов в северных районах Сибири в зоне лесотундры описаны 11 видов: *C. obsoletus*, *C. pulicaris*, *C. impunctatus*, *C. fascipennis*, *C. sensillatus*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. manchuriensis*, *C. sibiricus*, *C. riethi*, *C. helveticus*. Наиболее многочисленными были *C. circumscriptus*, *C. riethi*, *C. salinarius*, другие виды встречались в небольшом количестве (6). Проведенные исследования показали, что районы обследований различаются по климатическим и ландшафтным особенностям. Например, в районах Крайнего Севера почти вся территория Магаданской области находится в зоне вечной мерзлоты. По результатам изучения фауны и экологии мокрецов в Магаданской области в 1966-1969 годах зарегистрировали семь видов — *C. stigma*, *C. helveticus*, *C. pulicaris*, *C. griseus*, *C. obsoletus*, *C. okumensis*, *C. fascipennis*, из них доминирующим видом был *C. pulicaris* (7). Его преобладание над всеми другими типично для районов с суровым климатом (6, 8). Лет мокрецов в области начинается в первой декаде июля и продолжается в среднем 2,5 мес. Численность мокрецов невысока.

На Таймыре мокрецы малочисленны и регистрируются единично, поэтому считаются малозначимыми представителями гнуса. Их распространение зависит от абиотических факторов (8). Так, в горной тундре и горной тайге их не наблюдают. В равнинной тундре они встречаются в жаркое и раннее лето (в 1967 году регистрировались единично только в первой половине июля), а в более прохладные сезоны отсутствуют. В лесотундре мокрецов также наблюдают не ежегодно, а только в наиболее теплые годы (8).

Исследования в Республике Саха (ранее Якутская АССР) выявили

11 видов мокрецов. Массовыми были два — *C. pulicaris* и *C. fascipennis*, тогда как *C. grisescens*, *C. obsoletus*, *C. actoni* (*okumensis*), *C. stigma*, *C. helveticus*, *C. simulator*, *C. subfascipennis*, *C. circumscriptus*, *C. manchuriensis* малочисленны (9, 10). Лет мокрецов продолжается в течение 1,5 мес. Первые мокрецы появляются во II декаде июля, интенсивный лет наблюдается в августе.

В 1967 году при обследованиях на северо-востоке Сибири (пос. Марково Чукотского национального округа) обнаружили шесть видов кровососущих мокрецов. Один вид (*C. pulicaris*) был массовым, а остальные (*C. grisescens*, *C. obsoletus*, *C. fascipennis*, *C. okumensis*, *C. stigma*) — немногочисленными (6).

Обобщая данные литературы, отражающие проведенные ранее исследования мокрецов в северных районах Сибири, можно сделать следующие выводы. Крайний Север до сих пор остается в этом отношении слабо изученным. Видовой состав мокрецов находится в более тесной зависимости от широты местности, чем их численность. Последняя подвержена значительным колебаниям под влиянием климатических особенностей и гидрологического режима местности.

В публикации 1987 года А.Г. Мирзаева (11) уточняет границы распространения массовых видов кровососущих мокрецов в Сибири и на Дальнем Востоке. Представлены данные о мокрецах шести подродов. Видами подрода *Avaritia*, встречающимися на территории Западной Сибири (в частности, в южной тайге Приобья), названы *C. dobyi*, *C. obsoletus*, *C. gomostaevae*, *C. sinanoensis*, *C. chiopterus*. Вид *C. okumensis* (= *C. actoni*) обозначен как представитель дальневосточной фауны и Алтая. Проанализировав публикацию, можно сделать выводы о распространении и межландшафтной приуроченности видов (это касается ареала таких массовых видов, как *C. grisescens*, *C. obsoletus* и *C. okumensis*).

Видовой состав и распространение кровососущих мокрецов в Сибири и на Урале изучены недостаточно, а имеющиеся данные весьма скудны. Это можно объяснить трудностями исследования этих насекомых, их мелкими размерами, рассредоточенностью мест выплода.

Что касается европейской части России, то сведения о кровососущих мокрецах рода *Culicoides* представлены фрагментарно и только для единичных регионов. Так, на территории Республики Коми подробные фаунистические исследования кровососущих мокрецов проводились в 1969 году (12) в лесотундре и таежной зоне. Основными методами учета, используемыми исследователями, служили сбор на себе и животных. В Республике Коми обнаружено 19 видов мокрецов рода *Culicoides*: *C. pulicaris*, *C. grisescens*, *C. fagineus*, *C. impunctatus*, *C. obsoletus*, *C. chiopterus*, *C. stigma*, *C. helveticus*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. cubitalis*, *C. cunctans*, *C. carjalaensis*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. machardy*, *C. simulator*, *C. odibilis* (12). Наиболее массовыми видами были *C. pulicaris* (особенно *C. pulicaris pulicaris*), *C. grisescens*, группа *obsoletus* и группа *fascipennis*.

Авторы отмечали, что лет мокрецов в тайге начинается в I декаде июня и продолжается до выпадения снега (начало или конец октября) и состоит из двух пиков. Первыми вылетают и нападают *C. obsoletus*, *C. chiopterus*, *C. stigma*, *C. fascipennis* — весенние и раннелетние виды. В начале июля появляются *C. pulicaris*, *C. subfascipennis*, *C. impunctatus*, *C. pallidicornis*, единично *C. grisescens*. Последний вид в массе напал в конце июля. Первый пик численности приходится на конец июня и обусловлен развитием мокрецов из группы *obsoletus*, второй (гораздо больше перво-

го) — на II и III декады августа и связан с *C. pulicaris*. В сентябре численность кровососов уменьшается, но нападения продолжаются до середины октября. Массовые виды осенью — *C. pulicaris* и *C. grisescens*, в некоторые годы — группа *obsoletus*.

В лесотундре наибольшая численность мокрецов наблюдалась в III декаде июля с наступлением полярных сумерек. В этот период, как и в тайге, нападение может идти по первому или второму типу в зависимости от ночных температур. Первый тип суточного ритма характеризуется численно высоким нападением вечером, в течение всей ночи и утром. Днем нападение прекращается из-за угнетающего действия сильного освещения. Первый тип суточного ритма возможен в том случае, когда температура в течение ночи держится в зоне оптимума. В этот же период суточный ритм может носить другой характер. Второй тип суточного ритма характеризуется тем, что после дневного угнетения наступает вечерний максимум, однако падение температуры к ночи вызывает прекращение лета (хотя освещение в течение ночи оптимальное), который затем с повышением температуры возобновляется и переходит в утренний максимум. Дальнейшее усиление света и повышение температуры вызывают дневное отсутствие нападения. В сезоны, когда ночью наступает темнота, в зависимости от сочетания освещенности и температуры возможны два типа суточного ритма. Существенное отличие суточного ритма насекомых в лесотундре от таежного заключается в довольно высокой интенсивности дневного нападения. В августе ночи становятся темными, из-за чего ночные нападения отсутствуют даже при оптимальных температурах. Суточный ритм складывается из утреннего максимума, дневной умеренной активности, вечернего максимума и отсутствия ночного нападения.

В Республике Коми отмечали высокую световыносливость мокрецов (12), что отличается от полученных ранее данных для Карелии (13, 14) и Приморского края (15). Большая световыносливость мокрецов в лесотундре, вероятно, объясняется коротким летом с почти круглосуточным освещением.

Таким образом, для лесотундры характерна более широкая экологическая пластичность мокрецов, чем для тайги, что связано со специфическими условиями севера. Среди мест выплода отмечены илистые ручьи, влажные и илистые понижения на краях болот и дорог, то есть разного рода водоемы и влажная заболоченная почва. В таежной зоне по сравнению с лесотундрой условия для выплода мокрецов и существования имаго более благоприятны, так как лесной покров уменьшает поверхностный сток и испарение. Отсутствуют также значительные открытые пространства, что способствует активности нападения и росту численности мокрецов.

В лесотундре и тайге можно отметить преобладание *C. pulicaris* — вида с высокой экологической пластичностью (около 90 % мокрецов в лесотундре, до 67 % — в тайге). На втором месте по численности в лесотундре находятся виды *C. fascipennis* и *C. chiopterus* (1,5-1,8 %). Вероятно, *C. obsoletus* и *C. grisescens* типичны для лесного ландшафта, на что также указывают другие авторы (14, 16).

В Воронеже на юге европейской части России фаунистические сборы проводились с 1954 по 1963 год (17). За время исследований выявлено 20 видов мокрецов. Массовыми в условиях Воронежской области были *C. pulicaris*, *C. obsoletus*, *C. simulator*, *C. fascopennis*, *C. pallidicornis*, *C. subfascipennis*, тогда как *C. nubeculosus*, *C. riethi*, *C. pictipennis*, *C. odibilis*, *C. tentorius*, *C. vexans* встречаются в меньшем количестве. В противопо-

ложность этим видам мокрецы *C. stigma*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. impunctatus*, *C. griseus*, *C. chiopterus*, *C. cubitalis*, *C. truncorum* встречаются редко и в малом количестве. Мокрецы *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. vexans* проявляют изменчивость некоторых морфологических признаков. Наличие на обследуемой территории области видов *C. nubecutosis*, *C. riethi*, *C. stigma*, *C. circumscriptus*, *C. pulicaris*, *C. impunctatus*, *C. griseus*, *C. obsoletus*, *C. pictipennis*, *C. simulator*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. subfascipennis*, *C. vexans* типично, так как они, насколько позволяют утверждать данные литературы, отмечены как севернее, так и южнее Воронежской области. Малочисленны и редко встречаются в этих условиях *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. griseus*, *C. impunctatus*, *C. cubitalis*, *C. truncorum*. Из выявленной фауны нападают на человека и животных 17 видов и только у трех (*C. salinarius*, *C. odibilis* и *C. truncorum*) не отмечено нападений.

Было установлено, что в условиях Воронежской области лет мокрецов длится со II декады мая по II декаду октября (в течение 4,5 мес), причем мокрецы *C. pulicaris*, *C. obsoletus*, *C. simulator*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. subfascipennis* имеют максимальную численность.

Анализируя специальную литературу и наши данные о влиянии температуры и освещенности на активность мокрецов в разных областях СССР, можно отметить, что эта группа насекомых пластична, и при продвижении с севера на юг происходят закономерные изменения в отношении мокрецов к этим факторам — термическому и световому. Так, в Карелии нижний предел температуры для мокрецов — +4,0 °С, в Томской области — +4,8 °С, в Приморском крае — +5,0...+6,0 °С, в Московской и Рязанской областях — +8,3 °С, в Воронежской области — +8 °С, в Закавказье — +9 °С. Температурная зона холодного угнетения расширяется с севера на юг. Отношение мокрецов к свету также меняется, и при продвижении на юг они приспособляются к более высоким значениям освещенности. Так, в Приморском крае максимальная численность нападающих мокрецов отмечена при 51-100 лк, в Воронежской области — при 101-1000 лк и в Закавказье — при 200-2000 лк (17).

На территории Воронежской области выявлены места выплода для 15 видов мокрецов. Это водоемы родникового происхождения, временные водоемы, образованные от таяния льда, снега или заполняемые полый и дождевой водой, микроводоемы (лужи, канавы), заболоченные тропы в лесу, влажная почва лесных пастбищ, заболоченные места около моховых болот, прикорневые дупла деревьев, старые гнилые пни, литоральная зона рек с заиленными берегами.

Изучением фауны мокрецов на территории Северо-Западного федерального округа занимались в Ленинградской области (14, 18, 19), в том числе исследовались преимагинальные фазы (20), а также в Псковской области (21, 22).

Всего в Ленинградской области выявлено 113 видов мокрецов, относящихся к 17 родам семейства *Ceratopogonidae*. Среди кровососов рода *Culicoides* массовыми видами здесь были *C. punctatus*, *C. obsoletus*, *C. griseus*, *C. fascipennis*. К многочисленным видам можно отнести также *C. impunctatus* и *C. pallidicornis*, которые преобладали в некоторых районах. Показано, что *C. obsoletus* и *C. chiopterus* (подрод *Avaritia*) — широко распространенные и приуроченные к лесной зоне виды. Наиболее многочисленны они на севере лесной зоны России.

В Псковской области (21) выявлены 15 видов мокрецов. Это *C. obsoletus*, *C. pallidicornis*, *C. punctatus*, *C. griseus*, *C. chiopterus*, *C. im-*

*punctatus*, *C. fascipennis*, *C. pulicaris*, *C. nubeculosus*, *C. riethi*, *C. stigma*, *C. scoticus*, *C. salinarius*, *C. odibilis*, *C. segnis*. Из них восемь первых были найдены в сборах с коровы. Важно отметить, что общий характер изменений сезонного хода численности мокрецов определялся четырьмя массовыми видами: *C. obsoletus*, *C. pallidicornis*, *C. punctatus*, *C. grisescens*. В сборах с коровы они составили от 97,9 до 100 % насекомых, остальные виды были крайне малочисленны, а на корову нападали единичные особи.

Для подзоны смешанных лесов, к которой относится Псковская область, характерен двувёршинный тип сезонного хода численности мокрецов и общая продолжительность лета 5,0-5,5 мес (с мая по октябрь) (18, 23-25).

В другом исследовании при сборе на человеке в Ленинградской области и на сопредельных территориях обнаружены шесть видов мокрецов (*C. fascipennis*, *C. impunctatus*, *C. helveticus*, *C. obsoletus*, *C. punctatus* и *C. reconditus*). Все они описывались разными авторами как обычные для перечисленных территорий, однако *C. punctatus* не был назван для Эстонии, но отмечался ранее в Ленинградской области (22) и на юге Финляндии (26). При этом 29 видов мокрецов, указанных в литературе для Ленинградской области, Эстонии и южной Финляндии, авторы цитируемой работы не обнаружили (вследствие особенностей ландшафта и использованного метода сбора — на человеке).

Согласно данным литературы (3, 22), фауна кровососущих мокрецов Ленинградской области насчитывает 36 видов рода *Culicoides*. Отмечено, что фауна территории, прилегающей к Финскому заливу, представлена 80 видами кровососущих двукрылых, из них 35 видов комаров, 22 вида мошек, 6 видов мокрецов рода *Culicoides* и 17 видов слепней. К югу от Финского залива в еловом лесу отмечен *C. helveticus*, не описанный на полуострове в других биотопах.

При изучении фауны мокрецов в Нечерноземной зоне России зарегистрированы следующие виды: *C. obsoletus*, *C. pulicaris*, *C. stigma*, *C. nubeculosus*, *C. chiopterus* и *C. punctatus* (27-29). В Ивановской области на овцах отловлены доминирующие виды *C. obsoletus* и *C. chiopterus* (30), а на крупном рогатом скоте из числа потенциальных переносчиков блютанга зарегистрированы *C. obsoletus*, *C. pulicaris*, *C. stigma*, *C. nubeculosus*, *C. chiopterus*, *C. punctatus* (27-30). Все эти виды поливольтинные, они нападают на прокормителей с мая по октябрь и имеют как минимум по два поколения за сезон, причем самки способны к повторным гонотрофическим циклам в течение жизни (30).

Следует отметить, что в центральной части Нечерноземной зоны России Ивановская область — одна из наиболее диптерологически изученных: здесь в течение более 70 лет проводится исследование комплекса кровососущих двукрылых насекомых. Для соседних с ней областей, например Владимирской и Нижегородской (ранее Горьковской), о фауне мокрецов рода *Culicoides* в литературе имеются единичные сообщения, сделанные в 1950-1960-е годы (31, 32), а по Ярославской и Костромской областям сведения отсутствуют.

В фауне Ивановской области за последние примерно 50 лет зарегистрировано 26 видов мокрецов рода *Culicoides*. Их видовой состав относится к комплексу, характерному для смешанных лесов (16, 33, 34).

По данным В.А. Исаева (27-30), мокрецам свойственна не только зоофилия, но и антропофилия, выраженная в разной степени. В структуре видов, нападающих на крупный рогатый скот, лошадь и человека, наиболее заметны представители *C. punctatus*, доля *C. nubeculosus* на крупном

рогатом скоте и лошади была невелика, а на овцах он не встречался (на овцах из трех указанных видов был собран лишь *C. obsoletus*, который отловлен на всех типах прокормителей).

Для выявления мокрецов-трансмиссеров важное значение имеют данные о температурных границах, в которых осуществляется нападение, и оптимальные температуры нападения. Для популяций Нечерноземной зоны они составляют 15 °С (3-24 °С) у *C. punctatus*, 17 °С (10-23 °С) у *C. obsoletus* и 19 °С (13-27 °С) у *C. nubeculosus* (33). В то же время севернее у *C. obsoletus*, например, эти показатели ниже (1), что может благоприятствовать передаче заболеваний.

В.А. Исаев (34) считает, что экологическую специфичность мокрецов необходимо проанализировать и с точки зрения перехода от непрерывного развития в течение сезона к установлению жизненных циклов с разными формами диапаузы. Так, в Нигерии, где впервые был выделен вирус Шамонда, развитие тропических видов *Culicoides* происходит непрерывно в течение года (35).

В Передней Азии (в Израиле) основной переносчик блютанга *C. imicola* развивается круглый год (36). Однако в России и сопредельных республиках бывшего СССР у всех известных для этих территорий 130 видов *Culicoides* круглогодичного лета имаго даже на самом крайнем юге не отмечали (1). Согласно данным В.А. Исаева (28), диапауза (ее характеристики и контролирующие факторы, в частности температура) определяет особенности биологии и экологии *Culicoides* в конкретном регионе.

Экологическая специфичность потенциальных векторов прослеживается при анализе экологии имаго и преимагинальных стадий мокрецов. Личинки основных переносчиков блютанга и подобных ему заболеваний, как правило, развиваются в помете жвачных животных. Эти факты отмечены, например, для *C. imicola*, *C. variipennis*, *C. brevitarsis* и близких к ним видов (37).

На севере европейской части России (в Республике Карелия) обнаружены 17 видов мокрецов: *C. obsoletus*, *C. chiopterus*, *C. grisescens*, *C. pulicaris*, *C. impunctatus*, *C. fagineus*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. albicans*, *C. punctans*, *C. stigma*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. carjalaensis*, *C. odibilis*, *C. pictipennis* (1, 13, 14, 20).

В условиях южных и средних районов Карелии период лёта мокрецов длится с конца мая—начала июня до конца сентября—первой половины октября, следовательно, 4,0-4,5 мес. В течение этого времени имеются два максимума численности: первый — во второй половине июня—первой половине июля, второй — с конца июля до начала сентября. Такая длительность лёта и наличие двух максимумов объясняются разновременным вылетом массовых видов.

В северных районах республики и на Кольском полуострове характер сезонной динамики численности мокрецов иной. В Хибинах период лёта короче и начинается позднее (39). Первые экземпляры мокрецов были обнаружены 18 июля, в августе имел место максимум лёта.

Южнее Карелии — в Эстонии (18, 19), в Московской и Ивановской областях (40) — период лёта мокрецов несколько удлиняется и продолжается с середины мая до конца октября. Большинство видов мокрецов в Карелии зимуют в стадии личинки. Один из видов (*C. grisescens*) зимует в стадии яйца, чем объясняется его поздний вылет и максимум численности во вторую половину лета.

Число поколений у большинства видов мокрецов Карелии одно за год, два поколения имеют лишь *C. pulicaris* и *C. stigma*. В Московской,

Рязанской и Ивановской областях большинство видов имеют два поколения, *C. pulicaris* — не менее трех (23, 24, 40). Показано, что *C. grisescens* приурочен к лесным необжитым и малообжитым районам. В то же время *C. pulicaris* и *C. fascipennis* составляют значительную долю энтомофауны как в малообжитых районах Карелии, так и в обжитых районах Московской и Ивановской областей (40).

При исследовании видового разнообразия мокрецов в Дагестане в 1966-1968 годах (41) показано, что здесь они составляют один из основных компонентов гнуса. Отлов производился на человеке и с лошади. Всего выявлено 10 видов рода *Culicoides* (*C. nubeculosus*, *C. puncticollis*, *C. riethi*, *C. parotti*, *C. circumscriptus*, *C. pulicaris*, *C. obsoletus*, *C. maritimus*, *C. simulator*, *C. bulbostulus*) и один вид рода *Leptoconops* (*L. mediterraneus*). Важно отметить, что *C. maritimus*, *C. simulator*, *C. bulbostulus*, *L. mediterraneus* оказались новыми для всего Северного Кавказа. Однако более ранние исследования, проведенные впервые в Дагестане в 1967 году (42), выявили только три вида и один подвид рода *Culicoides* (*C. puncticollis*, *C. pictipennis*, *C. subfascipennis*, *C. pulicaris punctatus*) и один вид рода *Leptoconops* (*L. bodentatus*).

Первые мокрецы в Дагестане начинают нападать при среднесуточной температуре воздуха 9-11 °С. В полупустынной зоне благодаря ранней весне они появляются в апреле и нападают до октября. Массовый лет отмечен с конца апреля до конца мая. Затем численность постепенно снижается, что обусловлено высыханием мест выплода. Меняется и видовой состав мокрецов. Если в мае обнаружены шесть видов, а именно *C. nubeculosus*, *C. riethi*, *C. pulicaris*, *C. maritimus*, *C. simulator*, *L. mediterraneus*, то в июле нападет только вид *C. pulicaris* (41).

Таким образом, анализ литературы свидетельствует о практически повсеместном распространении мокрецов в различных ландшафтно-климатических и географических зонах Российской Федерации, за исключением типичной тундры (43). В районах Крайнего Севера мокрецы — самые малочисленные и малозначимые представители гнуса (8).

В настоящее время принята классификация мест развития преимагинальных стадий мокрецов по В.М. Глухой (1989) (1), которая делит все места выплода на две основные группы — водную и наземную. К наземной среде относятся гниющая древесина и кора, а также разлагающиеся органические субстраты животного и растительного происхождения. Водная среда включает подгруппы собственно водной и полуводной среды. К собственно водной относятся постоянные водоемы — озера, пруды, реки, ручьи, термальные водоемы и минеральные источники, к полуводной — непостоянные водоемы, болота, заболоченные луга.

Методы изучения биологии и экологии кровососущих мокрецов подробно изложены в ряде работ (1, 18, 21, 44, 45).

Важно отметить, что мокрецы широко распространены не только во всех ландшафтно-географических зонах России, но и по всему миру в целом, за исключением Новой Зеландии (Arbovirus Surveillance Programme of New Zealand, 2013). Вред, наносимый мокрецами, заключается в том, что эти насекомые служат переносчиками возбудителей ряда инфекционных и инвазионных болезней человека и животных. В настоящее время в связи с развитием сельского хозяйства и закупками племенного высокопродуктивного скота существует вероятность заноса в Россию экзотических трансмиссивных инфекций — болезни Шмалленберга и блютанга.

К основным переносчикам вируса блютанга (bluetongue virus — BTV) в Африке, на Ближнем Востоке и юге Европы относятся представи-



тели вида *C. imicola*, в Северной Америке — *C. sonorensis*, в Австралии — *C. brevitarsis*. В Европе векторы вируса блютанга — мокрецы из комплексов *obsoletus* и *pulicaris* (47). Векторами возбудителя другой арбовирусной инфекции — болезни Шмалленберга служат *C. dewulfi*, *C. scoticus*, *C. obsoletus sensu stricto* и *C. chiopterus* (48-50).

На территории России, как следует из приведенных данных, доминируют следующие виды мокрецов: *C. obsoletus*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. chiopterus* (1). Однако их компетентность как векторов возбудителей блютанга и болезни Шмалленберга в условиях России в настоящее время остается неизученной.

Как уже отмечалось, мокрецы рода *Culicoides* распространены по всей территории России, и их самый северный ареал включает республики Карелия, Коми, Саха, а также Магадан и Чукотку. Наиболее северный вид — *C. pulicaris* в Магадане (7), на Чукотке (8), в Республике Саха (9-11) и Республике Коми (51), и его преобладание типично для районов с суровым климатом (6, 8). На Таймыре мокрецы малочисленны и регистрируются единично, в горной тайге они вообще не встречаются (8). В таежных местах, таких как Карелия, доминируют *C. impunctatus*, *C. obsoletus*, *C. griseescens*. Многочисленные водоемы, лужицы, болотистые участки, а также лесная подстилка с гниющими растительными остатками создают благоприятные условия для развития этих насекомых (1).

Мокрецы распространены во всех ландшафтно-географических зонах России, кроме типичной тундры (8, 43), но наиболее многочисленны в лесной зоне, где лет их наблюдается в течение 4,0-4,5 мес: с конца мая—начала июня до конца сентября—начала октября. В большинстве регионов России в течение сезона регистрируются два периода массового лета: первый — с середины июня до середины июля и второй — в августе. Второй подъем численности обусловлен в основном 2-й генерацией некоторых видов, массовых в 1-й генерации, а также позднелетних видов. Мокрецы — сумеречные насекомые, и в их суточном ритме активности наблюдается два максимума — в часы восхода и заката солнца. Днем в солнечную погоду они не нападают. Ночью наблюдается спад активности, но в период массового лета насекомые в большом количестве нападают и ночью. Активны мокрецы при температуре от 5 до 30 °С и освещенности от 0 до 40 тыс. лк. Зимуют в основном личинки III-IV стадии. Их нападение на человека и животных наблюдается в широком диапазоне температуры воздуха (от 5 до 30 °С) и освещенности (0 до 40 тыс. лк), но оптимальные значения температуры и освещенности — 7-22 °С и 100-5000 лк. Относительная влажность от 40 до 90 % влияние на активность мокрецов не оказывает. В средней полосе России мокрецы комплексов *obsoletus* и *pulicaris* имеют, как правило, два поколения (27-30, 33, 34), на севере Российской Федерации — одно поколение (8, 11, 12), в Северной Европе — три (52).

У мокрецов, как и других представителей гнуса, сосут кровь только самки. Кровь нужна мокрецам для созревания яиц. Им всем свойственна так называемая гонотрофическая гармония, при которой переваривание крови происходит одновременно с созреванием яиц. За свою жизнь самка может 1-3 раза отложить яйца, причем только после получения крови. Основной пищей для самцов и самок служит нектар, а также другие выделения и соки растений. Таким образом, связь с животными имеют только самки при кровососании. На животных и человека самки мокрецов нападают как в открытой природе, так и в помещениях, куда они активно залетают. При этом разные виды мокрецов рода *Culicoides* проявляют как экзофагию, так и эндофагию (53).

После укуса вирусом животного вирус в организме вектора реплицируется в клетках кишечника, затем проникает в гемоцель и в слюнные железы, размножаясь в их клетках (47). Однако только определенные виды могут служить эффективными векторами инфекции. Так, из 1500 известных видов *Culicoides*, только у 50 (в силу существования природных эндогенных барьеров) возможна полная диссеминация вируса в организме насекомого (54-56).

Важно отметить, что ферменты слюнных желез мокрецов способны расщеплять капсидный белок вирусов, образуя так называемые инфекционные субвирусные частицы, которые обладают повышенной инфекционной активностью (57). Этот факт подчеркивает роль определенных видов рода *Culicoides* как эффективных векторов, поскольку ферментный состав слюны может варьировать и существенно влиять на диссеминацию вируса внутри организма насекомого (57).

Промежуток времени от проникновения вируса в клетки кишечника до попадания в слюнные железы называют внешним инкубационным периодом (*extrinsic incubation period*), продолжительность которого существенно изменяется в зависимости от температуры окружающей среды и популяции вектора (18). Так, показана низкая (0,4 %) чувствительность к экспериментальному инфицированию вирусом блютанга у *C. impunctatus*, тогда как для *C. obsoletus* эта величина составляет 0,4-7,4 % (58). При низкой температуре (< 10 °C) вирус блютанга может персистировать в организме взрослого насекомого (имаго) до 35 сут, снова начав реплицироваться в благоприятных условиях и при повышении температуры (59). У насекомых, которые обычно не выполняют роль вектора, например у *C. pubeculosus*, компетентность может быть индуцирована при выращивании личинок при 33-35 °C, тогда как имаго мокрецов, выведенных при выращивании личинок при 30 °C, невосприимчивы к инфекции (59, 60). Более того, высокая температура благоприятствует быстрому развитию и выживанию личинок (6-8 сут — при 25 °C, 4 сут — при 30 °C) (59, 60).

Для вируса болезни Шмалленберга (*Shmallenberg virus — SBV*) превалентность в векторах из группы *obsoletus complex* составила 0,5 % от общего числа отловленных насекомых, что в 5 раз выше, чем для вируса блютанга 8-го серотипа (*BTV-8*) у мокрецов *obsoletus complex* в 2006-2010 годах при естественном заражении (24). Аналогичная превалентность показана для вируса Акабане у *C. brevitarsis* в Австралии (61-64). Следовательно, чувствительность переносчиков к заражению оказывается гораздо ниже в естественных условиях, что необходимо учитывать при анализе эпизоотологической ситуации. Однако в другом исследовании превалентность вируса болезни Шмалленберга в мокрецах на юге Бельгии составила 2,86 % от общего числа насекомых (6).

Таким образом, изучение биологии этого вектора открывает все новые аспекты взаимодействия в системе вирус—вектор—хозяин, которые могут существенно изменить современные научные представления о трансмиссии и эпизоотологии арбовирусных инфекций.

Беспрецедентное распространение шести серотипов вируса блютанга в Европе в 12 странах Евросоюза с 1998 года (47), а также ранее неизвестного вируса болезни Шмалленберга (65) заставило по-новому взглянуть на эпизоотологию арбовирусных инфекций, переносимых кровососущими мокрецами рода *Culicoides*, в связи с потеплением климата. Поэтому сейчас строго придерживаться эндемичного ареала блютанга в зоне 40-50° N и 35° S нецелесообразно (66).

Взаимосвязь между динамикой численности популяций мокрецов —

переносчиков возбудителя и распространением этих вирусов представляется следствием сложного многофакторного процесса, поэтому ее трудно прогнозировать во временном и региональном масштабах. Векторная передача возбудителей блютанга и болезни Шмалленберга обуславливает сезонность инфекций. В годы с благоприятными погодными условиями (влажность, температура, инсоляция) отмечается увеличение активности переносчиков возбудителя за счет роста популяции и расширения ареала.

Глобальные изменения климата на планете создали условия для распространения целого ряда инфекционных заболеваний в регионах, ранее считавшихся по ним благополучными. В такой ситуации занос трансмиссивных инфекций в животноводческие хозяйства может быть сопряжен с очень высокими экономическими потерями, а новые механизмы трансмиссии значительно повышают риски распространения. Так, блютанг всегда считался трансмиссивным заболеванием (Международное эпизоотическое бюро — Office International des Epizootics, OIE, Франция, 2011), но оказалось, что вирус блютанга 26-го серотипа, например, может передаваться контактным способом (67), причем молекулярно-биологические механизмы этого феномена остаются неизученными.

Другим важным моментом в эпизоотологии арбовирусных инфекций остается перезимовка вируса блютанга (*overwintering*). Наиболее очевидным и доказанным фактором поддержания трансмиссии вируса блютанга служит наличие теплого, оптимального для круглогодичного развития и выплода переносчиков климата, что крайне характерно для Африки, юга Европы и Юго-Восточной Азии.

Высказываются предположения, что другим возможным механизмом перезимовки вируса блютанга может быть персистентная инфекция Т-клеток жвачных без индукции иммунной реакции (68), однако в полевых условиях этот факт не подтвержден для крупного рогатого скота (69). Возможна трансплацентарная передача у жвачных, зараженных ВТВ-8 (70), но при подробном исследовании феномена на естественно зараженных овцах показана незначительная роль этого механизма при перезимовке вируса (71, 72). Трансплацентарная передача была ранее свойственна только для вакцинных живых вирусов (73). К настоящему времени показана также возможность контактной передачи вируса алиментарным или аэрогенным способом, но пока только на козах (67). Существует гипотеза о трансвариальной передаче у мокрецов, основанная на выявлении вирусной РНК в оплодотворенных яйцах переносчиков (74), однако пока что, несмотря на многочисленные исследования, живой вирус не обнаружен (56).

Итак, с учетом погодных условий, влияющих на массовость, летнюю активность и видовое разнообразие основных видов мокрецов рода *Culicoides*, они могут играть важную роль в распространении арбовирусных инфекций, в том числе вируса блютанга (и предположительно болезни Шмалленберга), по территории Российской Федерации. Мокрецы распространены по всей территории России, их самый северный ареал включает республики Карелия, Коми, Саха, а также Магадан и Чукотку. Важно отметить, что наиболее северный вид — *C. pulicaris* (как в Магадане, так и в Республике Коми). Преобладание *C. pulicaris* над всеми другими типично для районов с суровым климатом. Более того, многочисленные водоемы, лужицы, болотистые участки, а также лесная подстилка с гниющими растительными остатками создают благоприятные условия для развития этих насекомых. В то же время географическое расположение основных ареалов и зон содержания жвачных животных в Российской Федерации находится вне традиционного ареала вируса блютанга, а наличие зим с мину-

совой температурой, продолжительным безлетным периодом, весенними и осенними заморозками делают невозможным лет мокрецов до наступления устойчивой оптимальной температуры (7-21 °C), что в конечном итоге способно существенно ограничить трансмиссию инфекционных агентов и, следовательно, снизить возможность их укоренения на территории России. Однако глобальные климатические изменения в последние годы ставят под сомнение устоявшиеся представления об ареале вируса блутанга, появляются новые сведения о возможных способах его передачи. Кроме того, климатические изменения сказываются на развитии, распространении и активности насекомых-векторов, что указывает на необходимость в актуализации данных о состоянии их популяций.

<sup>1</sup>ФГБУ Федеральный центр охраны здоровья  
ЖИВОТНЫХ,  
600901 Россия, г. Владимир, мкр. Юрьеvec, ФГБУ «ВНИИЗЖ»,  
e-mail: sprygin@arriah.ru;

<sup>2</sup>ФГБНУ Всероссийский НИИ ветеринарной  
энтомологии и арахнологии,  
625041 Россия, Тюменская обл., г. Тюмень, ул. Институтская, 2,  
e-mail: fiodorova-olia@mail.ru

Поступила в редакцию  
19 августа 2014 года

*Sel'skokhozyaistvennaya biologiya/Agricultural Biology*, 2015, V. 50, № 2, pp. 183-197

## BLOOD-SUCKING MIDGES FROM THE GENUS *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) ACT AS FILED VECTORS OF HUMAN AND ANIMAL DISEASES (review)

A.V. Sprygin<sup>1</sup>, O.A. Fedorova<sup>2</sup>, Yu.Yu. Babin<sup>1</sup>, A.V. Kononov<sup>1</sup>,  
A.K. Karaulov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Federal Centre for Animal Health, mkr. Yur'evets, Vladimir, 600901 Russia, e-mail sprygin@arriah.ru;

<sup>2</sup>All-Russian Research Institute of Veterinary Entomology and Arachnology, 2, ul. Institutskaya, Tyumen, Tyumen Province, 625041 Russia, e-mail fiodorova-olia@mail.ru

Received August 19, 2014

doi: 10.15389/agrobiol.2015.2.183eng

### Abstract

Bluetongue and Shmallenberg diseases, the arboviral infections of ruminants, caused by Bluetongue virus (BTV) of *Orbivirus* genus (*Reoviridae*) and so-called Shmallenberg virus (SBV) preliminarily attributed as a member of *Orthobunyavirus* genus (*Bunyaviridae*), respectively, are mainly transmitted by blood-sucking midges from *Culicoides* genus. They are widely distributed, with a total of over 80 species documented in Russia (V.M. Glukhova, 1989), including the Far North territories. Of them, a total of 68 species are associated with Siberia and the Far East. They are *C. obsoletus*, *C. okumansis*, *C. scoticus*, *C. pulicaris*, *C. griseus*, *C. pallidicornis*, *C. sulasipennis*, *C. fascipennis*, *C. cubitalis*, *C. stigma*, *C. helveticus*, *C. parroti*, *C. vexans*, *C. custans*, *C. letifrontis*, *C. nubeculosus*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. pectipennis*, *C. odibilis*, *C. simulator*, *C. ibericus*, *C. sinanoensis*, *C. sanguisuga*, *C. filicinus*, *C. chiopterus*, *C. fagineus*, *C. riethi*, *C. gornostaevae*, *C. punctatus*, *C. impunctatus*, *C. reconditus*, *C. pallidicornis*, *C. manchuriensis*, *C. dobyi*, etc. Numerous small ponds, marshy areas and litter from decaying plant remains in different landscape and climatic zones are favorable for the development of insects. The unprecedented incursions of BTV (six serotypes in 12 EU countries since 1998 (B.V. Purse et al., 2005), and the emerging so-called Schmallenberg virus (B. Hoffman et al., 2012) underscored a need to revise the list of *Culicoides* species, following climate change events. Only a few recent studies have been reported so far, which negatively affects risk analysis and impedes understanding the biology of vector-borne diseases. This review attempts to briefly describe *Culicoides* species in Russia and consider their role in the context of vector-virus-host. Characteristics of *Culicoides* populations at different habitats are discussed. The endogenic mechanisms of interaction between the vectors and the transmitted viruses are considered in more detail. A probability of BTV permission in livestock in Russia is considered based on overwintering and transmission mechanisms.

Keywords: midges, *Culicoides*, vectors, biodiversity, arboviral infections, bluetongue, Shmallenberg disease.

## REFERENCES

1. Glukhova V.M. *Seriya Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye* [Ser. Fauna of the USSR. Dipterides. V. 3. Issue 5a]. Leningrad, 1989, tom 3, vypusk 5a.
2. Mirzaeva A.G. *Krovososushchie mokretsy (Diptera, Ceratopodonidae) Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Blood sucking *Diptera: Ceratopodonidae* in Siberia and the Far East]. Novosibirsk, 1989.
3. Mitrofanova Yu.G., Burylova A.M. V sbornike: *Itogi issledovaniya po probleme bor'by s gnusom* [In: The mosquito investigations and control]. Novosibirsk, 1967: 141-147.
4. Gornostaeva R.M. *Parazitologiya*, 1978, 12(4): 297-305.
5. Savchuk T.E. *Krovososushchie mokretsy yuzhnoi sel'skokhozyaistvennoi zony Tyumenskoj oblasti (bioekologicheskie osnovy zashchity krupnogo rogatogo skota). Avtoreferat kandidatskoj dissertatsii* [Blood-sucking midges in the southern rural zone of Tyumen' Province: bioecological bases for cattle protection. PhD Thesis]. Tyumen', 2004.
6. Mirzaeva A.G. *Parazitologiya*, 1969, 3(4): 320-328.
7. Mirzaeva A.G., Polyakova P.E., Bobrova S.I., Gomoyunova I.P. *Parazitologiya*, 1973, 7(2): 97-105.
8. Mezenev N.P. *Parazitologiya*, 1968, 2(6): 568-571.
9. Kudryavtseva G.A. *Uchenye zapiski Yskutskogo universiteta*, 1960, 18: 109-115.
10. Yakuba V.N. V sbornike: *Problemy parazitologii* [In: Problems of parasitology]. Kiev, 1963: 431-437.
11. Mirzaeva A.G. V sbornike: *Ekologiya i geografiya chlenistonogikh Sibiri* [In: Ecological and geographical characteristics of arthropoda in Siberia]. Novosibirsk, 1987: 243-245.
12. Ostroushko T.S. *Parazitologiya*, 1969, 3(5): 468-471.
13. Glukhova V.M. *Fauna i ekologiya mokretsov (Culicoides) Karelo-Finskoi ASSR. Kandidatskaya dissertatsiya* [Fauna and ecological characteristics of *Culicoides* midges in Karelo-Finnish ASSR. PhD Thesis]. Leningrad, 1956.
14. Glukhova V.M. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR (Leningrad)*, 1962, 31: 197-249.
15. Amosova I.S. *Fauna i biologiya mokretsov roda Culicoides (sem. Heleidae) khvoino-shirokolistvennykh lesov yuga Primorskogo kraja* [Fauna and biology of *Culicoides (Heleidae)* midges from coniferous deciduous forests in the South of Primorskii Region]. Leningrad, 1956.
16. Gutsevich A.V. *Seriya Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye* [Ser. Fauna of the USSR. Dipterides. V. 3. Issue 5]. Leningrad, 1973, tom 3, vypusk 5.
17. Degtyareva K.T. *Fauna i ekologiya mokretsov roda Culicoides v usloviyakh Voronezhskoi oblasti. Avtoreferat kandidatskoj dissertatsii* [Fauna and ecology of *Culicoides* midges in the Voronezh Province. PhD Thesis]. Voronezh, 1964.
18. Remm X.Ya. *Fauna krovososushchikh dvukrylykh Estonskoj SSR. Avtoreferat kandidatskoj dissertatsii* [Fauna of blood sucking dipterides in Estonian SSR. PhD Thesis]. Tartu, 1955: 1-15.
19. Remm X.Ya. *Entomologicheskoe obozrenie*, 1956, XXV(1): 172-183.
20. Shtakel'berg A.A. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR (Leningrad)*, 1954, 15: 199-228.
21. Brodskaya N.K. *Parazitologiya*, 1992, 26(3): 257-259.
22. Brodskaya N.K. *Materialy XII s'ezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva (19-24 avgusta 2002 goda, Sankt-Peterburg)* [Proc. XII Congr. of the Russian Entomological Society, August 19-24, 2002]. St. Petersburg, 2002: 49.
23. Krivosheina N.P. *Fauna i biologiya mokretsov (Heleidae) Okskoj poimy. Avtoreferat kandidatskoj dissertatsii* [Fauna and biology of *Heleidae* midges from the Oka floodplain. PhD Thesis]. Moscow, 1956.
24. Krivosheina N.P. *Entomologicheskoe obozrenie*, 1957, XXXVI(2): 418-436.
25. Trukhan M.N. V sbornike: *Parazity zhivotnykh i rastenii Belorusskogo Poles'ya* [In: Plant and animal parasites in Belarusian Woodland]. Minsk, 1972: 194-242.
26. Delecolle J.-C., Brummer-Korvenkontio M., Kremer M. *Culicoides (Diptera, Cera-topogonidae)* new to the Finnish fauna light trapped in the Tvarminne area (Hanko, Southern Finland). *Notulae Ent.*, 1983, 63: 88-89.
27. Isaev V.A. V sbornike: *Dvukrylye — perenoschiki zaraznykh zabolevanii* [In: Dipterides as vectors for infectious diseases]. Ivanovo, 1970: 30-49.
28. Isaev V.A. *Diapauza i drugie voprosy ekologii krovososushchikh mokretsov Ivanovskoi oblasti. Kandidatskaya dissertatsiya* [Diapause and ecology of blood sucking midges from Ivanovo Province. PhD Thesis]. Ivanovo, 1975.
29. Isaev V.A. *Ekologo-fiziologicheskie adaptatsii mokretsov* [Ecophysiological adaptation in midges]. Ivanovo, 1997.
30. Isaev V.A. *Estestvennyye, obshchestvennyye nauki*, 2011, 2: 5-9.
31. Molev E.V. *Zoologicheskii zhurnal*, 1958, 37(6): 945-946.
32. Nefedov V.V. *Zoologicheskii zhurnal*, 1962, 41(6): 946-948.
33. Isaev V.A. *Vestnik Ivanovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya. Khimiya*.

- Fizika. Matematika*, 2011, 2: 5-9.
34. Isaev V.A. *Vestnik Ivanovskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2013, 2: 14-21.
  35. Dipeolu O.O., Odunrinade A.F. Species of *Culicoides* breeding on rocks and river-banks in Nigeria. *Ecol. Entom.*, 1976, 1: 267-274.
  36. Braverman Y., Galun R., Ziv M. Breeding sites of some *Culicoides* species (*Diptera, Ceratopogonidae*) in Israel. *Mosquito News*, 1974, 34(3): 303-308.
  37. Meiswinkel R., Nevill E.M., Venter G.J. Vectors: *Culicoides* spp. In: *Infectious disease of livestock*. Cape Town, Oxford, NY, Oxford University Press, 1994, V. 1: 5-89.
  38. Ninio C., Augot D., Dufour B., Depaquit J. Emergence of *Culicoides obsoletus* from indoor and outdoor breeding sites. *Vet. Parasitol.*, 2011, 183(1-2): 125-129 (doi: 10.1016/j.vetpar.2011.07.020).
  39. Fridolin V.Yu. *Trudy Kol'skoi bazy AN SSSR*, 1936, 3: 1-295.
  40. Molev E.V. *Ekologiya mokretsov (Culicoides) i ikh rol' kak promezhutochnykh khozyaev nematody Onchocerca cervicalis i kak perenoschikov onkhotserkoza loshadei v usloviyakh Moskovskoi i Ivanovskoi oblasti. Kandidatskaya dissertatsiya* [Ecology of *Culicoides* midges and their role as an intermediate host of *Onchocerca cervicalis* and the vector of horse onchocerciasis in Moscow and Ivanovo provinces. PhD Thesis]. Leningrad, 1955.
  41. Ismailov Sh.I. *Meditsinskaya parazitologiya*, 1969, 6: 724-728.
  42. Volik G.N. *Izuchenie gnusa i mery bor'by s nim na Kizlyarskikh pastbishchakh Dagestana. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Mosquito investigations and protective measures in the Kizlayr pastures of Dagestan. PhD Thesis]. Moscow, 1966.
  43. Mirzaeva A.G. *Entomologicheskoe obozrenie*, 1984, 63(2): 365-378.
  44. Rasnitsyn S.P., Kosovskikh V.P. *Meditsinskaya parazitologiya*, 1979, 48(1): 18-24.
  45. Monchadskii A.S., Radzivilovskaya Z.A. *Tezisy dokladov I Soveshchaniya po parazitologicheskim problemam* [Proc. I Meeting on Parasitology]. Moscow-Leningrad, 1939: 49-50.
  46. *Arbovirus Surveillance Programme* (<http://www.biosecurity.govt.nz/>).
  47. Purse B.V., Mellor P.S., Rogers D.J., Samuel A.R., Mertens P.P., Baylis M. Climate change and the recent emergence of bluetongue in Europe. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2005, 3(2): 171-181 (doi: 10.1038/nrmicro1090).
  48. Elbers A.R., Meiswinkel R., Van Weezep E., Van Oldruitenborgh-Oosterbaan M.M., Kooi E.A. Schmallenberg virus in *Culicoides* spp. biting midges, the Netherlands, 2011. *Emerg. Infect. Dis.*, 2013, 19(1): 106-109 (doi: 10.3201/eid1901.121054).
  49. Elbers A.R., Meiswinkel R., Van Weezep E., Kooi E.A., Van der Poel W.H. Schmallenberg virus in *Culicoides* biting midges in the Netherlands in 2012. *Trans-bound Emerg. Dis.*, 2013, Jul 24 (doi: 10.1111/tbed.12128).
  50. De Regge N., Madder M., Deblauwe I., Losson B., Fassotte C., Demeeulemeester J., Smeets F., Tomme M., Cay A. Schmallenberg virus circulation in *Culicoides* in Belgium in 2012: field validation of a real time RT-PCR approach to assess virus replication and dissemination in midges. *PLoS ONE*, 2014 Jan 23, 9(1): e87005 (doi: 10.1371/journal.pone.0087005).
  51. Belokur V.M. *Entomologicheskoe obozrenie*, 1960, 39(2): 404-409.
  52. Muijskens Ing.J. *The overwintering behavior of adult Culicoides species on livestock farms in the Netherlands and the effect of indoor insecticidal treatment on Culicoides species density. PhD Thesis*. Wageningen University, 2008.
  53. Viennet E., Garros C., Rakotoarivony I., Allène X., Gardès L., Lhoir J., Fuentes I., Venail R., Crochet D., Lancelot R., Riou M., Moulia C., Baldet T., Balenghien T. Host-seeking activity of bluetongue virus vectors: endo/exophagy and circadian rhythm of *Culicoides* in Western Europe. *PLoS ONE*, 2012, 7(10): e48120 (doi: 10.1371/journal.pone.0048120).
  54. Wilson A.J., Mellor P.S. Bluetongue in Europe: past, present and future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 364: 2669-2681 (doi: 10.1098/rstb.2009.0091).
  55. Mellor P.S. The replication of bluetongue virus in *Culicoides* vectors. *Curr. Top. Microbiol. Immunol.*, 1990, 162: 143-161.
  56. Mellor P.S., Boorman J., Baylis M. *Culicoides* biting midges: their role as arbovirus vectors. *Annu. Rev. Entomol.*, 2000, 45: 307-340 (doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.307).
  57. Darpel K.E., Langner K.F., Nitz M., Anthony S.J., Brownlie J., Takamatsu H.H., Mellor P.S., Mertens P.P. Saliva proteins of vector *Culicoides* modify structure and infectivity of bluetongue virus particles. *PLoS ONE*, 2011, 6(3): e17545 (doi: 10.1371/journal.pone.0017545).
  58. Carpenter S., Lunt H.L., Arav D., Venter G.J., Mellor P.S. Oral susceptibility to bluetongue virus of *Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae)* from the United Kingdom. *J. Med. Entomol.*, 2006, 43(1): 73-78 (doi: 10.1603/0022-2585(2006)043[0073:OSTBVO]2.0.CO;2).
  59. Mellor P.S., Rawlings P., Baylis M., Wellby M. Effect of temperature on African

- horse sickness virus infection in *Culicoides*. *Arch. Virol.*, 1998, 14(Suppl.): 155-163 (doi: 10.1007/978-3-7091-6823-3\_15).
60. Wittmann E.J., Mellor P.S., Baylis M. Effect of temperature on the transmission of orbiviruses by the biting midge, *Culicoides sonorensis*. *Med. Vet. Entomol.*, 2002, 16: 147-156 (doi: 10.1046/j.1365-2915.2002.00357).
  61. Doherty R.L., Carley J.G., Standfast H.A., Dyce A.L., Snowdon W.A. Virus strains isolated from arthropods during an epizootic of bovine ephemeral fever in Queensland. *Aust. Vet. J.*, 1972, 48: 81-86.
  62. St George T.D., Standfast H.A., Cybinski D.H. Isolation of Akabane virus from sentinel cattle and *Culicoides brevitarsis*. *Aust. Vet. J.*, 1978, 54: 558-561.
  63. St George T.D., Standfast H.A. Simbu group viruses with teratogenic potential. In: *The arboviruses: epidemiology and ecology*. T.P. Monath (ed.). Boca Raton (FL), CRC Press, 1989, V. 4.
  64. De Regge N., Madder M., Deblauwe I., Losson B., Fassotte C., De-meulemeester J., Smeets F., Tomme M., Cay A.B. Schmallenberg virus circulation in *Culicoides* in Belgium in 2012: Field validation of a real time RT-PCR approach to assess virus replication and dissemination in midges. *PLoS ONE*, 2014, 9(1): e87005 (doi: 10.1371/journal.pone.0087005).
  65. Hoffmann B., Scheuch M., Hoper D., Jungblut R., Holsteg M., Schirrmeyer H., Eschbaumer M., Goller K.V., Wernike K., Fischer M., Breithaupt A., Mettenleiter T.C., Beer M. Novel orthobunyavirus in cattle, Europe, 2011. *Emerg. Infect. Dis.*, 2012, 18(3): 469-472 (doi: 10.3201/eid1803.111905).
  66. MacLachlan J., Guthrie A. Re-emergence of bluetongue, African horse sickness, and other Orbivirus diseases. *Vet Res.*, 2010, 41(6): 35 (doi: 10.1051/vetres/2010007).
  67. Batten C.A., Henstock M.R., Steedman H.M., Waddington S., Edwards L., Oura C.A. Bluetongue virus serotype 26: infection kinetics, pathogenesis and possible contact transmission in goats. *Vet. Microbiol.*, 2013, 162(1): 62-67 (doi: 10.1016/j.vetmic.2012.08.014).
  68. Takamatsu H., Mellor P.S., Mertens P.P., Kirkham P.A., Burroughs J.N., Parkhouse R.M. A possible overwintering mechanism for bluetongue virus in the absence of the insect vector. *J. Gen. Virol.*, 2003, 84: 227-235 (doi: 10.1099/vir.0.18705-0).
  69. White D.M., Mecham J.O. Lack of detectable bluetongue virus in skin of seropositive cattle: implications for vertebrate overwintering of bluetongue virus. *Vet. Ital.*, 2004, 40: 513-519.
  70. Darpel K.E., Batten C.A., Veronesi E., Williamson S., Anderson P., Dennison M., Clifford S., Smith C., Phillips L., Bidewell C., Bachanek-Bankowska K., Sanders A., Bin-Tarif A., Wilson A.J., Gubbins S., Mertens P., Oura C.A., Mellor P.S. Transplacental transmission of bluetongue virus 8 in cattle, UK. *Emerg. Infect. Dis.*, 2009, 15: 2025-2028 (doi: 10.3201/eid1512.090788).
  71. Menzies F.D., McCullough S.J., McKeown I.M., Forster J.L., Jess S., Batten C., Murchie A.K., Gloster J., Fallows J.G., Pelgrim W., Mellor P.S., Oura C.A. Evidence for transplacental and contact transmission of bluetongue virus in cattle. *Vet. Res.*, 2008, 163: 203-209 (doi: 10.1136/vr.163.7.203).
  72. De Clercq K., De Leeuw I., Verheyden B., Vandemeulebroucke E., Vanbinst T., Herr C., Meroc E., Bertels G., Steurbaut N., Miry C., De Bleecker K., Maquet G., Bughin J., Saulmont M., Lebrun M., Sustronck B., De Deken R., Hooyberghs J., Houdart P., Raemaekers M., Mintiens K., Kerkhofs P., Goris N., Vandebussche F. Transplacental infection and apparently immunotolerance induced by a wild-type bluetongue virus serotype 8 natural infection. *Transbound Emerg Dis.*, 2008, 55: 352-359 (doi: 10.1111/j.1865-1682.2008.01044.x).
  73. Backx A., Heutink R., Van Rooij E., Van Rijn P. Transplacental and oral transmission of wild-type bluetongue virus serotype 8 in cattle after experimental infection. *Vet. Microbiol.*, 2009, 138: 235-243 (doi: 10.1016/j.vetmic.2009.04.003).
  74. White D.M., Wilson W.C., Blair C.D., Beaty B.J. Studies on overwintering of bluetongue viruses in insects. *J. Gen. Virol.*, 2005, 6: 453-462 (doi: 10.1099/vir.0.80290-0).