

Особенности динамики численности кровососущих мокрецов (Diptera: Ceratopogonidae) в природных зонах Якутии

Peculiarities of population dynamics of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in natural areas of the Republic of Sakha (Yakutia), Russia

А.Г. Мирзаева*, Н.К. Потапова**

A.G. Mirzayeva*, N.K. Potapova**

* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: agny01@mail.ru.

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, пр. Ленина 41, Якутск 667980 Россия. E-mail: nkpotapova@gmail.com.

** Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Lenina Ave. 41, Yakutsk 667980 Russia.

Ключевые слова: мокрецы, численность, природные зоны, Якутия.

Key words: Biting midges, abundance, natural areas, Yakutia.

Резюме. В работе приводятся данные по численности и сезонной динамике кровососущих двукрылых семейства Ceratopogonidae по шести регионам Якутии: в подзоне северной тайги — Северо-Западном и Северо-Восточном, в подзоне средней тайги — Западном, Центральном, Юго-Западном и Южном. На Северо-Западе в низовьях р. Лена (Жиганск) из 9 видов мокрецов, отмеченных в нападении, преобладали холодолюбивые виды, эврибионты: *Culicoides pulicaris* Linnaeus, 1758 (77,8 %) и *C. fascipennis* Staeger, 1839 (20,3 %). *C. punctatus* Meigen, 1804 (1,6 %) и *C. griseescens* Edwards, 1939 (0,4 %) были малочисленны. В среднем на учёт колоколом отлавливалось до 405, максимум до 4122 экземпляров. На Северо-Востоке в Колымской низменности (Аргахта) выявлено 4 вида, из которых эвродоминант — *C. pulicaris* Linnaeus (94,8 %), доля остальных: *C. fascipennis* Staeger (5 %), *C. griseescens* Edwards и *C. anadyriensis* Mirzaeva, в 1984 — 0,2 %. Число нападавших на человека под колоколом не превышало 126 экз. На хребте Черского (Усть-Нера) при учётах сачком на человеке собраны виды *C. helveticus* Callot, Kremer et Dedit, 1962 (97 %) и *C. subfascipennis* Kieffer, 1919 (3 %). В Центральном районе эвродоминант — более теплолюбивый эврибионт *C. punctatus* Meigen (52 %), доминанты: *C. fascipennis* Staeger (32 %) и *C. pulicaris* Linnaeus (8 %). По 5-минутным учётам колоколом в среднем на человека нападало до 104, максимум до 315 экз. В южных районах, более благоприятных для развития мокрецов условиях на преимагинальной фазе и на стадии гонотрофической жизнедеятельности, несмотря на слабую изученность, выявлен иной состав доминирующих видов. В Юго-Западном районе в сборах на свет в период пика сезонной активности мокрецов из 7 видов эвродоминантом оказался южный таёжный вид *C. griseescens* Edwards (84 %), а *C. pulicaris* Linnaeus и *C. punctatus* Meigen составили лишь по 6 %.

Abstract. The paper provides data on the number and seasonal dynamics of blood-sucking dipterans of the family Ceratopogonidae recorded in six regions of Yakutia, namely: North-Western and North-Eastern regions, the subzone of the northern taiga, Western, Central, South-Western and Southern, the subzone of the middle taiga. In the North-Western region in the lower reaches of the Lena River near Zhigansk village,

9 species of biting midges noted in the attack, cold-loving species prevailed, eurybionts, *Culicoides pulicaris* Linnaeus, 1758 (77.8 %) and *C. fascipennis* Staeger, 1839 (20.3 %), *C. punctatus* Meigen, 1804 (1.6 %) and *C. griseescens* Edwards, 1939 (0.4 %) were few in number. On average, up to 405 individuals were caught on the bell-trap, the maximum reaching 4122 individuals. In the North-East, 4 species have been identified in the Kolyma lowland (Argahty), of which the eudominant is *C. pulicaris* Linnaeus (94.8 %); the other species, *C. fascipennis* Staeger (5 %), *C. griseescens* Edwards (0.2 %) and *C. anadyriensis* Mirzaeva, 1984 (0.2 %) are represented in low numbers. The number of attackers per person under the bell-trap was no higher than 126 individuals. On the ridge of Chersky (Ust-Nera), the average number of biting midges registered after 5-minute accounting per person using a bell-net reached 104 individuals. In the southern regions, more favourable conditions for pre-imaginal phases of biting midge's development at the stage of gonotrophic vital activity are revealed. During the course of the study, different compositions of the dominant species were registered in comparison with the previously obtained data. In the South-Western region, as a result of collection «on light» during the period of peak activity of 7 biting midge species, the southern taiga species *C. griseescens* Edwards (84 %) was registered as eudominant, while *C. pulicaris* Linnaeus (6 %) and *C. punctatus* Meigen (6 %) demonstrated low abundance.

Введение

Якутия — один из крупнейших регионов России, площадью 3 млн. км², где более 2/3 заняты горами, расположенными на востоке, юго-востоке и северо-западе. Обширные низменные равнины лежат на севере и в центре региона [Korzhev, 1965]. Основная часть территории Якутии находится в пределах двух ландшафтных зон: тундры и тайги, с двумя типами растительности: арктической (26 %) и бореальной (74 %) [Andreev et al., 1987].

В диптерофауне Якутии представлены четыре семейства комплекса «гну»: кровососущие комары,

мошки, слепни и мокрецы. До наших исследований стационарные наблюдения по изучению видового состава кровососущих двукрылых, в том числе мокрецов, были проведены на северо-востоке и северо-западе [Plotnikova et al., 1967], западе [Potapov et al., 1967], в центральных [Kudryavtseva, 1962; Yakuba, 1963; Potapov, 1967] районах Якутии, в результате которых было выявлено 11 видов мокрецов. В ходе недавно проведённой инвентаризации кровососущих мокрецов семейства Ceratorogonidae Якутии с учётом результатов собственных исследований [Mirzaeva, 1969; Vorobets, 1986; Vorobets, Potapova, 1988; Mirzaeva, 1989] нами на данной территории было установлено распространение 26 видов из двух родов (*Culicoides* Latreille, 1809 и *Forcipomyia* Meigen, 1818) [Mirzaeva, Potapova, 2019]. Вместе с тем, по-прежнему слабо изучена экология мокрецов в условиях многолетней мерзлоты; недостаточно данных по влиянию температуры воздуха и освещённости на активность лёта имаго, численности самок, нападающих на людей и сельскохозяйственных животных в разных регионах Якутии.

Цель работы — обобщить все имеющиеся на текущий момент сведения по динамике численности мокрецов Якутии, включая результаты собственных многолетних исследований и литературные данные, и выявить особенности экологии кровососущих двукрылых семейства Ceratorogonidae на данной территории.

Материал и методы

В исследованиях использовались общепринятые методы учёта численности нападающих мокрецов: колоколом Мончадского: 5-ти минутные учёты; 3-х минутные учёты стандартным энтомологическом сачком вокруг человека или животного, сбор на свет электрической лампы [Monkhadsky, Radzivilovskaya, 1948; Monkhadsky, 1952; Gutsevich et al., 1970]. Учёты проводились стационарно с периодичностью один - два раза в декаду, а также при маршрутных сборах.

Пункты сборов материала распределены по семи (I–VII) районам Якутии, границы которых близки или совпадают с физико-географическим и флористическим районированием территории [Vinokurov, 2020]: I — Северный (С), II — Северо-Западный (СЗ), III — Северо-Восточный (СВ), IV — Западный (З), V — Центральный (Ц), VI — Юго-Западный (ЮЗ), VII — Южный (Ю).

Северо-Западный район (СЗ). Этот район относится к северной подзоне хвойных лесов Восточной Сибири. Исследования проводились на северной границе данной подзоны, в лесотундре, с постепенным переходом на севере к тундровой зоне. Климат резко континентальный, с большой амплитудой колебания от зимы к лету, дня к ночи. Средняя температура января минус 40 °С, июля — плюс 16 °С. Из древесной растительности господствующее положение занимает лиственница даурская, в подлеске: ива, ольха,

голубика, в надпочвенном слое мхи и лишайники. Территория района богато обводнена. Кроме Лены и её левых притоков Стрекаловка и Баханай, имеется большое количество термокарстовых и пойменных озёр, моховых болот. Водная растительность озёр представлена осоками, бекманией, хвощём топяным и др. Наличие крупной реки с притоками I порядка обеспечивало в исследуемый период (середина 60-х гг. прошлого столетия) превалирующее положение мошек в комплексе гнуса.

Стационарные исследования проводились в окрестностях г. Жиганск, маршрутные поездки совершались на расстояния до 10–15 км от Жиганска по реке Лене по указанным выше рекам, а также севернее Жиганска к правым притокам Бегидян (Бэгидь-ээн, Бегиджан), Кыстатыам и Мэнкэрэ (Менкере).

Северо-Восточный район (СВ) занимает территорию бассейнов рек Яны, Индигирки, Колымы в пределах Колымской низменности. Климат резко континентальный, лето умеренно тёплое, но короткое, зима суровая. Средняя температура января –38 °С, июля + 14 °С. Количество осадков по многолетней норме составляет 150–300 мм, больше половины из них приходится на вторую половину лета. В год исследований (1971) их за летний период с мая по август выпало около 70 мм. Площадь водоёмов временных и постоянных резко сократилась, что отрицательно отразилось на развитии комаров и мокрецов. По растительному покрову район относится к подзоне северо-таёжного редколесья. Из древесных пород превалирует лиственница даурская, в подлеске ива, карликовая берёзка, голубика и др. Низменность изобилует озёрами, болотами, в том числе и сфагновыми.

Из обследованных пунктов наиболее северным является с. Аргахта на р. Алазая.

Западный район (З) расположен в бассейне верхнего и среднего течения р. Вилюй. Преобладающей растительной формацией являются лиственничные леса, произрастающие на сухих супесчаных или щебнистых почвах. Погодные условия более благоприятны, чем на северо-западе Якутии. Средняя температура января: –35 °С, июля: +17,2 °С. Температура воздуха как в весенне-летние месяцы, так и среднегодовая более благоприятны в данном районе, чем в предыдущих.

Центральный район (Ц) охватывает часть Центрально-Якутской равнины, по лесорастительному районированию относится к Центральноякутской провинции сосново-лиственничной тайги средне-таёжной подзоны. Значительную часть равнины занимает полоса сухих лиственничных лесов. Второе место по расположению занимают сосновые леса, произрастающие на песчаных почвах. Для жизнедеятельности кровососущих двукрылых важное значение имеют своеобразные аласные, а также заливные прибрежные луга крупных рек с богатой прибрежной растительностью и гипново-травяные болота. Погодные условия более благоприятны благодаря меньшей площади вечной мерзлоты и более

высоким показателям температуры. Среднемесячная температура января -43°C , июля $+19^{\circ}\text{C}$.

Стационарные исследования проводились в с. Магарас в 1983 и 1984 гг., но данные по экологии приводятся, главным образом, за 1984 г., поскольку погодные условия этого летнего сезона позволили провести более полноценные учёты. Маршрутные учёты проведены в с. Ерт (Шелогон) и Кептин в 1981 и 1982 годах, соответственно.

Юго-Западный район (ЮЗ) занимает часть Приленского плато на юго-западе Якутии. Район отличается от других высокими показателями температуры -34°C в январе, $+19^{\circ}\text{C}$ в июле, обладает высокопродуктивными лесами из лиственницы и сосны обыкновенной в сообществе с пихтой сибирской и кедром сибирским [Kuznetsova, 2005].

Южный район (Ю) занимает южную горную часть среднетаёжной зоны, где преобладают горные леса из лиственницы со значительной примесью темнохвойных пород.

В данном районе мокрецы были собраны совместно с остальными представителями комплекса «гнус» в окрестностях г. Нерюнгри в 1977 г.

Наблюдения за динамикой численности мокрецов с указанием местоположения, типа наблюдений (стационарный, маршрутный), исполнителей исследований, проводились в пунктах, перечисленных ниже.

Район II (СЗ): северная подзона хвойных лесов: п. Жиганск Жиганского района, $66^{\circ}76'$ с.ш., $123^{\circ}37'$ в.д., стационарный и маршрутный, А.Г. Мирзаева [Mirzaeva, 1969]; п. Айхал Мирнинского района, $65^{\circ}56'$ с.ш., $111^{\circ}29'$ в.д., маршрутный, А.С. Плотникова и др. [Plotnikova et al., 1967]; п. Удачный Мирнинского района, $66^{\circ}25'$ с.ш., $112^{\circ}24'$ в.д., маршрутный, А.С. Плотникова и др. [Plotnikova et al., 1967]. **Район III (СВ):** Колымская низменность, северо-таёжное редколесье с преобладанием лиственницы даурской и пояса предгорьцовых кустарников (кедрового стланика): с. Аргахта Среднеколымского района, $68^{\circ}26'$ с.ш., $153^{\circ}22'$ в.д., стационарный и маршрутный, 1973 — П.Е. Полякова и др., 1989 — А.Г. Мирзаева [Polyakova et al., 1973; Mirzaeva, 1989]; Среднеколымск, $67^{\circ}27'$ с.ш., $153^{\circ}42'$ в.д., стационарный, И.А. Саввинов [Savvinov, 1975], А.И. Барашкова, А.Д. Решетников [Barashkova, Reshetnikov, 2015]; Усть-нера Оймяконского района, $64^{\circ}34'$ с.ш., $143^{\circ}13'$ в.д., маршрутный, Э.И. Воробец [Vorobets, 1986]; Момский район, $66^{\circ}27'$ с.ш., $143^{\circ}13'$ в.д., стационарный, И.А. Саввинов, 1975, А.И. Барашкова, Решетников А.Д. [Savvinov, 1975; Barashkova, Reshetnikov, 2015]. **Район IV (З):** среднетаёжные лиственничные леса с примесью темнохвойных пород, произрастающие на супесчаных или щебнистых почвах: пойменные озёра р. Виллой, стационарный и маршрутный, Н.В. Вершинин [Vershinin, 1962], А.А. Потапов и др. [Potapov et al., 1967]; Плотникова и др. [Plotnikova et al., 1967]; устье р. Леписке, $64^{\circ}36'$ с.ш., $125^{\circ}44'$ в.д., стационарный, Э.И. Воробец, Н.К. Потапова [Vorobets, Potapova, 1988]; г. Мирный Мирнинского района, $62^{\circ}32'$ с.ш., $113^{\circ}57'$ в.д., стационарный,

А.А. Потапов и др. [Potapov et al., 1967]; п. Чернышевский Мирнинского района, $63^{\circ}0'$ с.ш., $112^{\circ}28'$ в.д., стационарный, А.А. Потапов и др. [Potapov et al., 1967]. **Район V (Ц):** Центральное-Якутская равнина, среднетаёжные сухие лиственничные леса; сосновые леса на песчаных почвах; лиственничная тайга с примесью темнохвойных пород и березняков: с. Владимировка Горного района, $61^{\circ}53'$ с.ш., $129^{\circ}31'$ в.д., стационарный, Г.А. Кудрявцева [Kudryavceva, 1960, 1962]; с. Намцы Намского района, $62^{\circ}43'$ с.ш., $124^{\circ}40'$ в.д., стационарный, В.Н. Якуба [Yakuba, 1963]; с. Кептин Горного района, $62^{\circ}20'$ с.ш., $124^{\circ}26'$ в.д., маршрутный, Э.И. Воробец [Vorobets, 1986]; с. Ерт (Шологон) Горного района, $61^{\circ}58'$ с.ш., $125^{\circ}47'$ в.д., маршрутный, Э.И. Воробец [Vorobets, 1986]; с. Магарас Горного района, $62^{\circ}3'$ с.ш., $128^{\circ}2'$ в.д., стационарный и маршрутный, Э.И. Воробец, 1986; Э.И. Воробец, Н.К. Потапова, 1986; А.Г. Мирзаева [Vorobets, 1986; Vorobets, Potapova, 1988; Mirzaeva, 1989]. **Район VI (ЮЗ):** с. Кочегарово Олёкминского района, $59^{\circ}51'$ с.ш., $118^{\circ}53'$ в.д., маршрутный, Э.И. Воробец [Vorobets, 1986]. **Район VII (Ю):** г. Нерюнгри Нерюнгринского района $56^{\circ}39'$ с.ш., $124^{\circ}38'$ в.д., маршрутный, Э.И. Воробец, Н.К. Потапова [Vorobets, Potapova, 1986].

Структура доминирования видов в комплексе кровососов оценена по 5-балльной модификационной шкале Энгельмана [Engelman, 1978], по которой эудоминанты (40–100 %) оцениваются в 5, доминанты (12,5–39,9 %) — в 4, субдоминанты (4,0–12,4 %) — в 3, рецеденты (1,3–3,9 %) — в 2 и субрецеденты (менее 1,3 %) — в 1 балл.

The present work is registered in ZooBank (www.zoobank.org) under LSID urn:lsid:zoobank.org:pub:94FFB87D-389C-461E-9BB5-A111F0F1A406.

Результаты и обсуждение

Кровососущие мокрецы — самые теплолюбивые насекомые из комплекса гнуса. Если из представителей также теплолюбивой группы кровососущих двукрылых, слепней, отдельные виды обитают в типичной тундре, то мокрецы обнаружены только в кустарниковой тундре в Западной Сибири, на Ямале (Яр-Сале, $66^{\circ}0'$ с.ш.) [Mirzaeva, 1984, Mirzaeva et al., 1988]. Крайней северной точкой обитания мокрецов в Сибири остаётся пока с. Усть-Тарей на Таймыре с координатами $73^{\circ}5'$ с.ш., $90^{\circ}35'$ в.д. [Mezenov, 1972]. Там обнаружены лишь два холодолюбивых вида: голаркт *C. pulicaris* Linnaeus, 1758 и несвойственный таёжному и лесостепному районам *C. alatavicus* Smatov et Isimbekov, 1971, который в районах с умеренным климатом обитает в субальпийской и гольцовой зоне [Gutsevich, 1973; Mirzaeva, 1989]. Этот вид нами обнаружен в горном Алтае на высоте до 1700 м н.у.м. (Курай) и в с. Омолон Магаданской области на широте $64^{\circ}0'$ с.ш. Ввиду слабой изученности северная граница распространения мокрецов как в Якутии, так и в Восточной Сибири пока не установлена.

Таблица 1. Показатели средней температуры (t) и количества осадков в различных регионах Якутии
Table 1. Average temperature (t) and amount of precipitation in various regions of the Republic of Sakha (Yakutia), Russia

Период	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Всего осадков, мм
	t, °C	Осадки, мм	t, °C	Осадки, мм	t, °C	Осадки, мм	t, °C	Осадки, мм	
Жиганск									
I декада	6,10	3,1	14,8	24,9	15,2	4,3	5	6,5	38,8
II декада	10,6	10,3	10,6	2,7	16,6	4,7	4	15,3	33
III декада	14,1	12,1	17,1	1,5	8,2	48,8	-1,3	30,7	93,1
Среднемесячная	10,3	-	11,8	-	13,2	-	2,6	-	-
Аргахта									
I декада	6,7	-	17,1	3,3	12,1	2,5	5,8	0,3	6,1
II декада	13,3	0,8	15,2	13,9	10,2	7,4	5,4	-	22,1
III декада	15,6	17	17,8	11,6	12,2	5,1	-2,5	-	33,7
Среднемесячная	11,8	-	16	-	11,4	-	2,9	-	-

Распространению и обитанию мокрецов в типичной тундре препятствует, прежде всего, низкая температура воздуха, близкое залегание вечной мерзлоты, а также особый химический состав воды в водоёмах, и, главным образом, дефицит кислорода в ней. Личинки мокрецов не имеют специализированной дыхательной системы, поэтому дефицит кислорода критичен для их развития. Процессы биологического кругооборота в тундре из-за низкой теплообеспеченности замедлены. Вода в водоёмах обеднена продуктами распада органических веществ, являющихся пищей для личинок. Слабый поверхностный сток и слабый распад органических веществ не только создают дефицит кислорода, но и препятствуют отложению ила, основной среды обитания и укрытия для личинок. В тундровых водоёмах и переувлажнённых грунтах обитает лишь узко специализированная группа гидробионтов [Chernov, 1978]. Немаловажную роль в продвижении кровососущих насекомых на север играет и антропогенный фактор. Хозяйственная деятельность человека (например, в Яр-Сале на Ямале), а именно вырубку кустарников и увеличение лугов как сенокосных угодий для скота, несомненно, способствует прогреванию и аэрации почвы. Имеет значение и исторический фактор: наличие в кустарниковой тундре степных видов мокрецов *C. riethi* Kieffer, 1914 и *C. simulator* Edwards, 1939 свидетельствует о существовании степного ландшафта на определённой стадии исторического развития данной территории.

Показатели средней температуры (t) и количества осадков (мм) в различных регионах Якутии отражены в таблице 1.

Данные по распространению видов мокрецов, а также подробные характеристики их динамики численности в разных природных районах Якутии представлены в таблице 2.

Северо-Западный район (СЗ). В Северо-Западном районе с более умеренно тёплым летним сезоном (к тому же более тщательно исследованном специалистом по мокрецам) выявлено 18 видов мокрецов, из которых 13 собрано при учётах колоколом и сборах сачком, 5 — в местах выплода (табл. 1, 2, рис. 1).

Преобладающим по численности видом (эу-доминантом) оказался *C. pulicaris* Linnaeus: 98 %, доля остальных видов не превышала 2 %. Вызывает удивление, что в Северо-Западной Якутии в нападениях на человека было отмечено большое число видов мокрецов (табл. 1), тогда как в районах с более умеренным климатом из гораздо большего числа выявленных видов в массовом количестве нападало 4–5 видов (например, в южной тайге Приобья, в Томской области до 5 из 26). По всей вероятности, это объясняется значительным понижением температуры в период развития и в дефиците органических веществ, необходимых для питания личинок. Как известно, чем хуже условия развития личинок в водоёмах, тем больше потребность кровососания у самок насекомых.

Очень редкими оказались мокрецы группы *C. obsoletus* (Meigen) (*C. dobyi* Callot et Krever, *C. obsoletus* (Meigen)) и *C. grisescens* Edwards, обитатели более южных подзон таёжной зоны (табл. 1) Интересны для северной фауны Якутии находки видов *C. simulator* Edwards, 1939, *C. lenae* Glushchenko et Mirzaeva, *C. manchuriensis* Tokunaga, 1941, *C. toyamaruae* Arnaud. Первые два вида считаются степными, их нахождение можно объяснить исто-

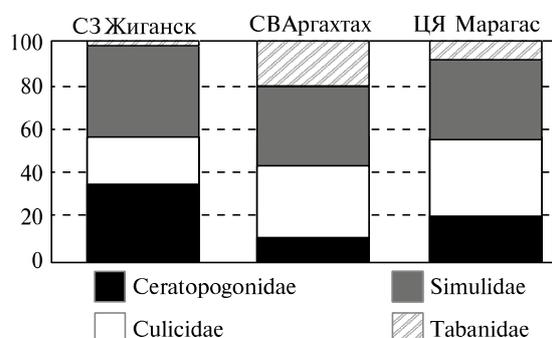


Рис. 1. Соотношение компонентов гнуса в районах Якутии: Жиганск в 1966 г., Аргахта в 1971 г., Магарас в 1984 г.

Fig. 1. The ratio of blood-sucking insects composition in the regions of the Republic of Sakha (Yakutia), Russia, namely: Zhigansk in 1966, Argahtakh in 1971 and Magaras in 1984.

Таблица 2. Видовой состав, распространение и относительная численность кровососущих мокрецов рода *Culicoides* Latreille, 1809 в разных районах Якутии
 Table. 2. Species composition, distribution and relative abundance of blood-sucking biting midges of the genus *Culicoides* Latreille, 1809 in various regions of the Republic of Sakha (Yakutia), Russia

Виды	СВ			СЗ		Ц			ЮЗ	Ю
	Аргатах	Средне-калымск	Долина Лепинске	Жиганск	Айхал	Магарас, 1983	Магарас, 1984	Кептин	Кочегарово	Нерюнгри
<i>Culicoides (Avaritia) dobyi</i> Callot et Krever, 1969	0	0	+	0	0	0	0	0	0	3
<i>C. (Avaritia) gornostaevae</i> Miprzaeva, 1984	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0,5	0
<i>C. (Avaritia) glushchenkoae</i> Glukhova, 1989	0	0	0	0	0	0	9,1	0	0	0
<i>C. (Avaritia) obsoletus</i> (Meigen, 1818)	0	0	0	0,01	+	+	0	0	0	0
<i>C. (Culicoides) pulicaris</i> Linnaeus, 1758	94,8	98,2	65	77,8	+	43,5	8,1	47,3	6,2	94
<i>C. (Culicoides) punctatus</i> (Meigen, 1804)	0	0	9	1,6	0	43,1	51,7	17,20	6,2	0
<i>C. (Silvicola) anadyriensis</i> Mirzaeva, 1984	+	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0
<i>C. (Silvicola) griseescens</i> (Edwards, 1939)	0,3	+	22	0	0	2	0,6	21,20	84	3
<i>C. (Wirthomyia) reconditus</i> Campbell et Pelham-Clinton, 1960	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0
<i>C. (Silvaticulicoides) fascipennis</i> Staeger, 1839	4,9	+	4	20,3	+	9	31,8	13,2	2,2	0
<i>C. (Silvaticulicoides) subfascipennis</i> Kieffer, 1919	0	0	0	+	0	1	0	0	0	0
<i>C. (Oecacta) simulator</i> Edwards, 1939	0	0	0	0,03	0	0	+	0	0	0
<i>C. (Beltranmyia) circumscriptus</i> Kieffer, 1918	0	0	0	0,04	0	0	+	0	0	0
<i>C. (Beltranmyia) toyamaruae</i> Arnaud, 1956	0	0	0	0,04	0	+	17,1	0,6	0	0
<i>C. (Monoculicoides) stigma</i> (Meigen), 1818	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0
<i>C. (Monoculicoides) helveticus</i> Callot, Kremer et Dedit, 1962	0	+	0	0	0	0	0	0,6	0,5	0
Всего	775	164	4248	10310	?	191	1310	152	226	3216

Районы Якутии: СВ — Северо-Восточный, СЗ — Северо-Западный, Ц — Центральный, ЮЗ — Юго-Западный, Ю — Южный.

Regions of the Republic of Sakha (Yakutia), Russia: CB — North-East, C3 — North-West, Ц — Central, ЮЗ — South-West, Ю — South.

рическим фактором, а также проникновением из соседних прибайкальских степей, двух последних — из маньчжурской фауны [Mirzaeva, 1989]. Эти виды нашли себе нишу среди разнообразных биотопов в мозаике различных ландшафтов и температурных границ данного региона.

Лёт мокрецов в Жиганске наблюдался с начала июля до середины сентября. В июле численность была незначительной. Повышение численности произошло в первой декаде августа (в среднем 282, максимально до 1015 экз. на учёт), затем наблюдалось снижение численности. Второе резкое повышение показателей (в среднем 538, максимально до 4166 экз. на учёт) наблюдалось во второй половине августа (рис. 2).

По всей вероятности, спад численности между двумя отмеченными подъёмами можно объяснить исключительно ухудшением погодных условий. Чёткого представления о числе генераций указан-

ных массовых видов в сезонном ходе численности из-за отрицательного влияния погодного фактора (сильных ветров с похолоданием) мы не получили, требуются дальнейшие наблюдения. Тем не менее, можно предполагать, что при более благоприятных погодных условиях, численность *C. pulicaris* Linnaeus может постепенно увеличиваться с первой декады августа до начала сентября. Лёт мокрецов прекратился лишь при наступлении заморозков: при понижении температуры в ночное время до минус 2 °С, мокрецы в дневное время при температуре +13–15 °С были довольно активными.

При обследовании мест выплода выяснилось, что наиболее благоприятными местами для развития личинок и куколок оказались пологие, слабо заросшие берега озёр. В более мелких водоёмах (лужах, заболоченностях) выплод личинок происходил только в начале июля. В это время многие мелкие водоёмы ещё были заполнены водой, встречались и

сильно увлажнённые участки в понижениях рельефа, где можно было обнаружить единичных личинок и куколок мокрецов.

Необходимо отметить, что мелководные водоёмы, существующие в начале летнего периода (в июне) и служащие местами выплода комаров, не могли быть местами развития личинок мокрецов из-за низкой температуры воды. Во второй половине лета они высыхали. Пересыхание водоёмов в большей степени объясняется наблюдавшимися частыми ветрами, чем испарением под действием высокой температуры, так как погода была прохладной. Сильные ветры, до 7–10 м/сек., резко снижали температуру воздуха, часто срывали учёты мокрецов. По указанной причине наблюдения за развитием преимагинальных фаз мокрецов были ограничены небольшим числом биотопов на стационарной точке (табл. 3).

Численность личинок и куколок на пробу (10 см³) была низкой, не более 6 личинок и 5 куколок.

Исследования, проведённые в п. Айхал и п. Удачный, выявили два вида мокрецов, но сезонной динамики их численности не зафиксировано, так как нападения были единичны [Plotnikova et al., 1967].

Северо-Восточный район (СВ). Видовой состав в с. Аргахта на р. Алазея представлен всего четырьмя видами: *C. pulicaris* Linnaeus (94,8 %), *C. fascipennis* Staeger (5,0 %), *C. grisescens* Edwards (0,2 %), выявленных в учётах колоколом, 4 экз. *C. anadyriensis* Mirzaeva отловлены сачком. Возможно, при обследовании мест выплода мокрецов, которого ввиду отсутствия специалиста по мокрецам и специфичности метода сбора, не проводилось, список видов мог бы увеличиться на 2–3 вида. Абсолютным доминантом (эудоминантом) выступил *C. pulicaris*

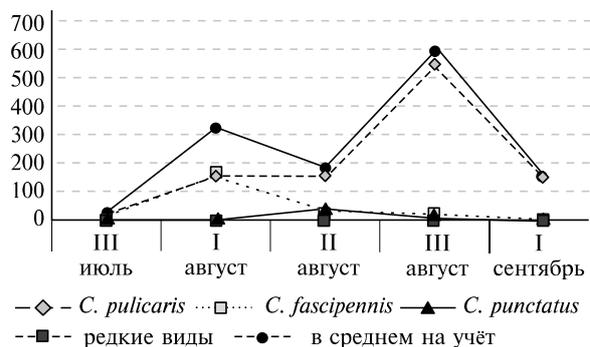


Рис. 2. Сезонная динамика численности мокрецов в с. Жиганск в 1966 г.

Fig. 2. Seasonal dynamics of the number of biting midges number in the village of Zhigansk in 1966.

Linnaeus. Численность нападающих мокрецов в данной северной точке самая низкая в комплексе гнуса (рис. 3), что вполне объяснимо, поскольку климатические условия, кратковременность оптимального периода для развития мокрецов, а также их активного нападения на добычу резко сокращают как число видов, так и численность популяции в целом. Кроме того, следует учитывать возможность автогенного развития яиц у части популяции *C. pulicaris* Linnaeus, которая проявляется у данного вида как адаптация к экстремальным условиям окружающей среды.

В окрестностях Среднеколымска выявлено 3 вида, доминирует *C. pulicaris* Linnaeus (85 %). Лёт начинался во второй декаде июля и продолжался до второй или третьей декады сентября. В разгар лета сачком за 5 минут отлавливали 160 особей. Мокрецы

Таблица 3. Места выплода мокрецов рода *Culicoides* Latreille, 1809 в окрестностях г. Жиганск в 1966 г.

Table 3. Places of breeding of biting midges of the genus *Culicoides* Latreille, 1809 in the vicinity of Zhigansk in 1966

Виды	Дата сбора	Биотопы								Всего, экз.		
		Берег озера, заросший сфагнумом		Моховое болото		Лука с торфянистым грунтом		Низина в распадке берега Лены, заросшего хвощом				
<i>C. (Culicoides) pulicaris</i> , Linnaeus, 1758	20.VII	–	–	–	–	–	–	–	–	2♀	–	2
<i>C. (Silvaticulicoides) fascipennis</i> Staeger, 1839	20.VII–2.VIII	28♀	2♂	–	–	–	–	–	–	–	–	30
<i>C. (Silvaticulicoides) subfascipennis</i> Kieffer, 1919	20.VII–2.VIII	7♀	2♂	–	–	–	–	–	–	–	–	9
<i>C. (Silvaticulicoides) pallidicornis</i> Kieffer, 1919	26.VII	–	2♂	–	–	–	–	–	–	–	–	2
<i>C. (Beltranmyia) manchuiensis</i> Tokunaga, 1941	26.VII–2.VIII	18♀	11♂	–	–	–	–	–	–	–	–	29
<i>C. (Beltranmyia) salinarius</i> Kieffer, 1914	2.VIII	6♀	2♂	–	–	–	–	–	–	–	–	8
<i>C. (Beltranmyia) circumscriptus</i> Kieffer, 1918	2–26.VIII	7♀	2♂	–	–	–	–	–	–	–	–	9
<i>C. (Beltranmyia) sphagnumensis</i> Williams, 1955	1.VII–2.VIII	10♀	17♂	–	–	–	–	–	–	–	–	27
<i>C. (Beltranmyia) sibiricus</i> (Szadziewski, 1996)	29.VI–1.VII	–	–	1♀	–	2♀	2♂	7♀	1♂	–	–	13
<i>C. (Sensiculicoides) pictipennis</i> (Staeger, 1839)	26.VII	3♀	1♂	–	–	–	–	–	–	–	–	4
Всего		79♀	39♂	1♀	–	2♀	2♂	9♀	1♂	–	–	133

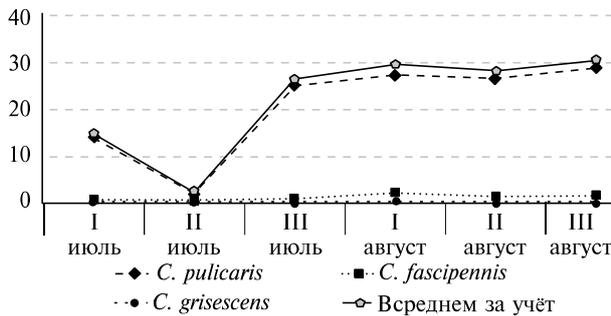


Рис. 3. Сезонная динамика численности мокрецов в с. Аргахтак в 1971 г.

Fig. 3. Seasonal dynamics of the number of biting midges number in the village of Arghatkh in 1971.

были активны при дневных температурах от 8 °С до 20 °С, при ветре 3 м/сек их лёт прекращался [Savvinov, 1975].

В Момском районе мокрецы в зависимости от погодных условий начинали летать в начале или в середине июля, максимальное увеличение численности наблюдалось в третьей декаде июля – первой декаде августа (максимум 115 экз./учёт). Массовый вид: *C. fascipennis* Staeger [Barashkova, Reshetnikov, 2015].

Западный район (З). В предыдущей статье [Mirzaeva, Potapova, 2019] уточнён состав видов мокрецов данного региона, который в настоящее время насчитывает три вида: *C. pulicaris* Linnaeus, *C. griseascens* Edwards, *C. fascipennis* Staeger. В окрестностях г. Мирный массовым видом отмечен *C. pulicaris* Linnaeus [Potapov et al., 1967]. Несомненно, при продолжении исследований фауны и экологии мокрецов Якутии, состав видов на данной территории будет пополнен. Так, на данной территории высока вероятность обитания *C. punctatus* Meigen.

По литературным данным, лёт мокрецов начинается в первой декаде августа [Potapov et al., 1967]. Учёты, проведённые в этот период с помощью колокола Мончадского в окрестностях пос. Чернышевский, показали, что численность мокрецов не превышала 30 экз. за 5-минутный учёт [Potapov et al., 1967].

Центральный район (Ц). В Центральной Якутии выявлено максимальное число видов мокрецов.

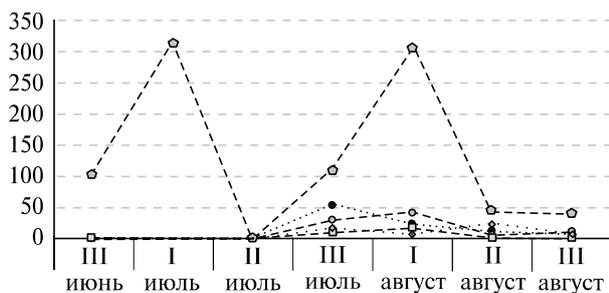


Рис. 4. Сезонная динамика численности мокрецов в с. Магарас в 1984 г.

Fig. 4. Seasonal dynamics of the number of biting midges number in the village of Magaras in 1984.

В предыдущей сводке по фауне мокрецов Якутии [Mirzaeva, Potapova, 2019] для данного района было указано 18 видов. К настоящему времени для Центрального региона выявлен дополнительно вид *C. lenae* Glushchenko et Mirzaeva, 1970. Теперь список Центрального района включает 19 видов. В нападении на человека из 19 видов зарегистрировано 12, из них доминирующими видами оказались 5 (табл. 1, рис. 4).

В окрестностях с. Магарас в сезонной динамике лёта мокрецов отмечается два пика: в конце июня-начале июля и в конце июля-начале августа (рис. 4), что совпадает с кривой сезонного хода численности в более южных умеренных широтах Сибири. В течение сезона периоды суточного ритма активности различаются, так в июне-июле пик приходится на 5.00–7.00 и 22.00 ч, а в августе — на 7.00–8.00 и 17.00–20.00 ч. Проведённые суточные учёты позволили уточнить при каких амплитудах температуры и освещённости происходит лёт мокрецов. Во время учётов фиксировали колебания температуры от 5 °С до 24 °С. При 5 °С мокрецы не летают, а оптимум температуры при которой происходит активный лёт мокрецов, находится в пределах от +8 °С до +17 °С. Во время учётов показатели освещённости колебались от 200 до 12000 лк. Выяснилось, что при низкой освещённости (200 лк и ниже) мокрецы не летают, как и при высоких показателях, оптимум находится в пределах 1200–5200 лк.

В маршрутных исследованиях, в окрестностях с. Ерт (Шелогон) проведён суточный учёт 25–26 июня 1981 г., данные которого подтверждают вышеприведённые характеристики. Лёт мокрецов начался в 5.00 ч утра, но максимум численности пришёлся на 7.00 ч (температура +11 °С, освещённость 1200 лк). С 8.00 ч утра в дневные часы (температура +21 °С, освещённость 900 лк) численность снижалась. Вечерний подъём численности приходился на 22.00 ч (при температуре +17 °С, освещённости 250 лк) и длился до 1.00 ч ночи.

В литературе, касающейся экологии мокрецов Якутии (в основном, Центральной), было отмечено, что среди видов группы *C. pulicaris* Linnaeus более теплолюбивым является *C. pulicaris* Linnaeus [Vorobets, 1986; Vorobets, Potapova, 1988]. Этот вывод был сделан на основании результатов учётов: большего числа отловленных особей *C. punctatus* Meigen, чем *C. pulicaris* Linnaeus, и в более ранние сроки. Однако он противоречил данным, полученным на большом материале из разных регионов Сибири, особенно на фоне исследований в разных ландшафтных зонах Западной Сибири с её классической широтной зональностью [Mirzaeva, 1973, 1989], поэтому при определении сборов из Центральной Якутии (с. Магарас, 1984 г.) нами был проведён анализ возрастного состава самок этих видов, собранных за период их сезонной активности. Анализ показал, что все самки ранней популяции *C. pulicaris* Linnaeus (в июле) оказались клавшими, тогда как доля клавших самок *C. punctatus* Meigen в это время оказалась низкой

Таблица 4. Возрастной состав кровососущих мокрецов доминирующих видов в окрестностях с. Магарас в 1984 г.
Table 4. Age composition of blood-sucking biting midges of dominant species in the vicinity of the village of Magaras in 1984

Дата сбора и вскрытия	<i>C. pulicaris</i> Linnaeus			<i>C. punctatus</i> (Meigen)			<i>C. fascipennis</i> Staeger		
	Всего, экз.	Не клавших, %	Клавших, %	Всего, экз.	Не клавших, %	Клавших, %	Всего, экз.	Не клавших, %	Клавших, %
25.VI	–	–	–	96	89,6	10,4	–	–	–
30.VI	–	–	–	107	96,3	3,7	–	–	–
01.VII	–	–	–	315	94,9	5,1	–	–	–
26.VII	4	–	100	54	35	65	1	–	100
27.VII	25	–	100	17	11,8	88,2	19	100	–
28.VII	21	–	100	21	19	81	11	54,3	45,7
02.VIII	8	–	100	43	53,5	46,5	25	11	89
20.VIII	23	13	87	5	80	20	7	–	100
23.VIII	10	70	30	14	57,2	42,8	14	7	93
25.VIII	14	22	78	12	41,7	58,3	8	62,5	37,5
27.VIII	3	–	100	3	–	100	3	–	100

(табл. 4). Отсутствие *C. pulicaris* Linnaeus в конце июня можно объяснить малочисленностью особей этого вида по сравнению с *C. punctatus* Meigen. Кроме того, можно допустить, что очень высокий процент клавших самок *C. pulicaris* Linnaeus обусловлен присутствием самок с автогенным развитием яиц в этот самый экстремальный период сезона.

Исследования, проведённые в сёлах Владимировка и Намцы (Ц) в конце 50-х – начале 60-х годов, также выявили двухвершинную кривую подъёма численности мокрецов в течение сезона [Kudryavtseva, 1960; Yakuba, 1963].

По наблюдению Г.А. Кудрявцевой, лёт мокрецов — самый поздний в группе кровососущих двукрылых, наблюдается с середины июля до 20-х чисел сентября. Отмечено два подъёма численности: первый — середина июля, затем спад; второй — со второй декады августа до конца месяца, максимум приходится на 27 августа, когда за 5-минутный учёт на корову нападало до 640 экз. [Kudryavtseva, 1960].

В окрестностях с. Намцы активный лёт мокрецов начинался в первых числах июля, затем наблюдался спад, второй подъём наблюдался в последних числах июля – первой декаде августа с максимумом в последних числах августа. Максимальная численность мокрецов в течение суток нарастала с 21⁰⁰–22⁰⁰ ч, достигая максимума в 24⁰⁰–2⁰⁰ часа, когда за учёт нападало свыше 110 экз. В августе суточный ритм активности был иной: нападение мокрецов приходилось на утренние (6⁰⁰–8⁰⁰) и вечерние (18⁰⁰–19⁰⁰) часы, причём вечерний пик численности значительно превышал утренний. Днём и ночью нападение мокрецов полностью прекращалось [Yakuba, 1963].

Юго-Западный район (ЮЗ). Ранее сообщалось о находке здесь лишь одного вида *C. simulator* Edwards с этикеткой «120 км вверх по Лене от г. Олёкминска» [Mirzaeva, Potapova, 2019]. В материалах дневника, обнаруженном при подготовке данной статьи, по записи из этикетки «120 км вверх по Лене от Олёкминска, Кочегарово» получены дополнительные сведения о наличии ещё 6 видов

(табл. 1). Преобладающим по численности здесь выступает типичный таёжник *C. grisescens* Edwards (84 %), что доказывает близость фауны данного района к южнотаёжной. Однако следует заметить, что это пока единственный отлов мокрецов на свет электролампы для данной территории. Многолетние исследования фауны и экологии мокрецов в разных регионах Сибири показали, что мокрецы подрода *Culicoides* (*Silvicola*) Mirzaeva, Isaev, 1990 обладают исключительной особенностью массового лёта к искусственному источнику света в тёплые тёмные ночи. В связи с этим, в данном случае, при сравнении с другими методами сбора мокрецов в этом районе, процент отлова на свет может быть завышен. По всей вероятности, при дальнейшем исследовании фауны и экологии мокрецов данного района список видов будет расширен. Во всяком случае, он будет очень близок к списку видов мокрецов из соседних районов Иркутской области, состоящему из 26 видов [Glushchenko, 1967].

В окрестностях Кочегарово проведено несколько учётов, по результатам которых выявлено, что по модификационной шкале Энгельманна виды распределялись следующим образом: эудоминант — *C. grisescens* Edwards; субдоминанты — *C. pulicaris* Linnaeus, *C. punctatus* Meigen; рецедент — *C. fascipennis* Staeger; субрециденты — *C. anadyriensis* Mirzaeva, *C. gornostaevae* Mirzaeva, *C. simulator* Edwards, *C. toyamaruae* Arnaud.

Южный район (Ю). При определении представленного материала за 17 июля оказались сборы в количестве 15 экз., из них 11 — *C. pulicaris* Linnaeus, 3 — *C. dobyi* Callot et Krever, 1 — *C. grisescens* Edwards. В сборе за 17 августа, состоящем из более 5000 экз. мокрецов, в выборке из 100 экз. 96 % составил *C. pulicaris* Linnaeus, 3 % — *C. grisescens* Edwards и 1 % — *C. dobyi* Callot et Krever. В сборе за 27 августа, из более 3000 экз., в выборке из 100 особей *C. pulicaris* Linnaeus оказалось 65 %, *C. punctatus* Meigen — 9 %, *C. grisescens* Edwards — 22 % (кстати, это также довольно высокая доля

C. grisescens Edwards в составе видов и этого, близкого соседнему ЮЗ району), *C. fascipennis* Staeger — 4 %, *C. dobyi* Callot et Krieger — 3 %. Процентное соотношение видов рассчитано для выборок по 100 экземпляров из больших по численности сборов в отдельные периоды сезона. Хотя учётные данные сделаны с недостаточной периодичностью, но уже обилие собранного материала в пик суточной активности говорит о высокой численности мокрецов на территории южного региона Якутии. Процентное соотношение видов даёт довольно чёткое представление об увеличении численности представителей из состава таёжной фауны. Если на северо-востоке Якутии холодолюбивый вид из группы *C. obsoletus* (Meigen): *C. dobyi* Callot et Krieger отсутствует, на северо-западе и на западе он редок, то на юге он входит в число субдоминантов. Значительное повышение численности *C. pulicaris* Linnaeus в конце августа позволяет сделать вывод о наличии второго поколения этого вида на юге Якутии.

Заключение

Фауна и экология кровососущих мокрецов Якутии, по сравнению с другими семействами комплекса «гнус», изучены слабо. По литературным данным и собственным наблюдениям выявлено 27 видов, из них наибольшее число обнаружено на северо-западе и в центральных районах. Численность мокрецов наиболее высока в местах обитания видов подрода *Culicoides* (*Culicoides*) Latreille, 1809 (*C. pulicaris* Linnaeus), и позднелетнего эврибионтного вида *C. fascipennis* Staeger, наиболее приспособленных к суровым условиям резко континентального климата в зоне многолетней мерзлоты. С продвижением с севера на юг Якутии, от северо-таёжного редколесья к южной среднетаёжной окраине в районы с более благоприятными климатическими условиями, популяция мокрецов пополняется представителями более южных районов таёжной зоны (*C. punctatus* (Meigen), *C. grisescens* Edwards, *C. helveticus* Callot, Kremer et Deduit и др.). Несмотря на состав доминирующих видов, адаптированных к резко континентальному климату, вызывает интерес присутствие на севере Якутии представителей видов, казалось бы, несвойственных фауне северных районов. Но объяснение данному факту, подтверждающемуся и на флористическом материале [Karavaev, Skryabin, 1971], находим при анализе влияния исторического фактора и продвижения более южных видов с юга на север. Виды *C. simulator* Edwards, *C. riethi* Kieffer — представители степной фауны могли существовать в определённый исторический период на территории Якутии на более обширных степных пространствах, а также проникать и в настоящее время из прибайкальских степей. Виды *C. manchuriensis* Tokunaga, *C. toyamaruae* Arnaud, как и отдельные представители флоры Якутии, считаются пришельцами маньчжурской фауны. Привлекает внимание находка в северо-восточном районе Якутии вида *C. anadyriensis* Mirzaeva, который обнаружен

пока лишь в 4-х экз. В значительном количестве мокрецы данного вида обнаружены нами в 1967 г. на Чукотке [Mirzaeva, 1989]. Ввиду того, что данный вид, по нашим данным, обитает исключительно на севере Восточной Сибири (на Чукотке и в Якутии), вполне допустимо принять этот вид как эндемика данной территории. Но допустимо и другое мнение: возможно, он окажется аналогом уже существующего вида фауны какой-либо прилегающей зарубежной территории, близкой по климатическим или физико-географическим условиям. Подобный пример — выделение нами из подрода *Culicoides* (*Silvicola*) Mirzaeva, Isaev нового, близкого к виду *C. grisescens* Edwards, вида [Mirzaeva, 1984], который оказался североамериканским видом *C. sommermanae* Wirth et Blanton, 1969. Находка данного вида в составе фауны мокрецов России является доказательством фаунистических обменов по Берингийскому мосту в различные периоды плейстоцена. Таким образом, изучение фауны кровососущих мокрецов Якутии представляет большой интерес в дальнейшем научном и историческом аспектах.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации на 2021–2024 гг. по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9). Исследование также поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственной академии наук на 2021–2025 гг. (проект № FWGS-2021-0002).

Авторы признательны зав. лабораторией экологии насекомых ИСИЭЖ СО РАН, д.б.н. Т.А. Новгородовой и г.н.с. ИБПК СО РАН, д.б.н. Н.Н. Винокурову за ценные советы и консультации.

References

- Andreev V.N., Galaktionova T.Ph., Perphil'eva V.I., Shcherbakov I.P. 1987. [The main features of the vegetation cover of the Yakut ASSR]. Yakutsk: YaB SO of AN USSR. 156 p. [In Russian].
- Barashkova A.I., Reshetnikov A.D. 2015. [Diptera blood-sucking insects of Yakutia agrocenoses and protection from the midges of farm animals]. Belgorod: APNI. 164 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 1978. [Structure of the animal population of the Subarctic]. Moscow: Nauka. 167 p.
- Engellmann H.D. 1978. Dominanzklassifizierung von Bodenanthropoden // Pedobiologia. No.18. P.378–380.
- Glushchenko N.P. 1967. [To the knowledge of the fauna and ecology of the biting midgies of the genus *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) of the upper basin of the Lena River] // Rezultati issledovaniy po probleme bor'bi s gnusom. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie. P.163–167. [In Russian].
- Gutsevich A.V. 1973. [Blood-sucking midges (Ceratopogonidae)] // Fauna SSSR. Diptera. Leningrad: Nauka. Vol.3. No.5. 272 p. [In Russian].
- Gutsevich A.V., Monchadsky A.S., Shtackelberg A.A. 1970. [Mosquitoes (family Culicidae)] // Fauna SSSR. Diptera. Leningrad: Nauka. Vol.3. No.4. 384 p.

- Karavaev M.N., Skryabin S.Z. 1971. Vegetation of Yakutia // Rastitel'nyy mir Yakutii. Yakutsk: Yakutknigoizdat. 128 p. [In Russian].
- Korzhuev S.S. 1965. [Relief and geological structure of Yakutia. Moscow: Nauka. 114 p. [In Russian].
- Kudryavtseva G.A. 1960. [Some data on ecology and fauna of blood-sucking Diptera insects of Central Yakutia] // Uchyonye zapiski YaGU. No.8. P.109–115. [In Russian].
- Kudryavtseva G.A. 1962. [Blood-sucking Diptera insects of Central Yakutia] // Uchyonye zapiski YaGU. No.13. P.127–132. [In Russian].
- Kuznetsova L.V. 2005. [Floristic zoning of Yakutia] // Raznoobrazie rastitel'nogo mira Yakutii. Novosibirsk: SO RAN. P.13–41. [In Russian].
- Meznev N.P. 1972. [Complex of blood-sucking insects in the northern districts of Taimyr] // Zoologicheskie problemi Sibiri. Materiali IV Soveshchaniya zoologov Sibiri. Novosibirsk: Nauka. P.140–42. [In Russian].
- Mirzaeva A.G. 1969. [On the fauna of biting midges of the genus *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) in Northern Siberia] // Parasitologiya. Vol.3. No.4. P.320–328. [In Russian].
- Mirzaeva A.G. 1973. [Blood-sucking midges (Diptera, Ceratopogonidae) of Siberia] // Itogi issledovaniy zhivoyi prirody Rossii. Novosibirsk: Nauka. P.113–130. [In Russian].
- Mirzaeva A.G. 1984a. [Review of midges of the subgenus *Avaritia* Fox (Diptera, Ceratopogonidae, genus *Culicoides* Latr.) of Siberia] // Entomologicheskoe obozrenie. Vol.63. No.2. P.365–378. [In Russian].
- Mirzaeva A.G. 1984b. [Isolation of new species from *Culicoides grise-scens* Edw. (Diptera, Ceratopogonidae) on territory of Siberia] // Chlenistonogie i helminti Sibiri. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie. P. 63–73. [In Russian].
- Mirzaeva A.G. 1989. [Blood-sucking midges (Diptera, Ceratopogonidae) of Siberia and the Far East.] Novosibirsk. Nauka. 232 p. [In Russian].
- Mirzaeva A.G., Glushchenko N.P. 1976. [Landscape-ecological groups of blood – sucking midges (Diptera, Ceratopogonidae) of Siberia] // Fauna chlenistonogikh I gel'mintov Sibiri. Trudy Biologicheskogo instituta. Novosibirsk: Nauka. Vol.18. P.277–290. [In Russian].
- Mirzaeva A.G., Petrozhitskaya L.V., Glushchenko N.P. 1988. [Landscape and ecological distribution of blood-sucking insects in the tundras of Yamal] // Dvukriliye nasekomye USSR i ikh rol v ekosistemakh. Leningrad: ZIN AN USSR. P.70–78. [In Russian].
- Mirzaeva A.G., Potapova N.K. 2019. [The fauna of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) of Yakutia] // Euroasian Entomological Journal. Vol.18. No.4. P.277–284. [In Russian]. <https://doi.org/10.15298/euroasentj.18.4.07>.
- Monchadsky A.S. 1952. [Flying blood-sucking diptera are blood-sucking insects]. Moscow, Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR. 65 p. [In Russian].
- Monchadsky A.S., Radzivilovskaya Z.A. 1948. [A new method of quantitative accounting of the activity of the attack of bloodsuckers] // Parasitologicheskii zbornik Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. No.9. P.147–165. [In Russian].
- Plotnikova A.S., Kupriyanova E.S., Potapov A.A., Vladimirova V.V. 1967. [The study of mosquitoes and measures in the area of diamond development and construction of the Vilyui hydroelectric power station in the Yakut ASSR. Report 1] // Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni. Vol.36. No.1. P.3–11. [In Russian].
- Polyakova P.E., Bobrova S.I., Gomoyunova N.P. 1973. [Fauna and ecology of blood-sucking Diptera insects of the Central part of the Kolyma lowland] // Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk. Vol.15. No.3. P.90–99. [In Russian].
- Potapov A.A., Vladimirova V.V., Kupriyanova, E.S., Plotnikova A.S. 1967. [The study of gnats and measures of protection against it in the area of diamond development and construction of the Vilyui hydroelectric power station in the Yakut ASSR. Report 2] // Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnie bolezni. Vol.36. No.3. P.312–319. [In Russian].
- Savvinov I.A. 1975. [Blood-sucking Diptera insects of Srednekolymsk district of the Yakut ASSR] // Voprosy zhivotnovodstva na Krainem Severe. Novosibirsk. P.83–86. [In Russian].
- Vinokurov N.N. 2020. Annotated catalogue of the true bugs (Heteroptera) of Yakutia. // Zoosystematica Rossica. Suppl.3. P.3–203. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/zsr/2020.supl.3.3>.
- Vinokurov N.N., Kanyukova E.V., Golub V.B. 2010. [Catalog of semi-winged insects (Heteroptera) of the Asian part of Russia]. Novosibirsk: Nauka. 320 p. [In Russian].
- Vorobets E.I. 1986. [To the fauna and biology of midges (Diptera, Ceratopogonidae) of Yakutia] // Biologicheskie problemy Severa. Tezisy dokladov XI Vserossiiskogo simpoziuma. Ichtiologiya, gidrobiologiya, gidrokimiya, entomologiya i parazitologiya. Yakutsk: YaPH SO AN SSSR. P.29–130. [In Russian].
- Vorobets E.I., Potapova N.K. 1988. [Materials on fauna and number of blood-sucking Diptera insects of the Eastern part of the Lena-Vilyuy interflaves] // Nasekomye lugo-taezhnykh biotsenozov Yakutiy. Yakutsk. P.112–119. [In Russian].
- Yakuba V.N. 1963. [The biting midges of Central Yakutia] // Doklady Irkutckogo protivochumnogo instituta Sibiri i Dal'nego Vostoka. Gorno-Altaysk. Vol.5. P.215–217. [In Russian].

Поступила в редакцию 13.12.2022