

Сироткин Михаил Борисович

**ВЫЯВЛЕНИЕ ОБЩИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕВЫХ БОРРЕЛИОЗОВ ЕВРАЗИИ ДЛЯ
СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОГО НАДЗОРА**

3.2.2. - эпидемиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном учреждении «Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии имени почетного академика Н.Ф. Гамалеи» Министерства здравоохранения Российской Федерации

Научный руководитель:

Коренберг Эдуард Исаевич – заслуженный деятель науки РФ, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории переносчиков инфекций ФГБУ «НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России

Официальные оппоненты:

Пеньевская Наталья Александровна – доктор медицинских наук, главный научный сотрудник Федерального бюджетного учреждения науки «Омский научно-исследовательский институт природно-очаговых инфекций» Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека

Ботвинкин Александр Дмитриевич – доктор медицинских наук, профессор, профессор кафедры эпидемиологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Иркутский государственный медицинский университет» Министерства здравоохранения Российской Федерации

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение «48 Центральный научно-исследовательский институт» Министерства обороны Российской Федерации

Защита диссертации состоится «3» октября 2025г. в 11 часов на заседании диссертационного совета 21.1.018.01 при федеральном государственном бюджетном учреждении «Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии имени почетного академика Н.Ф. Гамалеи» Министерства здравоохранения Российской Федерации по адресу: 123098, Москва, ул. Гамалеи, 18.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБУ «НИЦЭМ им Н. Ф. Гамалеи» Минздрава России и на сайте Центра: <http://www.gamaleya.org/>.

Автореферат разослан «___» _____ 20__ г.

ВрИО ученого секретаря диссертационного совета
Доктор медицинских наук

Бурцева Е.И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. Иксодовые клещевые боррелиозы (ИКБ) – группа облигатно трансмиссивных природно-очаговых инфекций, распространенных в основном во многих странах северного полушария (Коренберг Э.И. и др., 2002, 2013 и др.). Человек как правило заражается после инокуляции возбудителей при укусе иксодовыми клещами-переносчиками. ИКБ отличаются высокой социальной значимостью (заболеваемость достигает 22-130 случаев на 100 тысяч населения) в некоторых странах Европы. В Российской Федерации ИКБ по уровню заболеваемости в последние годы занимают первое место среди всех природноочаговых инфекций. По официальным статистическим данным, ежегодно отмечается до 10 тысяч свежих случаев (Коренберг Э.И. и др., 2013; Пенъевская Н.А., Рудаков Н.В., 2020; Рудакова С.А. и др., 2021, 2023 и др.). Возбудители относятся к группе *Borrelia burgdorferi sensu lato*, включающей в настоящее время более 20 видов. Патогенность для человека пока доказана только для шести из них, из которых в Евразии наиболее распространены *Borrelia garinii*, *B. afzelii* и *B. bavariensis* (Коренберг Э.И. и др., 2013; Eisen L., 2020 и др.).

Принципиальная схема циркуляции патогенных видов боррелий в природных очагах основана на закономерностях их вертикальной и горизонтальной передачи по ходу сложных (имаго-яйцо-личинка-нимфа-имаго) многолетних циклов развития таежного (*Ixodes persulcatus* Sch. 1930) и европейского лесного (*I. ricinus* L. 1755) клещей. Важнейшие резервуарные хозяева боррелий и прокормители преимагинальных фаз переносчиков в европейской части Евразии – рыжая полевка (*Microtus glareolus*) и обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), а также некоторые другие виды мелких и средних млекопитающих. В азиатском регионе рыжую полевку замещают красная (*Microtus rutilus*) и красно-серая (*Microtus rufocanus*) полевки. Общая продолжительность развития новой генерации в зависимости от климато-географических условий, в которых существуют популяции переносчиков, варьирует от 3 до 6 лет. Она определяется возможностями перерывов в развитии (диапаузами) при переходе из одной фазы в следующую. Основным сигнальным механизмом, вызывающим задержку развития, – реакция клещей на длину дня (продолжительность фотопериода). Морфогенетическая диапауза, обусловленная короткодневным световым режимом, приводит к задержке перелинивания сытых личинок и нимф. Для *I. ricinus* в отличие от таежного клеща возможна зимовка напитавшихся самок и отложенных яиц. Поведенческая диапауза проявляется в задержке активации перелинявших клещей (Randolph S., 2004; Балашов Ю.С., 2009; Коренберг Э.И. и др., 2013, 2016 и др.).

В связи с районированием ареала ИКБ по климатическим показателям в Евразии выделено 8 крупных очаговых регионов (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1981; Коренберг

Э.И. и др., 2013): Центральноевропейско–Средиземноморский, Крымско–Кавказский, Восточно–Европейский, Западно–Сибирский, Казахстанско–Среднеазиатский, Среднесибирско–Забайкальский, Хинганско–Приамурский и Притихоокеанский. Основным переносчик в двух первых регионах – *I. ricinus*, на значительной части Восточно–Европейского региона встречаются оба вида, в остальных, распространен, только *I. persulcatus*. Природно–климатические условия конкретных частей ареала определяют региональные закономерности функционирования паразитарных систем.

Эпидемическое проявление природных очагов – это результат взаимодействия двух основных показателей: их лоймопотенциала и частоты контакта населения с ними. Лоймопотенциал может изменяться в разные годы, поскольку зависит от динамики ряда многолетних биоценотических и внутривидовых процессов, затрагивающих паразитарные системы. Применительно к природным очагам ИКБ, лоймопотенциал, следует оценивать исходя из численности в период активности взрослых особей *I. persulcatus*, имаго и нимф *I. ricinus* содержащих боррелии в слюнных железах.

Зоолого–энтомологический и эпизоотологический мониторинг – ключевой раздел эпидемиологического надзора, который осуществляется с целью прогнозирования интенсивности эпидемического проявления природных очагов. В настоящее время система эпиднадзора за природноочаговыми инфекциями, включая ИКБ, отраженная в СанПин «Требования по профилактике инфекционных болезней» (2021), а также «МР - Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах инфекционных болезней», 2023, требует существенного совершенствования, поскольку его задачи выполняются лишь частично (Коренберг Э.И., 2016; Транквилевский Д.В. и др., 2016, 2024 и др.). Во многом, это связано с тем, что остаются не уточненными параметры паразитарных систем, которые главным образом определяют грядущее состояние эпизоотической активности природных очагов. Опубликованные графические схемы циркуляции патогенных видов боррелий в природных очагах, отражают только направления их передачи между фазами переносчиков и основными группами резервуарных хозяев без количественной оценки далеко не равнозначных этапов эпизоотического процесса. Большинство исследований по математическому моделированию динамики паразитарных систем ИКБ включает анализ лишь их отдельных звеньев (Hartemink N. et al., 2008; Hancock P. et al., 2011; Li S., et al., 2012 и др.). При этом, возможность существования евразийских природных очагов, как правило, основывают только на общих гигротермических характеристиках ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus* (Estrada-Peña A., Venzal J., 2007; Попов И.О., 2016 и др.).

Таким образом, ключевой проблемой эпидемиологического надзора и достоверного прогнозирования лоймопотенциала природных очагов по-прежнему, остается выявление закономерностей существования популяций их возбудителей, в географически различных экосистемных региональных условиях. Основой для оценки возможной степени воздействия экосистемных факторов на узловые этапы функционирования паразитарных систем может служить универсальная количественная схема циркуляции боррелий в природных очагах, отсутствовавшая до наших исследований. В отдельных частях нозоареала под влиянием местных биотических и абиотических факторов, происходит ее закономерная «корректировка», что необходимо учитывать в информационном блоке эпидемиологического надзора при проведении мониторинга за природными очагами ИКБ.

Цель исследования

Выявление основных экосистемных факторов, определяющих распространение и лоймопотенциал природных очагов иксодовых клещевых боррелиозов Евразии для совершенствования эпидемиологического надзора за инфекциями этой группы.

Задачи исследования

1. Создать обобщенные универсальные типовые количественные схемы циркуляции в природных очагах наиболее распространенных в Евразии возбудителей ИКБ в процессе воспроизводства сменяющихся генераций каждого из двух видов иксодовых клещей – их основных хозяев и переносчиков, включающие все звенья эпизоотического процесса.
2. Оценить влияние биотических и абиотических факторов на функционирование ряда последовательных генераций переносчиков и лоймопотенциал природных очагов в разных евразийских частях ареала ИКБ.
3. Проанализировать возможную среднесрочную динамику ареалов основных переносчиков ИКБ в северном направлении на конкретных примерах.
4. Обосновать рекомендацию дополнительных показателей для совершенствования эпидемиологического надзора и краткосрочного прогнозирования лоймопотенциала природных очагов ИКБ.

Научная новизна

1. Впервые созданы универсальные количественные схемы циркуляции возбудителей ИКБ в природных очагах Евразии с двумя различными видами основных переносчиков и долговременных хозяев боррелий, пригодные для анализа общих закономерностей функционирования паразитарных систем.
2. Проведена сравнительная оценка влияния главных экосистемных факторов на формирование лоймопотенциала с выявлением значения численности прокормителей

преимагинальных фаз переносчиков и температурного режима поверхности почв в природных очагах ИКБ.

3. Оценены потребности в тепле таежного и европейского лесного клеща и рассчитаны видовые термальные константы развития их разных фаз.

4. На примере экосистем, расположенных в оптимальных и пессимальных частях ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus*, выявлена продолжительность периодов, необходимых для получения разными фазами жизненного цикла переносчиков количества тепла, обеспечивающего их метаморфоз, как ключевого фактора, определяющего демографическую структуру популяций клещей и лоймопотенциал природных очагов.

Теоретическая и практическая значимость

1. Предложены новые подходы к оценке влияния биотических и абиотических факторов на паразитарные системы ИКБ, позволяющие совершенствовать прогнозирование изменений эпизоотической активности природных очагов.

2. Предложен критерий (возможность получения видовых термальных констант развития), позволяющий объективно оценить вероятность динамики границ нозоареала ИКБ и его пространственной структуры в связи с глобальными изменениями климата.

3. На основании представленных в диссертации выводов из проведенных аналитических исследований, внесены практические рекомендации по совершенствованию информационного блока эпидемиологического надзора и методики краткосрочного прогнозирования величины лоймопотенциала природных очагов ИКБ.

Внедрение полученных результатов в практику

Результаты диссертационной работы использованы в методических рекомендациях Роспотребнадзора МР 3.1.0322-23. «Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах инфекционных болезней» (2023), утвержденных руководителем Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, Главным государственным санитарным врачом Российской Федерации А.Ю. Поповой. 13.04.2023. Материалы диссертации используются в курсах лекций на кафедре инфекционных болезней с курсом медицинской паразитологии и тропических заболеваний Военно-медицинской академии (Акт о внедрении от 26 ноября 2024 года протокол №4).

Методология и методы исследования

Методология исследования базируется на анализе общих закономерностей функционирования паразитарных систем ИКБ, позволяющих предложить универсальную количественную схему циркуляции основных патогенных видов возбудителей в природных очагах Евразии. Методические принципы, используемые в настоящей диссертации, основаны

на подходах, использованных ранее для создания количественной схемы циркуляции вируса клещевого энцефалита (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). В работе использовались аналитические и общепринятые статистические методы исследования.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Стабильная циркуляция возбудителей ИКБ в евразийских паразитарных системах, обуславливающая эпидемическое проявление природных очагов возможна, при существующем уровне вертикальной передачи, если количество инфицированных прокормившихся личинок возрастет в сотни раз, а нимф в 1.5-2 раза по сравнению с голодными.
2. Распространение природных очагов ИКБ в Евразии главным образом определяют видовые адаптивные механизмы жизненных циклов основных переносчиков, обеспечивающие развивающимся стадиям набор необходимых термальных констант для их метаморфоза в определенные географически обусловленные промежутки времени.
3. Динамика численности популяций основных переносчиков ИКБ в значительной мере определяется ежегодным соотношением недиапаузирующих и диапаузирующих напитавшихся особей на разных этапах циклов развития. Это следует учитывать при краткосрочном прогнозировании величины лоймопотенциала природных очагов.

Степень достоверности результатов

Настоящее аналитическое исследование основано на многолетних репрезентативных материалах, выполненных по сопоставимой методике в определенный временной период, представленных в публикациях отечественных и зарубежных исследователей. Принятые критерии отбора исходных данных и их статистическая обработка с применением общепризнанных методов: t – критерий Стьюдента при уровне достоверности ($p \leq 0.05$) подтверждают достоверность проводимого нами анализа и расчетов.

Апробация работы

Апробация диссертации состоялась 22 января 2025 года на совместной научной конференции отделов природноочаговых инфекций и эпидемиологии ФГБУ «НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России (Протокол № 1). Материалы диссертации были представлены на Международной научно-практической конференции «Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы» (3-5 октября 2019 года, г. Воронеж), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы эпидемиологии, микробиологии, природной очаговости болезней человека», (28-29 сентября 2021 года, г. Омск); Российской научно-практической конференции «Управляемые и другие социально-значимые инфекции: диагностика лечение и профилактика» (7 – 8 февраля 2023 года, г. Санкт-Петербург).

Декларация личного участия автора

Диссертационная работа написана автором самостоятельно. Автор непосредственно участвовал в выборе темы и основных направлений исследования, отбирал и анализировал опубликованные литературные данные, проводил необходимые расчеты, их статистическую обработку, интерпретировал полученные результаты. Доля участия автора в подготовке диссертационной работы составляет не менее 85%.

Соответствие диссертации паспорту научной специальности

Основные научные положения диссертации соответствуют пунктам 2, 5, 7 паспорта научной специальности 3.2.2. «Эпидемиология».

Публикации

По теме диссертации опубликовано 10 работ, из них 7 в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, и 3 работы, представленные в материалах научно-практических конференций с международным участием.

Структура и объем диссертации

Диссертация изложена на 153 страницах машинописного текста, состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, главы собственных исследований, обсуждения полученных результатов, заключения, выводов, списка литературы, иллюстрирована 16 таблицами и 10 рисунками. Список использованной литературы включает 189 отечественных и 83 зарубежных источника.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Материалы и методы исследования. В основу проведенного анализа, общих закономерностей функционирования паразитарных систем принят аналитический метод исследования. По опубликованным материалам полевых экспериментов, в разных частях ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus*, нами рассчитаны усредненные значения числа клещей на разных этапах развития одной гипотетической генерации, а по данным экспериментального изучения эффективности передачи возбудителей – изменение их вероятного числа с боррелиями в процессе метаморфоза совокупности особей той же генерации. Мы отдаем предпочтение результатам индикации возбудителей различными методами микроскопии, а также посевом материала от переносчиков на питательную среду. При отсутствии таких данных привлечены результаты полученные с помощью ПЦР. В расчетах принимаем, что эффективность вертикальной и горизонтальной передачи наиболее распространенных в Евразии видов патогенных боррелий не имеет существенных различий.

Сравнение реализации универсальных схем циркуляции возбудителей ИКБ проведено на примере очаговых регионов, расположенных в различных широтно-меридиональных географических условиях обширных ареалов их основных долговременных хозяев и

переносчиков. Для природных очагов, где патогенные боррелии экологически связаны с *I. persulcatus*, - это Южно-Сихотэ-Алинский, Уфимско-Чусовской и Карельский регионы, а для «рицинусных» очагов – Альпийский, Неманско-Двинский и тот же Карельский, где важное значение в эпизоотологии ИКБ имеют иксодовые клещи двух названных видов.

Влияние численности важнейших прокормителей на показатели выживания личинок и нимф, оценивали на основании сопоставления числа активировавшихся клещей и максимально возможного количества напивавшихся особей на фоновых видах мелких млекопитающих (на 100 га) в сравниваемых очаговых регионах. Анализ связи этих параметров осуществлялся путем нахождения коэффициентов корреляции Пирсона (r) при показателях значимости ($p \leq 0.05$), и на их основе коэффициентов детерминации (R^2). Все расчеты проводились в программе Excel с использованием пакета стандартных приложений.

Абсолютную численность активировавшегося имаго за сезон (на 100 га) переводили из относительной (на флаги / час) путем умножения на коэффициент 100 (по Ковалевскому Ю.В., Коренбергу Э.И., 2002). Расчет абсолютной численности активировавшихся за сезон преимагинальных фаз в сравниваемых регионах, мы осуществляли исходя из обычного соотношения в популяциях голодных личинок, нимф и имаго: 167: 11: 1 для таежного клеща (Левин М.Л., 1990). Для популяций лесного клеща, такое соотношение, рассчитанное нами по показателям абсолютной численности активировавшихся особей на учетных площадках (Pretzmann G. et al., 1964; Randolph S., 2004), составляет соответственно: 36: 15: 1. Данные о том, какая часть преимагинальных фаз иксодовых клещей прокармливается на конкретном виде хозяина исходя из его максимально возможной численности, рассчитаны по формуле (Олсуфьев Н.Г., 1953):

$$A \times \Pi \times M / B,$$

где A - индекс обилия клещей на каждом хозяине, Π - его абсолютная численность, M - продолжительность периода активности клещей, B - средняя продолжительность пребывания клещей на хозяине, до полного насыщения и отпадения.

Полученные цифры вклада основных прокормителей личинок и нимф суммировались на 100 га по каждому из сравниваемых очаговых регионов. Также, были найдены показатели обилия прокормившихся личинок и нимф, путем умножения общей относительной численности мелких млекопитающих (на 100 ловушко / суток) на среднесезонные индексы обилия предимаго и продолжительности их сезона активности.

Анализ воздействия абиотических факторов на функционирование и распространение евразийских паразитарных систем ИКБ был проведен по следующей методике. Термальные константы эмбриогенеза, метаморфозов личинок и нимф были рассчитаны по опубликованным результатам лабораторных экспериментов в наиболее оптимальном для развития переносчиков

температурном режиме. На основании сопоставления подекадных вариантов прокармливания переносчиков и показателей теплообеспеченности поверхности почв (по справочным материалам), мы оценили особенности формирования возрастной структуры популяций *I. persulcatus* и *I. ricinus*, определяемые возможностью получения термальных констант развития в условиях сравниваемых очаговых регионов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предложенные нами универсальные количественные схемы циркуляции возбудителей ИКБ в природных очагах Евразии (рисунок 1) основаны на анализе двух процессов: 1) изменение числа клещей на разных этапах развития одной генерации *I. persulcatus* и *I. ricinus* 1–10 (светлые полосы); 2) изменение числа зараженных клещей на разных этапах развития этой же генерации 1А–10А (темная часть). Как следует из расчетов, узловой параметр, в основном, определяющий формирование генерации этих спирохет – степень интенсивности горизонтальной передачи боррелий предимаго от резервуарных хозяев, благодаря которой, зараженность прокармлившихся личинок по сравнению с голодными особями возрастает примерно в 450-500 раз, а нимф в 1.5-2 раза.

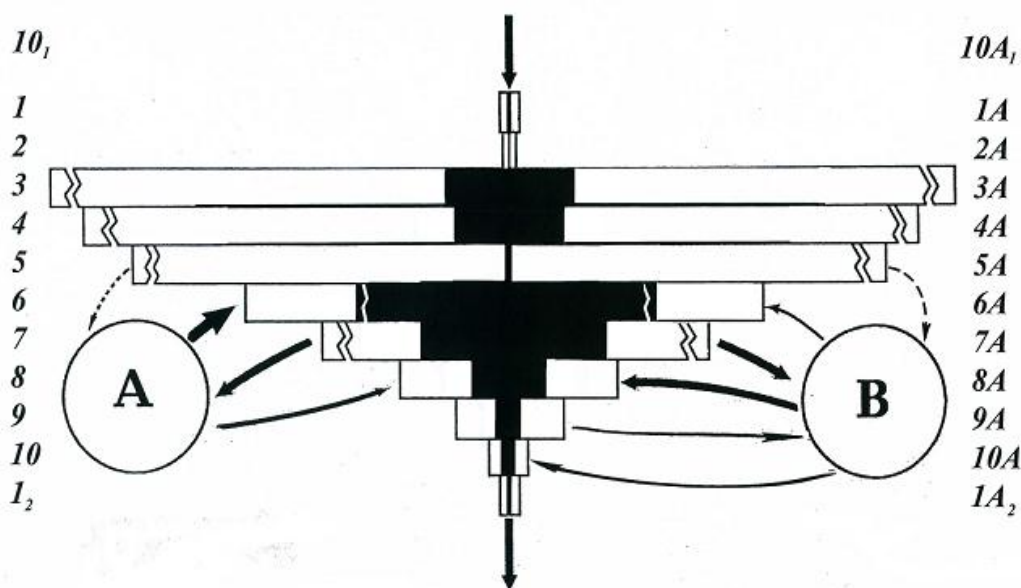


Рисунок 1 - Схема изменений общего количества и инфицированных боррелиями клещей на последовательных этапах цикла развития гипотетической генерации *I. persulcatus* и *I. ricinus*: 1 – накормившиеся самки; 2 – накормившиеся самки, отложившие яйца; 3 – яйца (яйцепродукция генерации); 4 – яйца после гибели яйцекладок; 5 – голодные личинки; 6 – накормившиеся личинки; 7 – голодные нимфы; 8 – накормившиеся нимфы; 9 – голодные имаго; 10 – имаго, дающие начало новой генерации; черные сектора 1А – 10А (справа) – число зараженных особей на тех же этапах. Стрелки указывают направления и возможную интенсивность передачи боррелий. Круг А – хозяева только личинок и нимф; круг В – хозяева взрослых клещей и одновременно преимагинальных фаз.

Изменение числа клещей на разных этапах развития одной генерации *I. persulcatus*

1. Число самок генерации напитавшихся в течение весенне-летнего периода мы обозначили как n .
2. Показатели выживания сытых самок повсеместно приближаются к 75% (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977; Филиппова Н.А., 1985). Следовательно, яйцекладку могут дать $0.75n$.
3. Если принять, что средняя величина яйцекладки составляет 2500 яиц (Балашов Ю.С., 2012), то яйцепродукция всех самок генерации составит $0.75n \times 2500 = 1875n$.
4. Выживает около 85% отложенных яйцекладок (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977), после их частичной гибели остается примерно следующее количество яиц: $1875n \times 0.85 = 1600n$.
5. С учетом описанной ранее гибели яиц их благополучное развитие происходит примерно в 90% случаев (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977; Филиппова Н.А., 1985), число голодных личинок, произошедших из всей яйцепродукции генерации клещей, составляет: $1600n \times 0.9 \approx 1440n$.
6. По сравнению с общим числом активизирующихся личинок, количество напитавшихся особей в природном очаге, как правило, не превышает 10% (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). Поэтому, число успешно прокормившихся личинок может составлять: $1440n \times 0.1 = 144n$.
7. Принимаем, что примерно одна половина напитавшихся личинок развивается без диапаузы, а другая – диапаузирует, причем выживают 55% первых и около 30% вторых особей (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977; Филиппова Н.А., 1985). Следовательно, общее количество голодных нимф, которые появятся из напитавшихся личинок, может быть выражено следующим образом: $144n \times 0.5 \times 0.55 + 144n \times 0.5 \times 0.3 \approx 60n$.
8. Предположительно, в природном очаге накармливается около 20% активировавшихся нимф (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). Общее число напитавшихся нимф, вероятно, может составлять: $60n \times 0.2 = 12n$.
9. Без диапаузы развиваются примерно 50% прокормившихся нимф, причем из них выживают около 80%. Диапаузу благополучно переносят около 25% особей (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977; Филиппова Н.А., 1985). Тогда, число имаго, появившихся из всех успешно развившихся нимф, может быть выражено как $12n \times 0.5 \times 0.8 + 12n \times 0.5 \times 0.25 \approx 6n$.
10. По всей вероятности, прокармливаются около 30% активировавшихся голодных имаго (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977) и, следовательно, их число составляет $6n \times 0.3 \approx 2n$. Поскольку, соотношение полов в популяциях близко к 1:1, новая генерация (n_1) должна начаться от их числа, которое аналогично исходному: n .

**Изменение числа зараженных клещей на разных этапах
цикла развития *I. persulcatus***

1А. Усредненный показатель зараженности взрослых особей (n_A) приближается к 30% (Коренберг Э.И. и др., 2002; 2013). Причем, число инфицированных этими спирохетами самок, может возрасти после питания не более чем в 2 раза и, составляет около $0.6n$.

2А. В этом случае с учетом показателей выживания сытых имаго яйцекладку дадут следующее количество инфицированных самок $0.6n \times 0.75 = 0.45n$.

3А. До 10% напитавшихся зараженных самок, способны передавать возбудителей своему потомству по данным ПЦР (Нефедова В.В., 2004). Доля зараженных яиц в кладке, содержащих ДНК боррелий в среднем, также составляет около 10%. При этих условиях, в общей яйцепродукции число инфицированных яиц может составлять $0.45n \times 2500 \times 0.1 \times 0.1 \approx 11.3n$.

4А. После гибели части яйцекладок их останется $11.3n \times 0.85 = 9.6n$.

5А. Около 10% личинок могут получить боррелии из яиц (Нефедова В.В., 2004). С учетом значения выживания яйцекладок число голодных зараженных личинок составляет $9.6n \times 0.9 \times 0.1 \approx 0.9n$.

6А. Исходя из показателей зараженности напитавшихся личинок (посев на питательную среду), которая доходит до 60% (Горелова Н.Б. и др., 2004; Ковалевский Ю.В. и др., 2013) и, выживания не питавшихся особей для дальнейшего существования боррелиозной паразитарной системы, она должна увеличиваться по сравнению с зараженностью голодных личинок примерно в 500 раз: $0.9n \times 0.1 \times 500 = 45n$.

7А. Передача боррелий от инфицированных личинок при их метаморфозе в следующую фазу (микроскопия, ПЦР) происходит в среднем примерно у 85% особей (Наумов Р.Л. и др., 1998; Sun Yi., Xu R., 2003). Учитывая возможность диапаузы у определенной части нимф и показателей их выживания, число голодных зараженных особей может составлять: $45n \times 0.5 \times 0.55 \times 0.85 + 45n \times 0.5 \times 0.3 \times 0.85 \approx 16.3n$.

8А. Зараженность боррелиями прокормившихся нимф (посев на питательную среду), может возрасти примерно в 2 раза, превышая 60% (Горелова Н.Б. и др., 2004). Таким образом, общее число напитавшихся инфицированных нимф с учетом их смертности равняется: $16.3n \times 0.2 \times 2 = 6.5n$.

9А. Около 50% инфицированных нимф (микроскопия) передают боррелий имаго (Наумов Р.Л. и др., 1998; Коренберг Э.И. и др., 1988). Тогда, с учетом числа диапаузирующих особей и показателей их выживания, получается следующее количество зараженных голодных имаго: $6.5n \times 0.8 \times 0.5 \times 0.5 + 6.5n \times 0.25 \times 0.5 \times 0.5 \approx 2n$.

10А. Число зараженных напитавшихся взрослых клещей с учетом их выживания равно $2n \times 0.3 \times 2 = 1.2n$, из которых, $0.6n$ - самки, дающие начало новой генерации.

**Изменение числа клещей на разных этапах цикла развития
одной генерации *I. ricinus***

1-6. Если число напивавшихся клещей, дающих начало следующей генерации, обозначено как n (1), то, исходя из имеющихся данных, не прослеживаются существенные отличия в расчетных показателях от таковых у *I. persulcatus* в позициях 2 - 6.

7. По обобщенным материалам, диапаузирует до 55% напивавшихся личинок, из которых выживает около 40%. При бездиапаузном развитии, вероятно, выживает до 60% особей (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). В целом число голодных нимф, которые могут появиться из напивавшихся личинок, несколько выше, чем у *I. persulcatus*: $144n \times 0.45 \times 0.4 + 144n \times 0.55 \times 0.6 \approx 73.4n$.

8. Предположительно, в природных очагах накармливается около 20% нимф (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). При этом допущении, общее число напивавшихся особей также, оказывается немногим больше, чем у *I. persulcatus*, и составляет: $73.4n \times 0.2 \approx 14.6n$.

9. Без диапаузы в среднем развивается примерно 60% нимф, из которых выживает около 80% (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). Показатель выживания диапаузирующих нимф около 25%. Следовательно, число голодных имаго, которые могут появиться из всех напивавшихся нимф, составляет $14.6n \times 0.6 \times 0.8 + 14.6n \times 0.4 \times 0.25 \approx 8.4n$.

10. Вероятно, накармливаются около 25% активировавшихся голодных имаго (Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1977). В итоге, количество напивавшихся взрослых клещей равно $8.4n \times 0.25 \approx 2n$, половина из которых самки – основатели следующей генерации n_1 .

Изменение числа зараженных клещей на разных этапах цикла развития *I. ricinus*

1А. В большинстве исследованных популяциях *I. ricinus* зараженность боррелиями не превышает 20-25%, что примерно в 1.5 раза меньше, чем аналогичный показатель характерный для голодных взрослых *I. persulcatus* (Hubálek Z., Halouzka J., 1998; Коренберг Э.И. и др., 2002). Если, допустить, что число напивавшихся самок содержащих боррелии в результате инфицирования, как и у *I. persulcatus*, возрастет примерно в 2 раза, то их может оказаться не более чем $0.4n$.

2А. С учетом возможной, как и у таежного клеща, гибели напивавшихся особей, яйцекладку в таком случае, соответственно дадут следующее количество инфицированных самок: $0.4n \times 0.75 = 0.3n$.

3А. Трансовариальная передача боррелий происходит по данным ПЦР только примерно у 2% инфицированных самок (Bellet-Edimo R. et al., 1996, 2005). Если принять усредненный показатель инфицированности яиц за 50%, их общее абсолютное количество в яйцепродукции всех напивавшихся самок будет меньше, чем у *I. persulcatus*: $0.3n \times 2500 \times 0.5 \times 0.02 = 7.5n$.

4А. При таком допущении, количество инфицированных яиц, сохранившихся после гибели яйцекладок, может составлять: $7.5n \times 0.85 \approx 6.3n$.

5А. По всей видимости, не более 10% личинок могут регулярно получить этих спирохет из яиц. Количество голодных инфицированных личинок в этом случае с учетом показателей выживания яйцекладок, составит $6.3n \times 0.9 \times 0.1 \approx 0.6n$.

6А. Чтобы из-за низкой эффективности трансвариальной передачи боррелий эпизоотический процесс не затухал, зараженность напитавшихся личинок должна увеличиваться по сравнению с голодными примерно в 450 раз, составляя, с учетом показателей их выживания $0.6n \times 450 \times 0.1 = 27n$. Это приблизительно в 1.5 раза меньше, чем аналогичный показатель у таежного клеща.

7А. Около 85% зараженных личинок передают спирохет следующей фазе (Stanek G. et al., 1986). Соответственно, общее число голодных зараженных нимф, появившихся при их развитии без диапаузы, а также с учетом возможной диапаузы, и показателей выживания при этих процессах может быть выражено как $27n \times 0.55 \times 0.6 \times 0.85 + 27n \times 0.45 \times 0.4 \times 0.85 = 11.7n$, что примерно в 1.5 раза меньше, чем расчетное среднее число таких нимф у *I. persulcatus*.

8А. Для достижения упомянутого выше уровня зараженности имаго необходимо, чтобы зараженность напитавшихся нимф увеличивалась в 1.5 раза по сравнению с голодными особями. Но даже в таком случае, число инфицированных напитавшихся нимф оказывается почти в 2 раза меньше, чем у *I. persulcatus*: $11.7n \times 0.2 \times 1.5 \approx 3.5n$.

9А - 10А. Около 70% инфицированных нимф (ПЦР) при метаморфозе передают боррелий особям следующей фазы (Ogden N. et al., 1997). Тогда, количество голодного имаго, с учетом бездиапаузного развития и возможной нимфальной диапаузы, а также показателей выживания в каждом из этих случаев может составлять: $3.5n \times 0.8 \times 0.6 \times 0.7 + 3.5n \times 0.3 \times 0.4 \times 0.7 \approx 1.3n$, а число прокормившихся и инфицированных взрослых клещей равно $1.3n \times 0.3 \times 2 \approx 0.8n$, из которых 0.4n.- напитавшиеся самки.

Влияние главных биотических факторов на функционирование паразитарных систем возбудителей ИКБ

Наибольшие значения обилия прокормившихся личинок и нимф *I. persulcatus* на всех видах зверьков за сезон (на 100 ловушко / суток) отмечаются в Уфимско-Чусовском очаговом регионе. Они в 1.5 раза выше, чем в Южно-Сихотэ-Алинском и, в 4-5 раза превосходят аналогичные показатели в Карельском. Тем не менее, по нашим расчетам на 100 га на фоновых видах мелких млекопитающих от числа активировавшихся личинок стабильно накармливается лишь 1-2% в Южно-Сихотэ-Алинском, 10-15% в Уфимско-Чусовском и 3-5% в Карельском.

Доля имеющих возможность прокормиться нимф, составляет около 5% в Южно-Сихотэ-Алинском и 15-20% в двух других сравниваемых очаговых регионах.

Наибольшее количество прокормившихся личинок *I. ricinus*, на всех видах мелких млекопитающих за сезон (на 100 ловушко / суток) отмечается в Альпийском очаговом регионе: оно почти в 2 раза выше, чем в Неманско-Двинском и, примерно в 40 раз превосходит аналогичные показатели в Карельском. В то же время, на важнейших хозяевах на 100 га прокармливаются только около 10% активировавшихся особей в Альпийском очаговом регионе, 10-12% в Неманско-Двинском и 1.5% в Карельском. Наибольшие суммарные значения обилия прокормившихся нимф за сезон (на 100 ловушко / суток), отмечаются в Неманско-Двинском очаговом регионе: они почти в 2 раза выше, чем в Альпийском, и, в 8 раз превосходят аналогичные показатели в Карельском. При этом, на фоновых видах мелких млекопитающих на 100 га накармливаются не более 20% активировавшихся нимф в Альпийском, а так же 10-15% в Неманско-Двинском и Карельском очаговых регионах.

Итак, биотические взаимодействия в паразитарных системах ИКБ имеющие корреляционную зависимость слабой и средней силы $r = 0.2-0.6$ ($p \leq 0.05$, $R^2 = 0.04-0.36$), оказывают лишь «корректирующее» влияние на реализацию универсальной схемы циркуляции возбудителей в природных очагах Евразии, ввиду повсеместно высокой смертности непитавшихся клещей.

Влияние главных абиотических факторов на функционирование паразитарных систем ИКБ в Евразии

Анализ выявил, что резистентность активировавшихся клещей рассматриваемых видов к колебаниям гигротермических показателей воздушной среды существенно не влияет на распространение переносчиков. Таким образом, основной фактор, определяющий закономерности функционирования паразитарных систем в той или иной части ареала ИКБ – возможность получения видовой термальной константы овогенеза, эмбриогенеза, метаморфозов напитающихся личинок и нимф в определенные в каждом конкретном регионе отрезки теплого сезона. В общем случае термальная константа развития стадии жизненного цикла переносчиков – это количество тепла (совокупность градусо-дней), требуемое для завершения отдельного этапа жизненного цикла в условиях наиболее благоприятного температурного режима. Ввиду сложностей определения точного значения термальных констант были рассчитаны пределы их варьирования по результатам лабораторных экспериментов, проведенных при постоянной температуре около $+23^{\circ}\text{C}$, соответствующей таковой на поверхности почвы в оптимуме ареалов этих видов в периоды, когда происходят эти

процессы (таблица 1). Тем не менее, потребности в тепле *I. persulcatus* и *I. ricinus*, на наш взгляд в основном, соответствуют нижней границе рассчитанных нами термальных констант.

Таблица 1 - Продолжительность эмбриогенеза и метаморфоза при оптимальной температуре (+ 23°C) и рассчитанные термальные константы развития разных фаз клещей *I. persulcatus* и *I. ricinus*

Вид	яйца		личинки		нимфы	
	1	2	1	2	1	2
<i>I. persulcatus</i>	20–30	460–700	20–30	460–700	35–40	805–920
<i>I. ricinus</i>	25–36	575–830	30–40	700–920	35–40	805–920

Примечание: 1 – число дней развития яиц или метаморфоза напитавшихся клещей при данной температуре; 2 – термальная константа – суммарное количество тепла, полученное клещами за этот период.

Формирование возрастной структуры популяций основных переносчиков ИКБ, обусловлено календарной датой встречи особей разных гемипопуляций с прокормителем. От этих взаимодействий, зависит продолжительность периода, в котором, то или иное количество напитавшихся клещей в текущем сезоне может получить необходимое количество тепла (термальную константу), для завершения метаморфоза без диапаузы, при пороговой среднемесячной температуре поверхности почв не ниже +10°C. Эти различия, наиболее четко проявляются в благоприятных и пессимальных условиях ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus* (рисунки 2, 3).

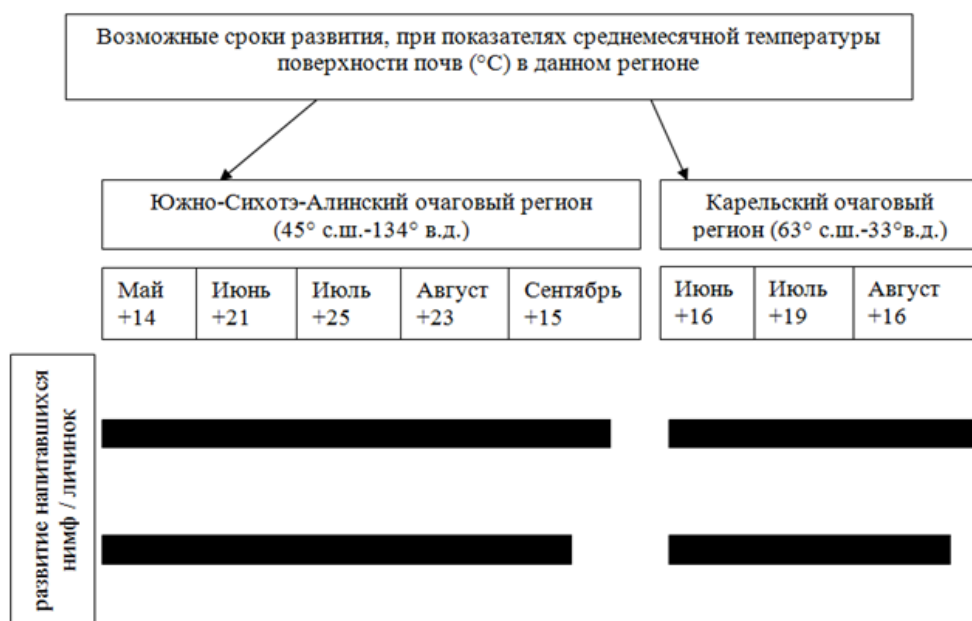


Рисунок 2 - Анализ возможных периодов бездиапаузного развития личинок и нимф *I. persulcatus* в сравниваемых очаговых регионах (в оптимуме и пессимуме ареала)

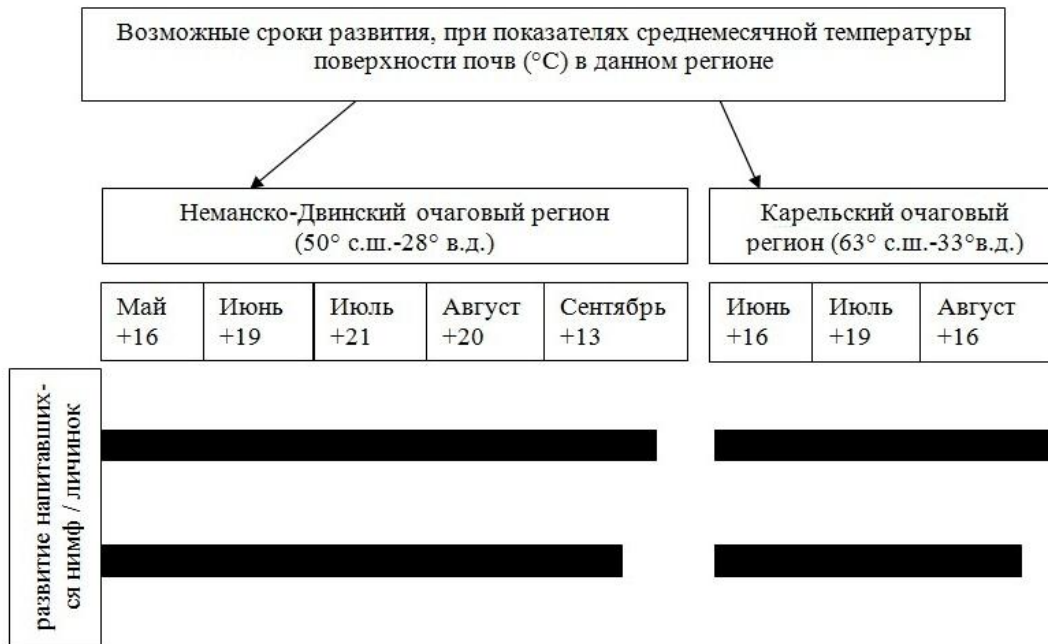


Рисунок 3 - Анализ возможных периодов бездиапаузного развития личинок и нимф *I. ricinus* в сравниваемых очаговых регионах (в оптимуме и пессимуме ареала)

При реализации универсальной схемы циркуляции боррелий в очаговых регионах, характеризующихся континентальным климатом, только около половины нимф успевают перелинять в имаго в текущем сезоне, а в более мягких условиях доля таких особей возрастает до 80-90%. Таким образом, колебания численности новых генераций переносчиков ИКБ, должны быть основаны на географически обусловленных вариациях количества диапаузирующих напитавшихся нимф в предшествующем сезоне.

Анализ современной динамики ареалов основных переносчиков ИКБ на их северной границе

Изложенные выше подходы (получение термальных констант всеми фазами цикла развития в определенный временной отрезок), позволяют оценить динамику северных границ ареалов переносчиков на двух актуальных примерах: возможность появления природных очагов в Магаданской области, которая считается не эндемичной по ИКБ, но где отмечаются регулярные случаи нападения таежного клеща на человека, а также причины недавнего расширения области обитания лесного клеща на западном побережье Норвегии.

Как показывают приведенные нами расчеты (таблица 2) в Магаданской области, даже если занесенные на птицах или копытных в этот регион самки *I. persulcatus* покинут хозяина с начала мая до середины июня, и произойдет яйцекладка, завершение эмбриогенеза (с учетом получения термальных констант овогенеза, которые составляют около 380°C) возможно лишь в

период с начала июля по середину августа. Выплодившиеся в конце лета личинки, должны впасть в поведенческую диапаузу, которую они в неблагоприятных температурных условиях, по большей части не переживают. Потомство взрослых напитавшихся клещей занесенных и отправших в более поздние сроки, не успевает набрать термальные константы овогенеза и эмбриогенеза и очевидно также погибает. Таким образом, существование независимых популяций таежного клеща в Магаданской области в среднесрочной перспективе маловероятно, несмотря на возможность завершения метаморфозов занесенных туда личинок и нимф. Лимитирующими факторами в данном случае, выступают адаптивные видовые механизмы цикла развития *I. persulcatus* препятствующие диапаузе сытых самок, а также холодные апрель и май, когда почва прогревается максимум до + 4°C что, не достаточно для начала развития яиц.

Таблица 2 - Возможные сроки развития разных фаз *I. persulcatus* в период со среднемесячной температурой поверхности почв $\geq 10^{\circ}\text{C}$ в Магаданской области (59°.34' с.ш. - 150°.48' в.д.)

Возможные сроки эмбриогенеза	Дата отпадения от хозяев	Дата начала развития / число дней развития, при данной температуре		
		Июнь + 11*	Июль + 15	Август + 14
	1-15 мая		4.07/27**	/5
	16-31 мая		4.07/27	/ 5
	1-15 июня		10.07/21	/ 11
	16-30 июня		18.07/13	/19
	1-15 июля			
	16-31 июля			
	1-15 августа			
	16-31 августа			
Возможные сроки развития напитавшихся личинок	1-15 мая	1.06./30	/ 9	
	16-31 мая	1.06./30	/ 9	
	1-15 июня	10.06./20	/ 18	
	16-30 июня	20.06./10	/ 24	
	1-15 июля		10.07./21	/ 12
	16-31 июля		20.07./11	/ 23
	1-15 августа			
	16-31 августа			
Возможные сроки развития напитавшихся нимф	1-15 мая	1.06./30	/31	/ 1
	16-31 мая	1.06./30	/31	/ 1
	1-15 июня	10.06./20	/31	/ 9
	16-30 июня	20.06./10	/31	/ 15

Примечание: * Среднемесячная температура поверхностного слоя почвы по месяцам; ** число дней развития, при данной температуре в текущем месяце, цифры после / - число дней развития в следующем месяце

Видовые адаптивные возможности *I. ricinus* довольно велики, несмотря на значительные потребности в тепле его отдельных стадий. Об этом свидетельствует предполагаемое наличие природных очагов ИКБ с этим переносчиком на западном побережье Норвегии: округи Нордланд, Тромс и Финнмарк (Soleng A. et al., 2018; Hvidsten D. et al., 2020). Суровый климат, сильно смягчается теплым течением Гольфстрима. Тем не менее, развитие яиц, напитавшихся личинок и нимф, даже в таких относительно мягких для Норвегии условиях, осуществляется лишь в летние месяцы (таблица 3). Яйцекладки у отпавших в первую половину теплого сезона самок, могут завершить эмбриогенез (с учетом получения термальных констант овогенеза, которые составляют около 460°C) только в самом конце августа, что вероятно, не позволяет выжить вылупившимся из них личинкам.

Таблица 3 - Возможные сроки развития разных фаз *I. ricinus* в период со среднемесячной температурой поверхности почв $\geq 10^{\circ}\text{C}$ на западном побережье Норвегии (66°.22' с.ш. - 12°.59' в.д.)

Возможные сроки эмбриогенеза	Дата отпадения от хозяев	Дата начала развития / число дней развития, при данной температуре		
		Июнь + 10	Июль + 16	Август + 14
	1-15 мая		19.07/11	/ 29
	16-31 мая		19.07/11	/ 29
	1-15 июня		19.07/11	/ 29
	16-30 июня		21.07/9	/ 31
	1-15 июля			
	16-31 июля			
	1-15 августа			
	16-31 августа			
Возможные сроки развития напитавшихся личинок	1-15 мая	1.06./30	/ 22	
	16-31 мая	1.06./30	/ 22	
	1-15 июня	10.06./20	/ 31	
	16-30 июня	20.06./10	/ 31	/ 8
	1-15 июля		10.07./21	/ 26
	16-31 июля			
	1-15 августа			
	16-31 августа			
Возможные сроки развития напитавшихся нимф	1-15 мая	1.06./30	/ 31	/ 1
	16-31 мая	1.06./30	/ 31	/ 1
	1-15 июня	10.06./20	/ 31	/ 9
	16-30 июня	20.06./10	/ 31	/ 15

Таким образом, основной механизм, обеспечивающий воспроизводство популяций лесного клеща в данном регионе – это видимо диапауза отложенных яиц, которая позволяет начать их

развитие в июне следующего сезона. На июнь-июль приходится не менее 575°C , необходимых для завершения развития диапаузирующих в прошлом сезоне яйцекладок, что позволяет напитаться части активировавшихся личинок и перезимовать.

Совершенствование эпидемиологического надзора за ИКБ

Как известно, интенсивность эпидемического проявления природных очагов ИКБ при существующем уровне контакта населения с ними изменяется по годам в связи с показателем численности зараженных взрослых клещей *I. persulcatus*, имаго и нимф *I. ricinus*, вышедших из поведенческой диапаузы и активировавшихся в текущем сезоне. В формировании имагинальных гемипопуляций лесного клеща, также принимают участие нимфы, прокормившиеся и перелинявшие уже в текущем сезоне. Лоймопотенциал природных очагов во многом определяется процентным соотношением прокармлившихся диапаузировавших и недиапаузировавших инфицированных нимф / личинок в предыдущем сезоне, которое меняется в зависимости от доли особей, имеющих возможность «набрать» необходимую для метаморфоза термальную константу. На динамику данного узлового параметра, который, следует включить в информационный блок эпидемиологического надзора, влияют климатические и погодные условия, а также показатели прокармливания предимаго. Высокая корреляция ($r = 0.86$) между численностью переносчиков и уровнем их зараженности боррелиями (Ковалевский Ю.В. и др., 2004) позволяет, исходя из изложенного, проводить краткосрочное прогнозирование регионального эпидемического потенциала природных очагов, руководствуясь следующим предложенным нами алгоритмом (рисунок 4), который включает несколько этапов:

1. Оценка почвенных эффективных температур по данным ближайших метеостанций и анализ возможности получения в определенный временной отрезок значений термальных констант развития;
2. Ежегодная оценка, процентного соотношения показателей прокармливания клещей преимагинальных фаз на фоновых видах мелких млекопитающих до и после географически обусловленных временных рамок бездиапаузного развития;
3. Соотнесение доли диапаузирующих нимф и личинок к высоким, средним или низким региональным показателям численности переносчиков, отмеченным при проведении многолетнего мониторинга;
4. Расчет показателей прогнозируемой зараженности взрослых клещей и нимф по уравнениям регрессии и определение пределов колебания значений эпидемического потенциала природных очагов на единицу площади в следующих 1–2 эпидсезонах, с учетом частоты генерализованной инфекции.

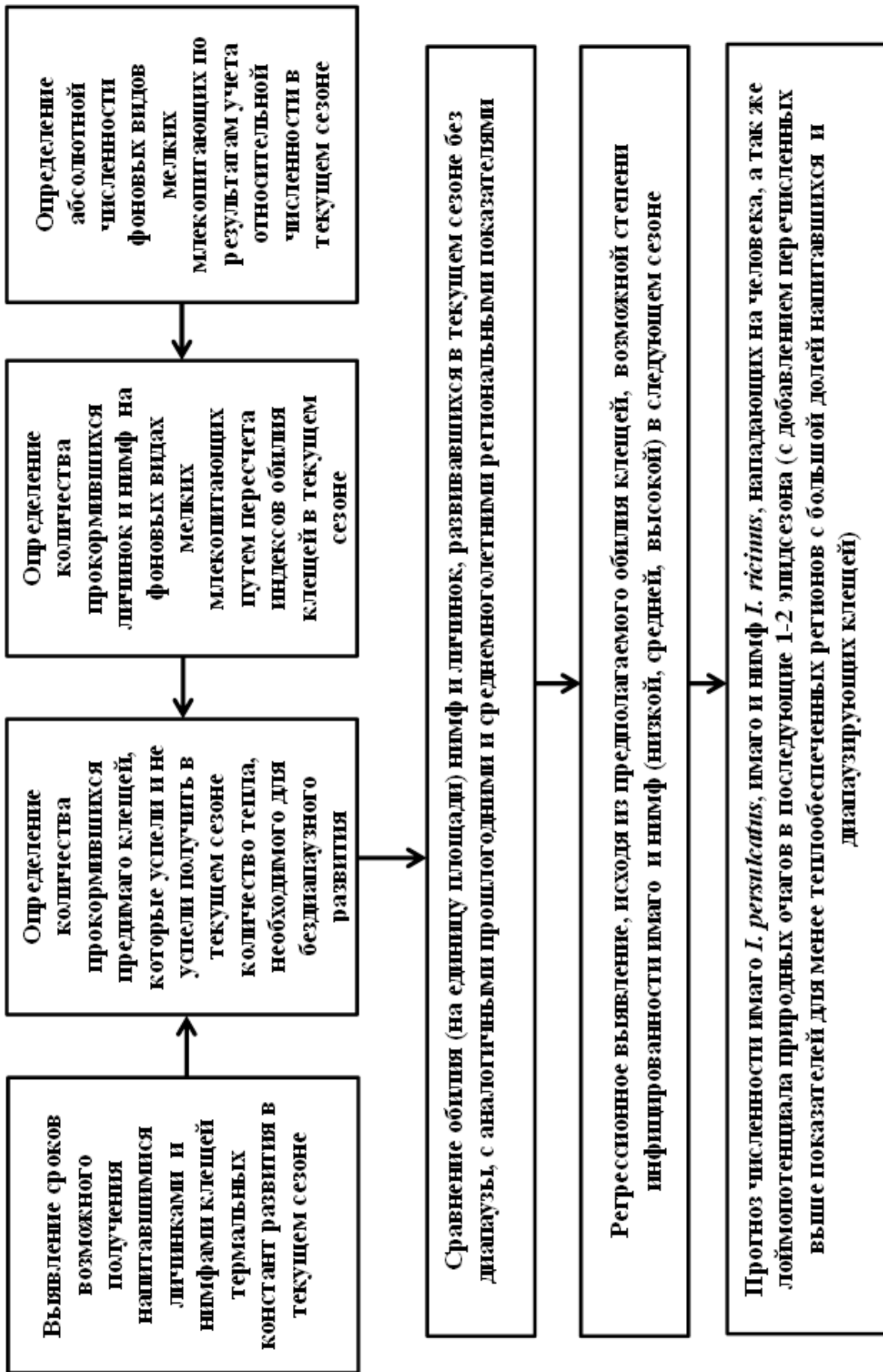


Рисунок 4 - Алгоритм краткосрочного прогнозирования лоймопотенциала природных очагов ИКБ

Выводы

1. Созданные нами обобщенные типовые универсальные схемы воспроизводства генерации патогенных боррелий представляют собой повсеместную закономерную пирамиду изменяющихся чисел инфицированных клещей на последовательных фазах их многолетних циклов развития. На основании проведенных расчетов установлены необходимые количественные критерии эпизоотического процесса, обуславливающие возможность стабильной циркуляции возбудителей в природных очагах Евразии.

2. Установлено, что биотические факторы оказывают «корректирующее» влияние на реализацию универсальной схемы циркуляции возбудителей ИКБ в конкретных географических условиях. Колебания численности мелких млекопитающих по годам влияют на ежегодные показатели прокормления предимаго *I. persulcatus* и *I. ricinus*, но как правило не определяют среднесуточный уровень численности голодных взрослых особей, характерный для различных очаговых регионов. Данный важный эпидемиологический параметр, в первую очередь обусловлен тем или иным соотношением диапаузирующих / недиапаузирующих напивавшихся нимф в прошедшем сезоне, которое во многом определяется региональными значениями суммы эффективных температур поверхности почвенного покрова (абиотический фактор).

3. Распространение евразийских природных очагов ИКБ в основном обусловлено возможностью получения значений термальных констант эмбриогенеза, а также метаморфоза напивавшихся личинок и нимф в определенный отрезок теплого сезона. В конкретных географических координатах этот период имеет временные ограничения, определяющиеся их климатическими особенностями, которые дают (или не дают) возможность для реализации специфических адаптивных механизмов цикла развития основных переносчиков.

4. В информационный блок эпидемиологического надзора за ИКБ можно рекомендовать включить ежегодную оценку соотношения напивавшихся нимф (и личинок у *I. ricinus*), развивающихся без диапаузы и диапаузовавших в текущем сезоне, для анализа изменения численности имаго / нимф основных переносчиков в последующие один-два эпидсезона.

5. Краткосрочное прогнозирование регионального лоймопотенциала природных очагов ИКБ, возможно при наличии результата учета численности фоновых видов мелких млекопитающих, количественных показателей прокормления преимагинальных стадий в периоды возможного бездиапаузного развития и после него, данных многолетнего мониторинга численности переносчиков, а также определения предполагаемой зараженности имаго / нимф с помощью уравнений регрессии и коэффициентов частоты генерализованной инфекции.

Благодарности. Автор приносит благодарность за большую помощь и советы при написании диссертации, а также на разных этапах работы научному руководителю д.б.н. профессору, заслуженному деятелю науки РФ Коренбергу Э.И., сотрудникам лаборатории переносчиков инфекций ФГБУ «НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России к.б.н. Ковалевскому Ю.В., Гореловой Н.Б., Голидоновой К.А., Крупинской Е.С., к.в.н.Транквилевскому Д.В., Рахальскому Г.А., д.б.н. Подборонову В.М. Автор выражает благодарность за ценные рекомендации рецензентам к.м.н. Асатрян М.Н. и к.м.н. Баранец М.С. Автор выражает благодарность за ценные советы и замечания ученому секретарю диссертационного совета д.м.н. профессору Русаковой Е.В и к.б.н. Зайковой О.Н.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, входящих в список ВАК

1. Коренберг Э.И. Общая схема циркуляции возбудителей иксодовых клещевых боррелиозов / Коренберг Э.И., Сироткин М.Б., Ковалевский Ю.В. // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95. – № 3. – С. 283–299.
2. Сироткин М.Б. Влияние абиотических факторов на разные этапы развития таежного (*Ixodes persulcatus*) и европейского лесного (*Ixodes ricinus*) клещей / Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 87. – № 4. – С. 379–396.
3. Сироткин М.Б. Влияние абиотических факторов на возбудителей инфекций, экологически связанных с иксодовыми клещами (на примере боррелий и вируса клещевого энцефалита) / Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. // Успехи современной биологии. – 2019. – Т. 139. – № 2. – С. 126–146.
4. Коренберг Э.И. Адаптивные черты биологии близких видов иксодовых клещей, определяющие их распространение (На примере таежного *Ixodes persulatus* Sch. 1930 и европейского лесного *Ixodes ricinus* L. 1758) / Коренберг Э.И., Сироткин М.Б., Ковалевский Ю.В. // Успехи современной биологии. – 2021. – Т. 141. – № 3. – С. 271–286.
5. Сироткин М.Б. Термальные константы развития клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus* определяющие продолжительность их жизненного цикла и распространение / Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 3. – С. 256–261.
6. Сироткин М.Б. Влияние экосистемных факторов на природные очаги иксодовых клещевых боррелиозов в связи с совершенствованием их эпидемиологического мониторинга / Сироткин М.Б. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2024. – № 3. – С. 35–45.
7. Сироткин М.Б. Условия возможного расширения ареалов основных переносчиков иксодовых клещевых боррелиозов и клещевого энцефалита (на примере Магаданской области и

Норвегии) / Сироткин М.Б. // Здоровье населения и среда обитания. – 2025. – Т. 33. – № 3. – С. 66–72.

Тезисы докладов и материалы конференций

8. **Сироткин М.Б.** Экологические факторы стабилизации и изменчивости ареалов иксодовых клещей, переносчиков иксодовых клещевых боррелиозов и вируса клещевого энцефалита / Сироткин М.Б. // Глобальные климатические изменения; региональные эффекты, модели, прогнозы. Материалы международной научно – практической конференции. Воронеж. – 2019. – С. 386–389.

9. **Сироткин М.Б.** Формирование возрастной структуры имагинальной гемиполуляции таежного клеща (*Ixodes persulatus* Sch. 1930) в различных географических условиях / Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. // Национальные приоритеты России. – 2021. – № 3. – Т. 42. – С. 263–267.

10. **Сироткин М.Б.** Анализ экосистемных факторов для оптимизации эпидемиологического надзора за природными очагами иксодовых клещевых боррелиозов / Сироткин М.Б. // Журнал инфектологии. – 2023. – Т. 15. – № 1. Приложение 1. – С.154.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

В.Д. – восточной долготы

Га – гектар

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ИКБ – иксодовые клещевые боррелиозы

МР – методические рекомендации

ПЦР – полимеразная цепная реакция

Сан ПИН – санитарно-эпидемические правила и нормы

С.Ш. – северной широты