

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии
имени почетного академика Н.Ф. Гамалеи»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

На правах рукописи

Сироткин Михаил Борисович

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

3.2.2. Эпидемиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
заслуженный деятель науки
Российской Федерации,
доктор биологических наук,
профессор
Коренберг Эдуард Исаевич

Москва – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
1.1 Общая характеристика паразитарной системы и эпидемиологии ИКБ	15
1.1.1 Возбудители ИКБ.....	15
1.1.2 Структура паразитарной системы ИКБ	17
1.1.3 Взаимоотношения боррелий с переносчиками и резервуарными хозяевами	24
1.1.4 Горизонтальная и вертикальная передача возбудителей в паразитарной системе	27
1.1.5 Механизм и пути передачи возбудителей ИКБ человеку	28
1.1.6 Формирование лоймопотенцила природных очагов.....	28
1.1.7 Заболеваемость ИКБ в Российской Федерации.....	33
1.2 Профилактика заболеваний ИКБ.....	35
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	37
ГЛАВА 2 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	38
2.1 Материалы	38
2.2 Методы	43
ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	48
3.1 Разработка универсальной схемы циркуляции возбудителей ИКБ в природных очагах Евразии	48
3.1.1 Изменение числа клещей на разных этапах развития одной генерации <i>I. persulcatus</i>	49
3.1.2 Изменение числа зараженных клещей на разных этапах цикла развития <i>I. persulcatus</i>	55
3.1.3 Изменение числа клещей на разных этапах цикла развития одной генерации <i>I. ricinus</i>	58
3.1.4 Изменение числа зараженных клещей на разных этапах цикла развития <i>I. ricinus</i>	62

3.2 Влияние главных биотических факторов на функционирование и распространение паразитарных систем возбудителей ИКБ	65
3.2.1 Выявление главных биотических факторов.....	65
3.2.2 Влияние численности хозяев на количество прокармливаемых имаго в сравниваемых очаговых регионах.....	67
3.2.3 Влияние численности хозяев на количество прокармливаемых личинок в сравниваемых очаговых регионах	71
3.2.4 Влияние численности хозяев на количество прокармливаемых нимф в сравниваемых очаговых регионах.....	75
3.3 Влияние главных абиотических факторов на функционирование и современное распространение природных очагов ИКБ в Евразии	78
3.3.1 Выявление главных абиотических факторов.....	78
3.3.2 Понятие «Термальная константа развития»	83
3.3.3 Термальные константы овогенеза и эмбриогенеза таежного и лесного клещей	87
3.3.4 Термальные константы развития напивавшихся личинок таежного и лесного клещей	89
3.3.5 Термальные константы развития напивавшихся нимф таежного и лесного клещей	89
3.3.6 Термальные константы развития и формирование возрастной структуры популяций клещей – хозяев боррелий.....	90
3.3.7 Влияние термальных констант развития основных переносчиков на географическое распространение природных очагов ИКБ.....	97
ГЛАВА 4 ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ	105
4.1 Современная система эпидемиологического надзора за ИКБ и проблема прогнозирования уровня заболеваемости.....	105
4.2 Совершенствование эпидемиологического надзора за ИКБ	109
4.3 Практические рекомендации по совершенствованию эпидемиологического надзора за ИКБ	116
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	118

ВЫВОДЫ	121
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	123
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	125

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности

Иксодовые клещевые боррелизы (ИКБ) – группа облигатно трансмиссивных природно-очаговых инфекций, распространенных во многих странах в основном северного полушария [71, 72, 76, 77, 83, 131, 210]. 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 [198, 259]. В Российской Федерации ИКБ по уровню заболеваемости в последние годы занимают первое место среди всех природноочаговых болезней. По официальным статистическим данным, ежегодно отмечается до 10 тысяч свежих случаев [83, 131, 143, 144].

Во внетропической Евразии природные очаги ИКБ распространены на огромной территории лесной зоны от Атлантики и Средиземного моря до Тихого океана, которая охватывает не менее 27 европейских и 7 азиатских стран [7, 8, 10, 30, 76, 83, 167, 210, 214, 244]. Популяции переносчиков существуют в условиях определенных географических координат, которые соответствуют адаптивным возможностям их видовой фундаментальной экологической ниши [84].

Возбудители ИКБ 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* [214, 227]. Паразитарные системы, образованные этими боррелиями, включают их переносчиков (иксодовых клещей) и резервуарных хозяев. В основном это мелкие и средние млекопитающие – прокормители преимагинальных фаз развития клещей. Принципиальная схема циркуляции возбудителей в природных очагах, обеспечивающая стабильное воспроизводство их последовательных генераций, неразрывно связана с общими закономерностями вертикальной и горизонтальной

передачи боррелий по ходу сложных многолетних циклов развития основных переносчиков: таежного (*Ixodes persulcatus* Sch. 1930) и европейского лесного (*I. ricinus* L. 1755) клещей [9, 58, 83, 210, 236, 253].

Любая природноочаговая паразитарная система – это компонент экосистемы, подвергающийся влиянию абиотических, биотических; и антропогенных факторов окружающей среды [14, 83, 95, 103, 127]. ИКБ – типичные облигатно трансмиссивные инфекции, возбудители которых способны существовать только внутри замкнутой паразитарной системы. Для них, внутренняя среда организма их переносчиков представляет собой среду первого рода, а внешние экологические факторы, влияющие через переносчика, – среду второго рода [128, 129]. Региональные природно-климатические условия, воздействуют на функционирование паразитарных систем возбудителей ИКБ опосредовано, через общую продолжительность жизненных циклов *I. persulcatus* и *I. ricinus*, их отдельных фаз развития, а также ежегодную динамику показателей прокормления переносчиков [58, 83, 153, 221, 235]. Таким образом, в разных частях Евразии под влиянием адаптации возможностей видовой экологической ниши основных переносчиков к местным географическим условиям, реализуется схема циркуляции боррелий, присущая природным очагам конкретного региона.

Состояние и динамику заболеваемости инфекционными болезнями оценивают при проведении эпидемиологического надзора, объект которого для зоонозов – эпизоотический и сопряженный с ним эпидемический процессы [16, 73, 83, 152, 176]. Основная цель надзора – прогнозирование возможных показателей эпидемического проявления во времени и пространстве для своевременного осуществления мер профилактики на основе анализа взаимодействия природных и наиболее значимых социальных факторов [73, 176]. Эпидемическое проявление природных очагов – это результат взаимодействия двух основных показателей: их лоймопотенциала и частоты контакта населения с ними [73, 78, 83]. Лоймотенциал природных очагов может изменяться в разные годы, поскольку зависит от динамики ряда многолетних биоценотических и внутрипопуляционных процессов, затрагивающих паразитарные системы.

Зоолого-энтомологический, эпизоотологический мониторинг – ключевой раздел эпидемиологического надзора, который осуществляется с целью, прогнозирования интенсивности эпидемического проявления природных очагов инфекционных болезней [158, 159]. В настоящее время, состояние системы эпиднадзора за природноочаговыми инфекциями, включая ИКБ, требует существенного совершенствования, поскольку его задачи выполняются лишь частично [31, 73, 83, 158]. Так, действующие Санитарные правила и нормы СанПин 3.3686-21 «Санитарно-эпидемиологические требования по профилактике инфекционных болезней» (2021), а также методические рекомендации «МР - Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах инфекционных болезней, 2023» содержат только общие положения по организации работы при проведении мониторинга природных очагов.

Для подготовки краткосрочного (и/или среднесрочного) эпизоотического прогноза, представляющего собой предсказание возможности возникновения и характера развития эпизоотического процесса, необходимы достоверные количественные показатели, полученные при мониторинге за теми компонентами паразитарной системы, которые главным образом определяют грядущее состояние эпизоотической активности природных очагов [73, 96]. Такие данные, представляют, бóльшую достоверность, если получены на подобранном участке для многолетних наблюдений (стационаре) по единой стандартизированной методике [73, 80, 83, 131, 158]. В этой связи, не вызывает сомнений, что в основе эпидемиологического надзора за ИКБ должны лежать ключевые параметры паразитарных систем определяющие возможность широкого распространения и функционирования природных очагов. Однако существующие графические схемы циркуляции наиболее распространенных в Евразии видов боррелий отражают лишь направления их передачи между фазами переносчиков и основными группами резервуарных хозяев без количественной оценки далеко не равнозначных этапов эпизоотического процесса [9, 215, 248]. Большинство отечественных и зарубежных исследований по математическому моделированию

эпизоотического процесса ИКБ включает анализ лишь его отдельных звеньев [147, 160, 207, 218, 219, 245, 253], что делает недостаточно точным расчет базового репродуктивного числа (R_0), определяющего стабильную циркуляцию возбудителей в природных очагах. При этом, саму возможность существования природных очагов, как правило, основывают только на общих гигротермических характеристиках и некоторых других абиотических параметрах (вегетационный индекс фотосинтеза, ландшафтные условия, толщина снежного покрова и др.) ареалов основных евразийских переносчиков [75, 137, 181, 217, 251, 266]. Недостаточная разработка данной проблемы, имеющая значение для практического здравоохранения, приводит к появлению большого числа неподтвержденных прогнозов динамики границ их ареалов, особенно в северном направлении.

Таким образом, ключевой проблемой эпидемиологического надзора за ИКБ и достоверного прогнозирования лоймопотенциала природных очагов, по-прежнему остается выявление закономерностей существования популяций их возбудителей, в географически существенно различных 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 условий, 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 поколений 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 поколений 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 [74, 237]. 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 напивавшихся 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 результатов, заключения, выводов, списка сокращений, иллюстрирована 16 таблицами и 10 рисунками. Список

использованной литературы включает 189 отечественных и 83 зарубежных источника.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Общая характеристика паразитарной системы и эпидемиологии ИКБ

1.1.1 Возбудители ИКБ

Род *Borrelia* включает в себя около 40 видов спирохет, относящихся к группам вшивого возвратного тифа, аргасовых клещевых боррелиозов и ИКБ. Первые две группы, известны с конца XIX столетия, их происхождение, таксономия и значение в патологии человека, довольно хорошо изучены [81, 210, 243]. Они значительно отличаются друг от друга по уровню заболеваемости, характеру течения инфекционного процесса, частоте полисистемной патологии и ряду других характеристик [81, 83]. Этиологический агент «болезни Лайма» был открыт лишь в начале 80-ых годов прошлого века в США [193] в результате обнаружения и выделения спирохет из кишечника клещей *Ixodes scapularis*. Р. Джонсон [230] показал, что они относятся к новому виду рода *Borrelia* и назвал его *Borrelia burgdorferi*. Вскоре, были описаны и другие виды боррелий переносимые иксодовыми клещами, число которых постепенно увеличивается [81, 210, 214]. В настоящее время, группа *Borrelia burgdorferi sensu lato* включает более 20 видов, из которых в Евразии наиболее распространены патогенные для человека *Borrelia garinii*, *B. afzelii* и *B. bavariensis*, циркулирующие в паразитарных системах среди общих переносчиков и резервуарных хозяев [36, 71, 83, 142, 143, 210, 214, 227].

Боррелии – это грамотрицательные бактерии длиной 8-30 мкм и шириной 0.2-0.5 мкм, представляющие собой лево или правовращающуюся спираль. Для них характерна внешняя мембрана вокруг протоплазматического цилиндра, который включает слой пептидогликана, цитоплазматическую мембрану и периплазматическое пространство. Спирохеты имеют небольшую линейную хромосому (910725 пар нуклеотидов) и многочисленные плазмиды (у разных

видов от 5 до 20, которые содержат около 610700 пар нуклеотидов). За последние годы были определены полные геномы наиболее распространенных в Евразии видов возбудителей ИКБ. Их хромосомы содержат 853 гена, из которых только 500 обеспечивают реализацию основных функций клетки, 104 кодируют флагеллярные белки. Боррелиям свойственна значительная внутривидовая и внутрипопуляционная клональная изменчивость, определяющая гетерогенность их варибельных участков генома. Гены, кодирующие факторы вирулентности, находятся на плазмидах. Антигенные детерминанты бывают поверхностными, жгутиковыми и цитоплазматическими. Независимо от геновидовой принадлежности все боррелии имеют два белковых компонента: флагелин и HSP60. Спектр антигенов этих бактерий включает более 30 белков, из которых наиболее изучено разнообразие аллельных вариантов генов, кодирующих OspA, OspC, P66 и некоторые другие [81, 82, 83, 210, 214].

Как правило, в природном очаге, циркулируют несколько видовых аллельных вариантов различных генов, но изменение генетической структуры возбудителей в процессе адаптации спирохет к новой для них среде обитания еще недостаточно изучено [243, 254]. В лабораторных условиях (*in vivo*) на примере инфицированных *I. ricinus*, было показано, что при повышении температуры окружающей среды выше + 24°C у боррелий более интенсивно экспрессируется ген OspC, а при меньшем прогреве – ген OspA. По всей видимости, поверхностный белок OspC способствует проникновению спирохет в слюнные железы переносчиков и передаче спирохет от клещей к позвоночным-прокормителям [23, 81, 82, 83, 243].

Боррелии поражают центральную, нервную и сердечно-сосудистую системы, кожу, опорно-двигательный аппарат. Продолжительность инкубационного периода варьирует от 2 до 35 дней, в среднем от 11 до 14 суток. В России по основному характеру клинического течения ИКБ выделяют латентную (субклиническую), манифестную (эритемную и безэритемную формы) и рецидивную формы болезни. Этиотропная терапия антибиотиками тетрациклинового ряда, пеницилинами, цефалоспоридами, макролидами в

сочетании с симптоматической терапией в начале инфекционного заболевания способствует его быстрому завершению, в противном случае возможен переход болезни в хроническую форму [34, 83, 101]. Патогенез, иммунитет, диагностика, клинические проявления и лечение ИКБ подробно описаны в многочисленных руководствах, справочниках, учебниках и монографиях [34, 81, 83, 101, 157] их изложение выходит за рамки темы настоящей диссертации.

1.1.2 Структура паразитарной системы ИКБ

В соответствии с существующими классификациями [14, 102] паразитарная система ИКБ относится к категории сложной замкнутой трехчленной, из которой, возбудители не выходят в окружающую среду, а их циркуляция основана на закономерностях вертикальной и горизонтальной передачи по ходу сложных многолетних циклов развития переносчиков [8, 30, 58, 83, 210, 236, 252, 253]. Выделяют векторную часть популяции возбудителей ИКБ (в переносчиках) и гостальную (в организме резервуарных хозяев). Каждая популяция боррелий представлена определенным соотношением клонов, которое может изменяться в процессе функционирования паразитарной системы. Важнейшие резервуарные хозяева боррелий, а также прокормители преимагинальных фаз *I. persulcatus* и *I. ricinus* в европейской части Евразии – рыжая полевка (*Miodes glareolus*) и обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). В азиатском регионе рыжую полевку замещают красная (*Miodes rutilus*) и красно-серая (*Miodes rufocanus*) полевки. Довольно значительную роль в прокормлении личинок и нимф могут играть некоторые другие виды мелких млекопитающих, реже птиц. Имаго обоих видов преимущественно прокармливаются на диких и домашних копытных, зайцах и некоторых других крупных и средних млекопитающих, роль которых как резервуаров инфекции нуждается в уточнении [8, 83].

Распространение природных очагов ИКБ более обширно (главным образом, за счет части территории Средиземноморья) по сравнению с ареалом клещевого энцефалита (КЭ). В то же время, поскольку указанные виды иксодовых клещей –

это и основные переносчики вируса КЭ, то схема районирования, предложенная для этого заболевания вполне применима и для ИКБ. В соответствии с ней евразийский ареал ИКБ включает 8 крупных частей (групп очаговых регионов): Центральноевропейско-Средиземноморскую, Восточно-Европейскую, Западно-Сибирскую, Казахстанско-Среднеазиатскую, Среднесибирско-Забайкальскую, Хинганско-Приамурскую, Притихоокеанскую, Крымско-Кавказскую [75, 83]. В Восточно-Европейской группе очаговых регионов обитают оба вида, причем во многих экосистемах и симпатрично. В Центральноевропейско-Средиземноморской, Крымско-Кавказской группах очаговых регионов широко распространен *I. ricinus* (оптимумы ареала), в остальных – *I. persulcatus* (с оптимумом в Притихоокеанской области). Эти крупные части ареала занимают обширное пространство, ограниченное существенными географическими рубежами и значительно различаются по климатическим параметрам. В свою очередь группы очаговых регионов включают в себя 71 очаговый регион, которые подразделяются соответственно на классы, а затем группы природных очагов и, наконец, отдельные природные очаги. Ниже представлены основные данные по важнейшим переносчикам ИКБ в Евразии.

I. persulcatus имеет обширный поясный бореальный евразийский ареал, который обусловлен его высокими адаптивными видовыми особенностями. Формирование экологической валентности данного таксона, то есть его фундаментальной экологической ниши, предположительно происходило в плиоцене в лесных биоценозах, схожих с современными реликтовыми лесами уссурийского типа и в черневой тайге гор Южного Приморья, Южной Сибири и Корейского полуострова [169] в относительно холодный период. В этот временной отрезок, имело место вычленение новых климатических зон, увеличение их числа, с обострением межзональных климатических контрастов [108]. Таким образом, широкая экологическая ниша таежного клеща сформировалась в период формообразования вида в процессе его адаптации к разнообразным ландшафтно-климатическим условиям среды.

Современный ареал таежного клеща огромной полосой протянулся от Прибалтики до Тихого океана и частично включает Камчатку, Сахалин и Хоккайдо, горные районы более южных островов Японии, территории Северной Кореи, северные и центральные провинции Китая, горные районы Тайваня, а также ряд островов Курильской гряды. *I. persulcatus* приурочен к лесам южнотаежного, в меньшей степени среднетаежного типов, к зональным формациям растительности, расположенной между тайгой и лесостепью, включая хвойно-широколиственные леса, и к горнотаежным лесам. Этот вид распространен в дериватах таежных биотопов в лесостепи, а также в экосистемах, возникающих в результате рубки темнохвойной тайги [7, 8, 10, 69, 75, 83, 135, 165, 166, 168, 169, 268].

Взрослые *I. persulcatus*, которые обитают в биотопах с разными региональными показателями теплообеспеченности и влажности, имеют ярко выраженную весенне-летнюю активность [7, 8, 10, 166, 234]. В целом, разнообразие их вариантов может быть сведено к четырем основным типам: 1-й – более 120 дней, 2-й – 100–120 дней, 3-й – 80–90 дней, 4-й – 65–80 дней [83, 166, 234]. Тот или иной тип их активности в конкретной части ареала определяется региональными показателями континентальности климата, погодными условиями конкретного года и особенностями микроклимата тех или иных растительных ассоциаций. В первые две недели после начала сезона активности имаго *I. persulcatus* активизируется примерно половина их общего запаса [83, 234]. Сезонный пик численности практически повсеместно отмечается во второй декаде мая – первой декаде июня. Максимальная продолжительность жизни взрослых голодных особей таежного клеща составляет около 60 дней [8, 10, 83, 166].

I. ricinus – представитель средиземноморско-европейской лесной фауны и ее автохтон [135, 165, 168, 169]. Как самостоятельный вид он, вероятно, сформировался примерно 8–12 тыс. лет назад с появлением листопадных и смешанных лесов на юго-востоке Европы и Средиземноморья, на северных и северо-восточных склонах Большого Кавказа, когда природные условия этих

регионов стали напоминать современные. Климатический режим, в котором происходило становление его фундаментальной экологической ниши, был значительно мягче, чем в азиатской части Евразии. Наиболее благоприятные условия для существования популяций *I. ricinus*, очевидно, складывались во влажных и теплых лесах гирканского типа. По мере трансформации экосистем клещи этого вида проникли на Восточно-Европейскую равнину [71, 169]. Хотя эта территория была менее теплообеспеченной и увлажненной, *I. ricinus* достаточно успешно освоил значительную часть евразийского континента. Этому благоприятствовала способность его сытых самок и яиц диапаузировать и, в отличие от *I. persulcatus*, перезимовывать, что также свидетельствует о формировании фундаментальной экологической ниши лесного клеща в основном в области с продолжительным теплым и мягким зимним периодом.

Европейский лесной клещ обитает почти во всей западной, центральной и южной Европе, заходит узкой изолированной полосой на северную часть Африканского континента и Ближний Восток (Турция, северные районы Израиля). *I. ricinus* широко распространен в умеренно гигрофильных и мезофильных равнинных и горных широколиственных, реже в ксерофильных, лесах. По осветленным и более прогреваемым древостоям и вырубкам он местами заходит в европейские южнотаежные и даже среднетаежные леса. В благоприятных аazonальных биотопах европейский лесной клещ может обитать и в лесостепной зоне. Причем, в условиях влажного морского климата Англии и Ирландии он встречается не только в лесах, но и в более открытых биотопах типа пастбищ, вересковых пустошей, зарослей кустарника, а в Средиземноморье населяет влагообеспеченные и прохладные леса речных долин и северных склонов гор [7, 8, 10, 83, 165, 168, 169, 210, 231, 244]. В южных частях ареала *I. ricinus* имаго активны в осенне-зимне-весенний период с перерывом во время сильных похолоданий. В умеренном климате Западной, Центральной и ряде регионов Восточной Европы период активности клещей этого вида приурочен к весенне-летне-осеннему сезону, причем весной и осенью обычно наблюдаются пики их численности. У северных и южных границ ареала данного вида двухволновые

пики активности становятся менее заметными, т.к. из-за сокращений летнего (на севере) и зимнего (на юге) сезонов, весенняя и осенняя фазы активности сильно сближаются. Максимальная общая продолжительность периода активности взрослых особей европейского лесного клеща – 250–280 дней, а индивидуальная – доходит по немногим данным до 54 дней [8, 10, 15, 83, 211, 234].

Циклы развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* включают 4 фазы (яйцо, личинка, нимфа, имаго). Совокупность особей определенной фазы развития представляет собой гемипопуляцию, которая специфично реагирует на воздействие абиотических и биотических факторов. Все фазы (кроме яйца) в свою очередь состоят из стадий голодных, питающихся и напитавшихся особей. Общая продолжительность цикла развития генерации в различных условиях составляет от 3 до 6 лет. Она определяется возможностями перерывов в развитии (диапаузами) при переходе из одной фазы в следующую. Основным сигнальным механизмом, вызывающий задержку развития, – реакция клещей на длину дня (продолжительность фотопериода). Различают морфогенетическую и поведенческую диапаузу. Первая приводит к задержке эмбриогенеза у отложенных яйцекладок, а также перелинивания сытых личинок и нимф. Морфогенетическая диапауза у напитавшихся предимаго обоих видов определяется короткодневным световым режимом (около 6 ч). Более продолжительный световой день (18 ч) способствует их бездиапаузному развитию. Поведенческая диапауза возникает у личинок и нимф, и у имаго вскоре после окончания послелинчного доразвития. Она в большей степени определяется реакцией на уменьшение продолжительности дня и проявляется в задержке активации клещей. Период насыщения каждой из кровососущих стадий невелик: 3–4 суток у личинок и нимф, 6–10 суток у самок. Остальное время (около 98%) особи каждой генерации этих видов ведут непаразитический образ жизни [7, 8, 12, 15, 83, 211, 231, 253].

Оценка демографических параметров популяций таежного и лесного клещей может осуществляться двумя путями: экспериментальным (изучение развития особей в природных или искусственных условиях) и с помощью

математического моделирования жизненного цикла переносчиков. Наиболее подробные таблицы (созданные на основе определенного математического аппарата), характеризующие количественные аспекты воспроизводства популяций *I. persulcatus* на примерах Удмуртии и Красноярского края, приведены в работах Ю.С. Короткова [86, 88, 89]. Тем не менее, на наш взгляд, полученные в этих исследованиях результаты показателей выживания (смертности) отдельных стадий, зачастую противоречат их биологическим особенностям и маловероятны даже в оптимуме ареала данного вида. Это связано с тем, что они получены путем пересчета индексов обилия личинок, нимф и имаго таежного клеща на млекопитающих, численность которых, была посчитана по результатам их учета по неунифицированной методике и отлова с использованием разных типов ловушек. Более объективно в этих публикациях вычислена доля клещей в популяциях проходящих бездиапаузное развитие.

Жизненный цикл и основные черты сезонной активности европейского лесного клеща начали активно изучать еще с начала XX века, когда его эпидемическое значение, как переносчика ряда трансмиссивных болезней, еще не было установлено. Некоторые результаты проведенных исследований стали хрестоматийными и сохраняют свое значение по настоящее время. Важность этих работ стала понятна после выяснения роли этого вида в передаче человеку вируса КЭ и возбудителей ИКБ. Данное обстоятельство стимулировало значительный интерес к познанию популяционной биологии и экологии *I. ricinus*, а также закономерностей функционирования паразитарных систем этих болезней. Несмотря на большое число публикаций по этой проблеме, включая математические модели отдельных этапов цикла развития [196, 207, 216, 218, 245, 253] некоторые важнейшие демографические параметры популяций *I. ricinus* в евразийском регионе, остаются неуточненными.

По всей видимости, на территории Евразии находится более 30 тысяч природных очагов ИКБ – экосистем, в которых относительно автономно и длительно циркулируют возбудители этих заболеваний [69, 75, 83]. Специфика экологических факторов природных очагов в разных частях ареала, определяет

степень генетического разнообразия циркулирующих там спирохет, закономерности активации и продолжительность периода активности не питавшихся стадий переносчиков, особенности развития яйцекладок и напивавшихся особей, возрастной состав их популяций и их взаимоотношения с основными резервуарными хозяевами [19, 90, 123, 138, 160, 163, 196, 202, 207, 216, 218, 261]. Все это накладывает свой отпечаток на функционирование региональных евразийских паразитарных систем и, соответственно, на ежегодную динамику эпидемического потенциала природных очагов.

Саморегуляция паразитарных систем ИКБ, очевидно, осуществляется за счет количественных взаимоотношений возбудителей, переносчиков и их прокормителей. В целом, основные принципы этой регуляции, вполне согласуются с известными положениями современных концепций в эпизоотологии и эпидемиологии [17, 66, 103]. В то же время, имеются некоторые специфические для ИКБ черты этих процессов. Так, в природных очагах на Среднем Урале обилие имаго *I. persulcatus* и его зараженность боррелиями, в той или иной степени коррелирует с численностью мелких млекопитающих и, в первую очередь с рыжей полевкой в предшествующем году. Эпизоотическая активность очага, нарастает после пиков обилия зверьков и снижается вслед за депрессиями последних. Во многом, это связано с увеличением количества перезимовавших инфицированных особей резервуарных хозяев. Это дает основание считать, что численность мелких млекопитающих в значительной степени определяет динамику паразитарных систем ИКБ в данном регионе. В этом отношении Средний Урал существенно отличается, например, от прилежащего равнинного Приуралья, южнотаежно-подтаежной полосе которого, свойствен устойчиво-высокий уровень численности мелких млекопитающих, обусловленный исключительной благоприятностью этих лесов для доминирующей в них рыжей полевки. Глубокие депрессии зверьков в этих лесах не характерны: личинки и нимфы таежного клеща не испытывают существенного дефицита резервуарных хозяев. В подобных условиях эти зверьки вряд ли могут оказывать заметное влияние и на динамику эпизоотического процесса в

природных очагах, связанных с таежным клещом [58, 59]. В общих чертах, приведенные выше положения применимы и к евразийским паразитарным системам ИКБ, экологически связанным с основным переносчиком *I. ricinus* [210, 253].

Таким образом, анализ популяционных взаимоотношений подсистемы: боррелии – преимагинальные стадии переносчиков – мелкие млекопитающие, это основа для понимания общих закономерностей функционирования паразитарных систем и формирования лоймопотенциала природных очагов ИКБ.

1.1.3 Взаимоотношения боррелий с переносчиками и резервуарными хозяевами

Зараженность имаго основных евразийских переносчиков ИКБ весьма значительна и может достигать по результатам обширных исследований до 20-50% у *I. persulcatus* и 15-40% у *I. ricinus* [8, 76, 83, 210, 236]. Боррелии – симбионты кишечника клещей, в котором они постоянно живут и размножаются [8, 9, 83]. Содержание спирохет в пищеварительном тракте *I. persulcatus* и *I. ricinus* значительно колеблется. Так, во взрослой особи таежного клеща, по приблизительным оценкам может находиться от 25 до 350 тысяч бактериальных клеток, что примерно в 1.5 раза выше, чем аналогичный показатель у *I. ricinus* [58, 83].

Биохимические аспекты взаимодействия патогенов и их переносчиков играют важную роль в функционировании паразитарных систем многих трансмиссивных инфекций [2, 134], однако, в отношении возбудителей ИКБ они изучены еще не в полной мере. Считается, что гемолимфа – малоприспособленная среда для размножения этих бактерий но, она способствует диссеминации возбудителей в организме иксодовых клещей [83]. Процесс генерализации инфекции, приводящий к появлению боррелий в слюнных железах, полости тела, а так же в яичниках у самок переносчиков, обычно наблюдается у небольшого числа зараженного имаго и нимф: 10-15% у таежного клеща [116] и около 5% у

европейского лесного клеща [194]. Имеющиеся в литературе данные, согласно которым генерализация инфекции происходит в природных условиях у 94% зараженных имаго *I. persulcatus* [11], представляются нереальными, поскольку в таком случае уровень заболеваемости населения ИКБ оказался бы в разы выше по сравнению с регистрируемым. Показано, что питание клещей стимулирует дополнительное перемещение боррелий в слюнные железы у особей с генерализованной инфекцией [83]. Таким образом, несмотря на то, что зараженность взрослых особей *I. persulcatus* и *I. ricinus* может достигать в природных очагах нескольких десятков процентов, существенное эпизоотическое и эпидемическое значение имеет небольшая часть имагинальной гемипопуляции.

Значение диких и домашних копытных, зайцеобразных, некоторых представителей отряда хищных, а так же птиц в эпизоотическом процессе еще только предстоит установить. У мелких и средних млекопитающих – основных прокормителей преимагинальных фаз иксодовых клещей рассматриваемых видов, боррелиозная инфекция протекает хронически, что во многом определяет устойчивость природных очагов ИКБ. Продолжительность боррелемии точно не установлена, однако полагают, что спирохеты могут циркулировать в крови основных резервуарных хозяев в течение нескольких месяцев [83, 154]. Вероятно, длительное (пожизненное) присутствие спирохет в коже резервуарных хозяев, что так же может способствовать их поглощению иксодовыми клещами при питании. Данная важнейшая проблема эпизоотологии ИКБ нуждается в более детальной разработке, в том числе и экспериментальной.

Принципиальная схема циркуляции основных видов патогенных боррелий в природных очагах Евразии представлена на рисунке 1. Она полностью основана на общих закономерностях вертикальной и горизонтальной передачи возбудителей по ходу сложных многолетних циклов развития *I. persulcatus* и *I. ricinus*.

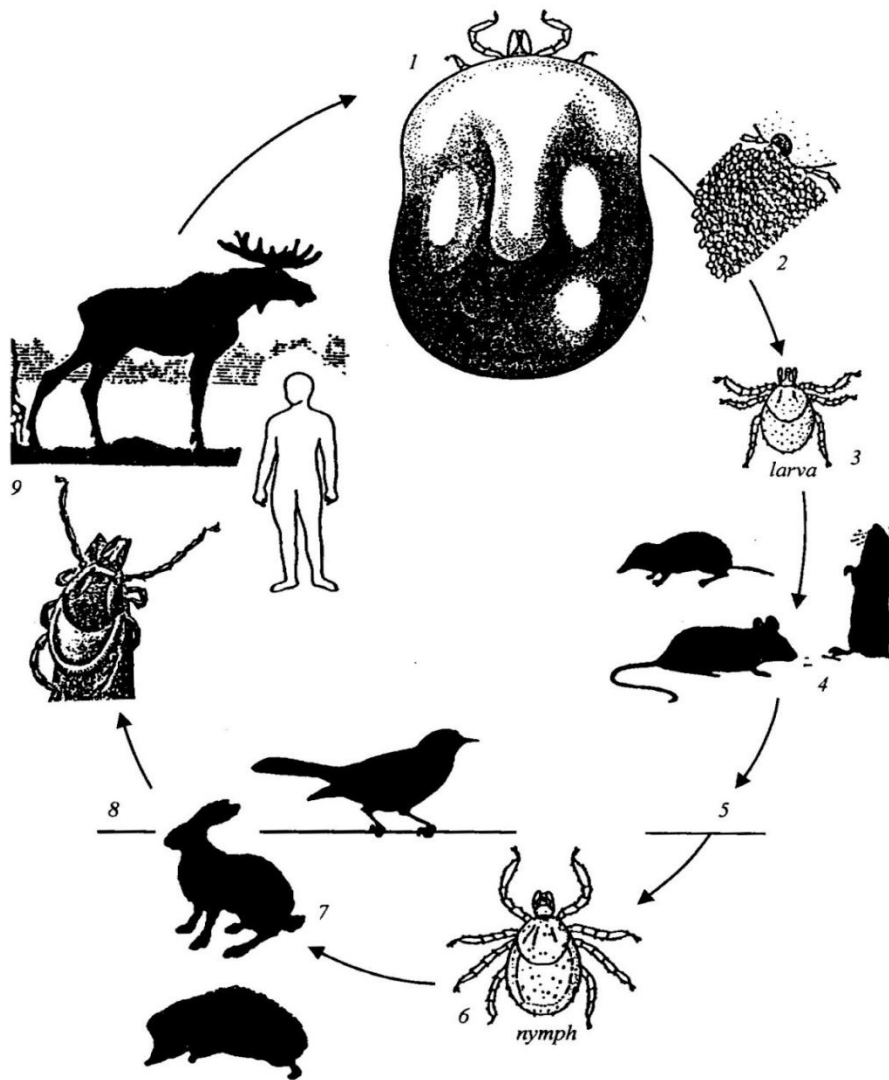


Рисунок 1 - Пути циркуляции основных видов патогенных боррелий в природных очагах Евразии по Балашову Ю.С. (2009) и Коренбергу Э.И. и др.. (2013) [9, 83] с изменениями: 1 - инфицированная боррелиями напивавшаяся самка, 2 - яйца клеща, инфицированные боррелиями, 3 – голодная личинка, 4 - питание личинок на мелких млекопитающих, возможность инфицирования личинок, 5 - линька напивавшейся личинки в почве и трансфазовая передача боррелий нимфам, 6 - голодная инфицированная нимфа, 7 - питание нимф на различных млекопитающих, включая средних и крупных (реже на птицах), возможность передачи боррелий хозяевам, а также инфицирования и реинфицирования нимф, 8 - линька напивавшейся нимфы в почве и трансфазовая передача боррелий взрослым клещам, 9 - питание инфицированных взрослых клещей (имаго) на средних и крупных млекопитающих и вероятность их инфицирования.

1.1.4 Горизонтальная и вертикальная передача возбудителей в паразитарной системе

Вертикальная передача боррелий – это их переход от самки к потомству через яйца (трансовариальная передача) и по ходу метаморфоза от личинок к нимфам и от нимф к имаго (трансфазовая передача). На эффективность трансовариальной передачи основное влияние оказывает частота генерализованной инфекции у самок перед яйцекладкой, которая как отмечалось выше, весьма невысока. Зараженность боррелиями голодных личинок вышедших из яиц очень низка и обычно не превышает 0.1–10% [83, 121, 223]. Поэтому нет оснований утверждать, что этот феномен играет важную роль, в эпизоотическом процессе ИКБ. Значение трансфазовой передачи в циркуляции данных патогенов очевидно выше, но и она может существенно ограничиваться неблагоприятным воздействием линьки на спирохет, содержащихся в кишечнике клещей.

Итак, вертикальная передача боррелий сама по себе не может обеспечить воспроизводство популяций возбудителей. Для этого необходимо подзаражение прокармливаемых особей на резервуарных хозяевах (горизонтальная передача), благодаря которой, количество инфицированных личинок и, в меньшей степени нимф, может значительно возрастать по сравнению с не питавшимися особями [83]. Длительность нахождения непосредственно на прокормителе каждой из трех кровососущих фаз развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* невелика; она составляет 3–4 суток у личинок и нимф и 6–10 у самок. Клещи получают возбудителей при питании из крови и кожи резервуарных хозяев (грызуны, насекомоядные, зайцеобразные, возможно копытные). Кроме этого, спирохеты могут попадать в организм переносчиков при совместном прокормлении зараженных и незараженных особей (дистантная передача), или при транспиальной передаче (со слюной содержащей боррелии, которая некоторое время находится на коже хозяев). Также, возможна передача возбудителей при спаривании клещей [2, 30, 83, 210, 253]. Вклад каждого из указанных способов получения спирохет переносчиками в общую интенсивность горизонтальной передачи точно не

установлен. Можно лишь отметить, что половая передача боррелий, по всей видимости, не имеет существенного значения для эпизоотического процесса, ибо в противном случае количество инфицированных самок было бы значительно выше, чем самцов, что, как правило, не отмечается в природных условиях [8, 30, 76, 83].

1.1.5 Механизм и пути передачи возбудителей ИКБ человеку

ИКБ – классические природноочаговые трансмиссивные инфекции, возбудители которых передаются человеку иксодовыми клещами. Эпидемический процесс ИКБ, как при и большинстве природноочаговых болезнях – это сумма разрозненных заболеваний, независимо возникающих в разных местах [16, 83, 96]. Восприимчивость человека к данным возбудителям весьма значительная. В Евразии основную опасность для населения представляют инфицированные имаго *I. persulcatus*, взрослые особи и нимфы *I. ricinus*, содержащие боррелии в слюнных железах. Достоверные сведения о сколько-нибудь заметном эпидемическом значении иных видов иксодовых клещей (кроме *I. pavlovskyi* в некоторых природных очагах) или других групп переносчиков, а так же возможности заражения людей любым другим путем, помимо трансмиссивного, отсутствуют. От больного человека к здоровому возбудители не передаются, за исключением трансплацентарной передачи, роль которой в патологии плода еще слабо изучена [76, 83, 131, 143, 157, 210].

1.1.6 Формирование лоймопотенцила природных очагов

Термин лоймопотенциал был предложен Ш.Д. Мошковским в середине прошлого века. Под ним понимают интенсивность передачи инфекции в конкретном очаге, определяющая в данный момент долю лиц в населении, в организм которых проникает возбудитель в дозе достаточной для эффективного заражения восприимчивого человека [115]. Это понятие, первоначально

предложенное для изучения эпидемического потенциала очагов малярии, приложимо и к природно-очаговым зоонозам. Лоймопотенциал природных очагов может изменяться в разные годы, поскольку зависит от динамики ряда многолетних биоценотических и внутривидовых процессов, затрагивающих паразитарные системы [73, 83, 114]. Для облигатно-трансмиссивных заболеваний данный эпидемиологический параметр, определяется закономерностями динамики популяций переносчиков, резервуарных хозяев, а также эффективностью вертикальной и (или) горизонтальной передачи возбудителей.

Применительно к природным очагам ИКБ, лоймопотенциал следует оценивать исходя из численности в период активности особей *I. persulcatus* и *I. ricinus* с генерализованной инфекцией, способных передавать боррелии контактирующему с природными очагами населению. Поскольку особенности функционирования паразитарных систем в разных частях ареала изучены еще недостаточно, особенно важно провести анализ формирования лоймопотенциала природных очагов включающий регионы, которые вносят основной вклад в структуру общей заболеваемости.

К настоящему времени известно не так много примеров длительного комплексного мониторинга эпизоотической и эпидемической активности евразийских природных очагов ИКБ. В этой связи, большой интерес представляет 20-летнее изучение лабораторией переносчиков инфекций ФГБУ «НИЦЭМ имени Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России динамики паразитарных систем, возбудителей данной группы заболеваний в горнотаежных лесах Среднего Урала [58, 59]. Работа проводилась на модельном участке площадью около 30 кв. км в окрестностях поселка Мыс Чусовского района Пермской области. За указанный период оценивалась численность голодных имаго *I. persulcatus* на флаги / час в период пика (вторая половина мая – начало июня), которая затем пересчитывалась на 1 га, по специальной методике [57]. Всего было выполнено 1250 флагов / часов. Собранных взрослых клещей (около 3000 экземпляров) исследовали методом темнопольной микроскопии на присутствие

боррелий. Учеты численности мелких млекопитающих (70-80% отловленных особей приходилось на рыжую полевку) проводились на линиях живоловок Шермана в июне-августе. В общей сложности отработано почти 20 тысяч ловушко-ночей и поймано около 4.5 тысяч зверьков [58, 59].

За анализируемый период число взрослых особей активировавшихся на гектар значительно различалось по сезонам в 8-9 раз. Зараженность таежных клещей ежегодно превосходила 25% и по годам отличалась не более чем в 2 раза. Как было отмечено выше, боррелии в слюнных железах встречаются не более чем у 10-15% инфицированных имаго *I. persulcatus* [83, 116]. По этим данным была рассчитана примерная многолетняя динамика лоймопотенциала природных очагов ИКБ выраженная на 1 га (таблица 1). Из таблицы, следует, что в сезоны с наибольшей эпизоотической активностью на 1 гектар активировалось примерно от 40 до 150 имаго, содержащих боррелии в слюнных железах. В остальные годы, этот показатель не превышал значения 5-25 взрослых особей с генерализованной инфекцией на указанную единицу площади (таким образом, величина лоймопотенциала различалась в отдельные годы в 6-30 раз).

По всей видимости, колебания значений эпизоотической активности и эпидемической опасности природных очагов ИКБ в данном регионе, в основном обусловлены различиями в интенсивности инфицирования личинок и нимф *I. persulcatus* после их питания в предшествующие сезоны, что связано с особенностями состояния популяций важнейших резервуарных хозяев. Для последних характерно чередование трех основных фаз динамики численности: нарастание, пик, падение. Флуктуация обилия мелких млекопитающих (в первую очередь рыжей полевки и обыкновенной бурозубки) хорошо выражена, ее экстремальные значения отличались, например, на Среднем Урале почти в 300 раз. Большинство циклов важнейших резервуарных хозяев были трехлетними, причем в годы с пиком их численности, была велика доля перезимовавших зверьков, имеющих хроническую боррелиозную инфекцию [58, 59, 60].

Таблица 1 - Результаты многолетнего мониторинга лоймопотенциала природных очагов ИКБ в Среднем Урале [58, 59]

Год	Среднее число мелких млекопита ющих на 100 лвушко- ночей (округлено)	Расчетное число имаго <i>I. persulcatus</i> на 1 га (округлено)	Доля клещей с боррелиями % (округлено)	Число зараженных клещей на 1 га (округлено)	Из них возможное число зараженных клещей с боррелиями в слюнных железах на 1 га (округлено)
1993	1	840	50	425	45-65
1994	35	660	35	240	25-35
1995	58	230	35	80	10-15
1996	0.5	1420	60	865	90-130
1997	20	210	30	65	5-10
1998	55	390	30	115	10-20
1999	7	1135	50	545	55-80
2000	15	460	35	165	15-25
2001	67	575	40	225	25-35
2002	0.2	1535	55	830	85-125
2003	12	470	35	170	15-25
2004	78	340	35	115	10-20
2005	8	890	55	470	50-70
2006	30	610	30	180	20-30
2007	33	1790	40	740	75-110
2008	48	1350	60	810	80-120
2009	10	1870	55	1005	100-150
2010	21	455	35	155	15-25
2011	55	640	40	265	30-40

Взаимодействие возбудителей, переносчиков и прокормителей, выражающееся в количестве напивавшихся инфицированных нимф на единицу площади, обеспечивает в сезоны, следующие за пиком численности мелких млекопитающих, наиболее высокий уровень зараженности активировавшихся

взрослых особей. В годы депрессий популяций важнейших резервуарных хозяев, в значительной степени снижается эпизоотическая активность природных очагов ИКБ и соответственно степень их эпидемической опасности. Это положение подтверждается достаточно высокими коэффициентами корреляции ($r = 0.95$) в анализируемом регионе между обилием мелких млекопитающих и рядом параметров: абсолютной численностью имаго таежного клеща ($r = 0.64$), доли (%) взрослых клещей с боррелиями ($r = 0.80$), числа зараженных клещей на 1 га ($r = 0.71$) [58, 59]. Нами установлена корреляция ($r = 0.71$) между численностью фоновых видов мелких млекопитающих и количеством активировавшегося имаго с генерализованной инфекцией в следующем сезоне. Величина лоймопотенциала достаточно тесно связана с абсолютной численностью голодных взрослых особей ($r = 0.63$), их зараженностью боррелиями ($r = 0.83$) и числом инфицированных клещей на 1 га ($r = 0.71$).

В природных очагах с переносчиком *I. ricinus*, видимо с меньшими колебаниями, в основном, сохраняются выявленные закономерности регуляции эпизоотической и эпидемической активности, о чем свидетельствуют немногочисленные материалы многолетнего мониторинга [27, 196, 249].

Показано, что численность *I. persulcatus* и *I. ricinus* – это основной фактор, определяющий многолетний уровень контакта переносчиков с населением, посещавшим лесные массивы. Так, при возрастании средней численности имаго *I. persulcatus* на флаго / час увеличивается и среднее число клещей, напавшее на человека за день [55]. Учитывая, что многие городские и сельские жители посещают леса, дачные участки, где возможно нападение на них иксодовых клещей, величина иммунной прослойки населения может быть довольно значительна [73, 83, 182]. В отдельных субъектах РФ (Пермская и Тюменская области) по данным серологических исследований было установлено, что в различных ландшафтных зонах контакты населения с природными очагами, существенно различаются [4, 64]. Поэтому, даже при сходных показателях величины лоймопотенциала природных очагов ИКБ, интенсивность

эпидемического процесса и уровень заболеваемости в таких регионах варьирует в значительных пределах.

1.1.7 Заболеваемость ИКБ в Российской Федерации

По данным ВОЗ, ежегодно в мире (кроме РФ) ИКБ заболевает более 500 тыс. человек [240, 259]. В Европе ИКБ – самые распространенные заболевания, из всех инфекций, передающихся иксодовыми клещами (в среднем более 232 тыс. человек за год), для которых характерна строгая весенне-осенняя сезонность, связанная с периодами активности их переносчиков [76, 83, 157, 210]. В регионах с континентальным климатом, где основной переносчик боррелий – клещ *I. persulcatus*, этот период может сокращаться до середины – конца августа. Инцидентность значительно различается как в разных странах, так и в регионах внутри одного государства. Самые высокие показатели заболеваемости зарегистрированы в южной части Швеции (464 на 100 тыс. населения), а самые низкие – в Италии (0,001 на 100 тыс. населения). Средневзвешенная заболеваемость в Западной Европе оценивается в 22 случая на 100 тыс. населения в год [83, 141, 198, 240, 259].

В нашей стране ИКБ были серологически верифицированы в 1985 г. сотрудниками лаборатории переносчиков инфекций ФГБУ «НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России. Начиная с 1992 г. ИКБ включены, в годовую и ежемесячную форму годовой статистической отчетности по инфекционным заболеваниям [83]. По мере улучшения диагностики, информированности населения и медицинских работников, количество выявленных случаев заражения резко увеличивалось. Тем не менее, официальная статистика далеко не в полной мере отражает истинное число заболевших. По некоторым прогнозам реальное число заболевших за год, может, достигать до 10-12 тысяч [76, 83, 239]. Ниже приведены данные по заболеваемости ИКБ в Российской Федерации за 30 летний период с момента введения официальной отчетности по настоящее время (рисунок 2).

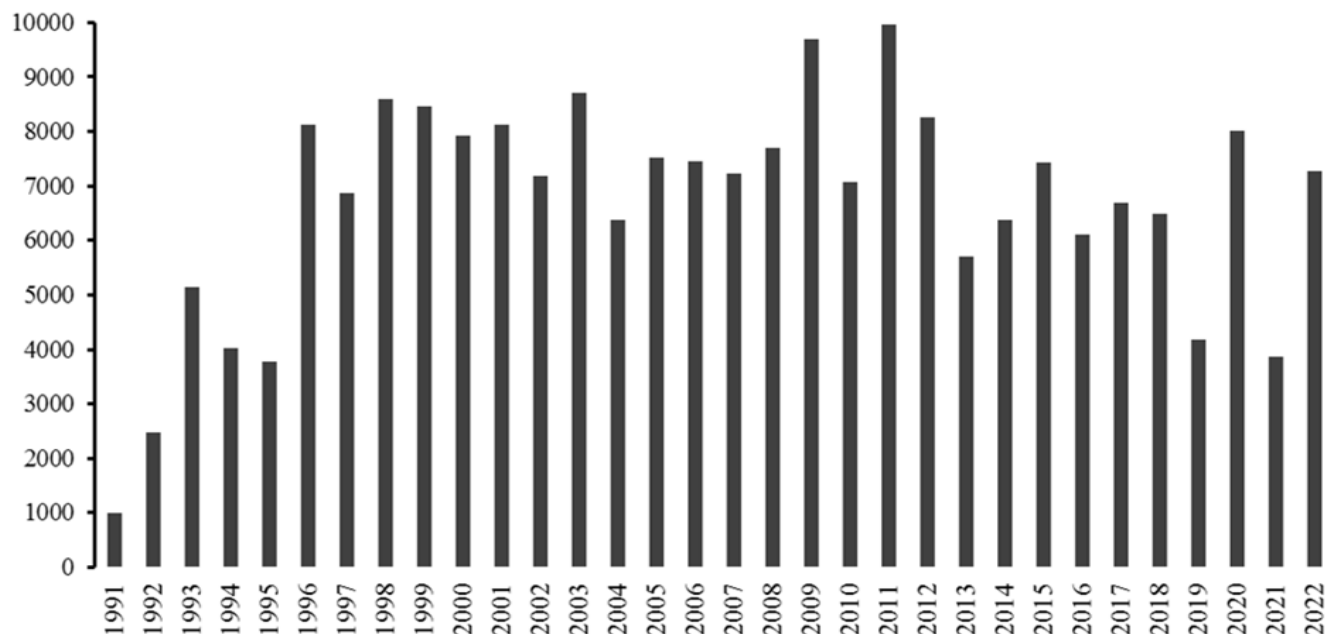


Рисунок 2 - Число выявленных случаев ИКБ в Российской Федерации в 1991-2022 годы по официальным статистическим данным

Болеют как городские, так и сельские жители, причем доля горожан в структуре заболеваемости очень высока. Заболеваемость регистрируется среди всех возрастных групп населения, но чаще болеют взрослые трудоспособные люди (20-59 лет) на долю которых приходится более половины всех случаев. Сравнительно большая группа заболевших (около 17-20%) – это дети дошкольного и школьного возраста [32, 83, 131, 157]. Показатели заболеваемости ИКБ на 100 тысяч человек по регионам Российской Федерации за последние 30 лет варьируют в интервале 0.2-14 [76, 83, 143]. Из федеральных округов наибольший вклад в общую заболеваемость за последние 15 лет в порядке убывания вносят соответственно (с некоторыми колебаниями) ЦФО, СФО, УФО, ПФО, СЗФО, ДФО [83, 143]. Основное число заболеваний (в сумме 65-70% от общего числа регистрируемых) приходится на 15 субъектов, расположенных на огромной территории от Костромской области до Приморского края [83, 131].

Во многом современный уровень заболеваемости населения ИКБ (а также КЭ) обусловлен сочетанием ряда социально-демографических и антропогенных факторов, которые, как правило, способствуют увеличению лоймопотенциала природных очагов и / или частоты контактов населения с ними. Разработке данной

проблемы посвящено множество исследований, отраженных в различных публикациях. К наиболее важным ее аспектам относятся: хозяйственное освоение новых территорий (в том числе и урбанизация), увеличение личных садовых участков, активное посещение населением лесных массивов в рекреационных целях, лесохозяйственная деятельность, мелиоративные и агротехнические мероприятия [73, 83, 131]. Особенно сильное воздействие на потенциал природных очагов ИКБ (и КЭ) оказывает лесозаготовка, поскольку на возникающих вырубках, вследствие сплошной концентрированной рубки леса на большой площади, складываются наиболее благоприятный микроклиматический режим для существования переносчиков и их прокормителей – резервуарных хозяев, по сравнению с коренными лесами [73, 83]. Очевидно, что без учета и обстоятельного анализа рассматриваемых факторов невозможно проводить достоверное прогнозирование эпидемического проявления природных очагов ИКБ в различных административных субъектах РФ.

1.2 Профилактика заболеваний ИКБ

Специфическая профилактика (в т.ч. серопротекция) заболеваний отсутствует, вакцина не разработана [73, 83, 101, 130, 131, 157]. Главная цель неспецифической профилактики – подавление паразитарных систем ИКБ. Как правило, она достигается путем уничтожения популяций иксодовых клещей-переносчиков. Накоплен значительный опыт в применении на больших площадях лесных массивов препаратов ДДТ и ГХЦГ, распыляемых с помощью авиации [39, 83, 267]. Эпидемиологическая эффективность этих мероприятий была очень высокой, и сохранялась, как правило, в течение 3-5 лет после обработки. К 70-ым годам прошлого века, ввиду токсичности данных препаратов их широкое применение прекратилось. В настоящее время борьбу с клещами приходится проводить с помощью акарицидов с коротким остаточным действием (фосфорорганические соединения и пиретроиды), которые в лесной подстилке действуют 1-1.5 месяца [173, 174]. Показаниями к проведению акарицидных

обработок является обилие клещей в период их максимальной сезонной и суточной активности при благоприятной погоде равное или превышающее 0.5 особей (самок и самцов) на 1 учетную единицу (флаго / км или флаго / час) [188]. Паразитологическая эффективность этих препаратов ниже, чем ранее применявшихся хлороорганических. В результате указанных причин объем обработок в Российской Федерации в последние годы незначителен (23000-145000 га), в основном это территории детских лагерей, зон отдыха и т.д.

Таким образом, противоклещевые мероприятия на сегодняшний день, не оказывают существенного влияния на уровень заболеваемости ИКБ в большинстве регионов нашей страны [83]. Новым направлением неспецифической профилактики болезней передающихся иксодовыми клещами, стало применение населением средств индивидуальной защиты от нападения этих кровососов. Были найдены высокоэффективные соединения (акарициды и репеленты), обеспечивающие быстрый паралич и гибель переносчиков ИКБ и КЭ после их контакта с обработанной одеждой. В настоящее время, созданы специальные костюмы, которые надежно защищают человека от укусов иксодовых клещей [83, 173, 174]. Необходимо, проводить широкое санитарное просвещение населения. Антибиотикопрофилактика ИКБ осуществляется путем применения антибиотиков тетрациклинового ряда, в первую очередь, доксициклином [34, 83, 101].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из приведенного обзора литературы логически вытекает, что выявление общих закономерностей функционирования паразитарных систем ИКБ может быть основано только на глубоком экологическом анализе данной проблемы. Именно такой подход раскрывает главные причины формирования ныне существующего нозареала и многолетнего колебания значений лоймопотенциала природных очагов. Рассмотрение современной системы эпидемиологического надзора за ИКБ вынесено в отдельную главу настоящей диссертации. В целом, очевидно, что такой надзор (в первую очередь, его информационный блок) должен базироваться на оценке воздействия некоторых экосистемных факторов на определенные узловые параметры, определяющие динамику региональных паразитарных систем ИКБ в разных частях ареала. Научно обоснованный и хорошо организованный многолетний мониторинг природных очагов будет способствовать достоверному ежегодному предсказанию динамики их эпизоотической активности. На основе полученных материалов, характеризующих как пределы колебаний лоймопотенциала, так и параметры частоты контакта населения с природными очагами, возможно, перейти соответственно к прогнозированию их эпидемического проявления в краткосрочной и даже среднесрочной перспективе.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Материалы

В основе анализа, общих закономерностей функционирования паразитарных систем ИКБ лежат результаты многолетних исследований лаборатории переносчиков инфекций ФГБУ «НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России по таксономии возбудителей, эпизоотологии, эпидемиологии этой группы заболеваний, а так же другие опубликованные данные. Материалы, включенные в настоящую диссертацию, содержат результаты репрезентативных, многолетних исследований, выполненных по сопоставимой методике в определенный период года. Некоторые использованные нами значения параметров паразитарных систем, носят предварительный характер и могут быть в последствие уточнены. Принятые критерии отбора материалов, создают общую достоверность проведенных аналитических исследований. Показатели среднемесячной температуры поверхности почвенного покрова приведены по справочным материалам и некоторым публикациям в соответствующих разделах (3.3.6, 3.3.7).

Сравнение реализации универсальных схем паразитарных систем возбудителей ИКБ проведено на примере очаговых регионов (которым соответствуют региональные комплексы популяций), расположенных в различных широтно-меридиональных географических условиях обширных ареалов основных долговременных хозяев и переносчиков этих боррелий. 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 (рисунок 3). Для большей наглядности воздействие абиотических факторов на паразитарные системы рассмотрено на примере их существования в оптимальных и относительно неблагоприятных условиях.

Возможности расширения северных границ ареалов переносчиков в связи с глобальным потеплением проанализированы на примере Магаданской области и западного побережья Норвегии.

Южно-Сихотэ-Алинский очаговый регион (рисунок 3. № 66, охватывает большую часть Приморского края, примерные координаты 45°20' с.ш. - 134°40' в.д.): в регионе в основном распространены преимущественно горные хвойно-широколиственные леса, сменяющиеся на западе и востоке широколиственными лесами. Оптимум ареала *I. persulcatus*. Численность имаго достигает 20-110 клещей на флаго / час. Продолжительность сезона активности взрослых особей может превышать 140–160 суток, личинок – 120 дней, нимф – 140 суток [75]. К числу основных прокормителей преимагинальных фаз среди мелких млекопитающих относятся: красная полевка (*M. rutilus*), красно-серая полевка (*M. rufocanus*), восточноазиатская лесная мышь (*Apodemus peninsulae*), полевая мышь (*Apodemus agrarius*), восточная полевка (*Alexandromys fortis*), бурундук (*Eutamias sibiricus*) и некоторые другие виды. Индексы обилия личинок и нимф на прокормителях здесь (и далее для остальных регионов, кроме Уфимско-Чусовского), приняты с учетом сползающих особей по опубликованным данным [28, 38, 146]. Обычно, мелких млекопитающих отлавливают давилками и живоловками, в которых со зверьков сползают до 50% личинок и нимф [65]. Поэтому, в соответствии с имеющимися рекомендациями [166], мы увеличивали приведенные в публикациях индексы обилия вдвое. Максимальная суммарная относительная численность мелких млекопитающих (грызуны и землеройки) не превышает 60 особей на 100 ловушко / суток. Среднесезонные суммарные индексы обилия на всех видах прокормителей у личинок доходят до 3, а у нимф они составляют около 0.6 [28, 38, 146].

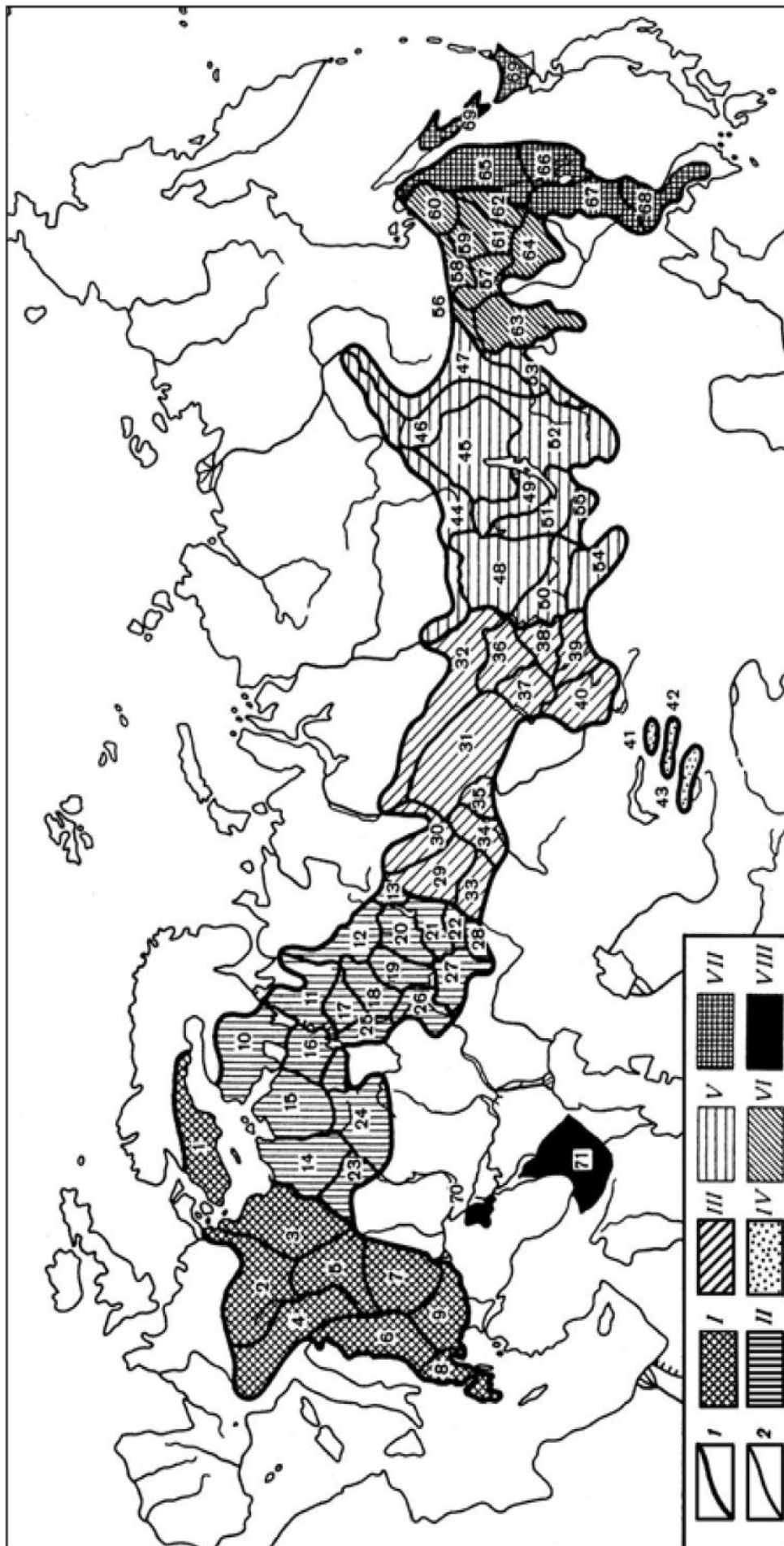


Рисунок 3 - Районирование ареала ИКБ (и КЭ) [75, 83]: 1 – граница ареала, 2 – границы очаговых регионов, I–VII – группы очаговых регионов

Уфимско-Чусовской очаговый регион (рисунок 3. № 21, юг Пермской и Юго-запад Свердловской областей, часть севера Башкирии, примерные координаты $58^{\circ}33'$ с.ш. - $57^{\circ}27'$ в.д.): на северо-западе региона обширную область занимают темнохвойные южнотаежные насаждения, южнее – широколиственные-хвойно-подтаежные массивы и широколиственные леса. На западе расположены горнотаежные темнохвойные леса. Численность имаго *I. persulcatus* достигает 10-20 клещей на флаго / час, период их активности не превышает 120 суток. Продолжительность периода активности личинок – около 100 дней, нимф – до 120 суток [75]. К числу основных прокормителей личинок и нимф среди мелких млекопитающих относятся: рыжая полевка (*Miodes glareolus*), красная полевка, красно-серая полевка, обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) и некоторые другие виды. Индексы обилия преимагинальных фаз на этих видах приведены по этим же авторам. Максимальная суммарная относительная численность мелких млекопитающих (грызуны и землеройки) не превышает 50 зверьков на 100 ловушко / суток. Среднесезонные суммарные индексы обилия на всех видах прокормителей у личинок доходят до 6.7, а у нимф они составляют около 1.1 [58, 60].

Карельский очаговый регион (рисунок 3. № 10, охватывает юго-восточную часть Феноскандии с территорией Финляндии, Карелии и Ленинградской области, примерные координаты $63^{\circ}49'$ с.ш. - $33^{\circ}00'$ в.д.): на севере региона расположены северотаежные сосняки, на юге – темнохвойные южнотаежные леса, имеются среднетаежные насаждения. Граница области распространения *I. persulcatus* и *I. ricinus*. Численность взрослых особей таежного клеща – 2-30 особей на флаго / час, лесного клеща – 2-15 особей на флаго / час. Период активности имаго, первого из описываемых видов переносчиков не превышает 90 суток, а второго до 100-120 дней. Продолжительность периода активности личинок *I. persulcatus* – около 90 дней, *I. ricinus* - до 100 суток, нимф обоих видов – до 100 суток [75]. К числу основных прокормителей преимагинальных фаз среди мелких млекопитающих относятся: рыжая полевка, красная полевка, обыкновенная бурозубка, темная полевка (*Microtus agrestis*),

некоторые другие виды. Индексы обилия личинок и нимф на прокормителях приведены по опубликованным данным [25]. Максимальная суммарная относительная численность мелких млекопитающих (грызуны и землеройки) не превышает 20 особей на 100 ловушко / суток [49]. Среднесезонные суммарные индексы обилия *I. persulcatus* на всех видах прокормителей у личинок доходят до 3, а у нимф они составляют около 0.4. Суммарные индексы обилия *I. ricinus* на всех видах прокормителей у личинок доходят до 1, а у нимф они составляют около 0.4 [25].

Неманско-Двинский очаговый регион (рисунок 3. № 14, охватывает юго-западную часть Латвии, Литву, Белоруссию, северо-восточную часть Польши, примерные координаты 50°00' с.ш. - 28°00' в.д.): в регионе преобладают елово-широколиственные и южнотаежные сосновые леса, а на юге – сосново-широколиственные и широколиственные лесные массивы. Субоптимум ареала *I. ricinus*. Численность имаго лесного клеща достигает 5-40 особей на флаго / час, период их активности составляет около 180-200 суток [75].

Продолжительность периода активности личинок – около 180 дней, нимф – до 200 суток. К числу основных прокормителей предимаго среди мелких млекопитающих относятся: рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, желтогорлая (*Sylvaemus flacollis*), лесная (*Sylvaemus sulvaticus*), полевая (*Apodemus agrarius*) мыши и некоторые другие виды [75]. Индексы обилия личинок и нимф на важнейших хозяевах приняты по опубликованным материалам [5]. Максимальная суммарная относительная численность мелких млекопитающих (грызуны и землеройки) не превышает 20 особей на 100 ловушко / суток. Среднесезонные суммарные индексы обилия на всех видах прокормителей у личинок доходят до 6, а у нимф они составляют около 2 [75].

Альпийский очаговый регион (рисунок 3. № 4, охватывает большую часть Германии, Австрии, запад Венгрии, Швейцарские и Итальянские Альпы, примерные координаты 47°26' с.ш. - 13°39' в.д.): преобладают горные еловые и широколиственно-хвойные леса. Оптимум ареала *I. ricinus*. Отмечаются наиболее высокие показатели численности взрослых особей (примерно 40-100 клещей на

флага / час). Продолжительность периода активности имаго и нимф составляет около 240 дней, личинок до 220 суток. К числу основных прокормителей личинок и нимф лесного клеща среди мелких млекопитающих относятся: рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, желтогорлая мышь, лесная мышь и некоторые другие виды [75]. Примерные индексы обилия клещей на этих видах хозяев уточнены по опубликованным материалам [226]. Максимальная суммарная относительная численность мелких млекопитающих (грызуны и землеройки) не превышает 35 зверьков на 100 ловушко / суток. Среднесезонные суммарные индексы обилия на всех видах прокормителей у личинок доходят до 5, а у нимф они составляют около 0.5 [226].

2.2 Методы

В основу проведенного анализа, общих закономерностей функционирования паразитарных систем возбудителей ИКБ, принят аналитический метод исследования. Боррелии циркулируют в паразитарных системах с теми же основными переносчиками и резервуарными хозяевами, что и вирус КЭ. Поэтому методические принципы создания универсальной схемы циркуляции боррелий в природных очагах Евразии, основаны на подходах, использованных ранее для количественной схемы циркуляции вируса КЭ [74, 237]. В настоящей диссертации для обработки полученных результатов применялись общепризнанные статистические методы. Для оценки репродуктивного потенциала популяций в сравниваемых очаговых регионах применялся t – критерий Стьюдента при уровне достоверности ($p \leq 0.05$). При анализе связи количества активировавшихся и прокармившихся личинок и нимф на единицу площади рассчитывались коэффициенты корреляции Пирсона (r) при показателях значимости ($p \leq 0.05$), и на их основе коэффициенты детерминации (R^2). Все расчеты проводились в программе Microsoft Excel (2010) с использованием пакета стандартных приложений.

Предложенные нами аналитические схемы воспроизводства сменяющихся генераций возбудителей ИКБ основаны на общих закономерностях жизненных циклов их основных хозяев и переносчиков. По опубликованным материалам полевых экспериментов, полученными исследователями в разных частях ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus* были рассчитаны усредненные значения числа клещей на разных этапах развития одной гипотетической генерации этих членистоногих, а по результатам экспериментального изучения эффективности передачи возбудителей – изменение их вероятного числа с боррелиями в процессе метаморфоза совокупности особей той же генерации. Для создания обобщенной схемы циркуляции боррелий наиболее приемлимыми мы посчитали результаты экспериментов, корректно проведенных в естественных условиях евразийских природных очагов ИКБ. Методика исследований такого рода заключается в помещении развивающихся особей в специальных емкостях в почвенный покров, на определенную глубину.

Для анализа влияния биотических факторов на общие закономерности функционирования евразийских паразитарных систем ИКБ необходимы количественные значения примерного репродуктивного потенциала популяций таежного и европейского лесного клещей в разных частях их ареалов (количеством напивавшихся за сезон самок, способных к яйцекладке на единицу площади). За основу таких расчетов были положены усредненные, корректно полученные многолетние колебания показателей обилия имаго переносчиков (пересчитанные на 100 га) в лесных массивах сравниваемых очаговых регионов и стандартные значения их смертности.

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. Между репрезентативным рядом значений абсолютной численности имаго *I. persulcatus* и таким же рядом относительных показателей его обилия наблюдается почти полная прямая корреляция $r = 0.94$ [57]. Показано, также, что среднее число

взрослых *I. persulcatus* на флаго / час в период их массовой активности весьма близко к среднему количеству имаго, активирующихся в том же сезоне на 100 м.² [57]. Это позволяет пересчитывать данные, полученных при относительном учете на флаго / час, в усредненный показатель плотности популяций клещей (т.е. число особей на 10000 м.²) путем введения множителя (коэффициента), равного 100 [57]. Результаты учетов иксовых клещей, которые выражались на флаго / км, пересчитывали на флаго / час с использованием коэффициента равного 1.2 [98].

Основываясь на результатах ранее опубликованных исследований по учету клещей на экспериментальных участках [204] можно полагать, что подобный расчет абсолютной численности с помощью данного коэффициента, применим и к не питавшимся имаго *I. ricinus*. Отсутствуют примеры применения аналогичной методики, в отношении оценки сезонного обилия предимаго этих видов иксовых клещей (за исключением нимф лесного клеща). Поэтому расчет их абсолютной численности в разных частях ареалов мы осуществляли исходя из обычного соотношения в популяциях голодных личинок, нимф и имаго: 167: 11: 1 для таежного клеща [99]. Для популяций лесного клеща, такое соотношение, рассчитанное нами по показателям абсолютной численности активировавшихся особей на учетных площадках [253, 272], составляет соответственно: 36: 15: 1.

Данные о том, какая часть преимагинальных фаз иксовых клещей прокармливаются на конкретном фоновом виде мелких млекопитающих, рассчитаны по формуле Н.Г. Олсуфьева [125]:

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

где А - индекс обилия клещей на каждом хозяине, П - его абсолютная численность, М - продолжительность периода активности клещей, В - средняя продолжительность пребывания клещей на хозяине, до полного насыщения и отпадения.

Полученные цифры вклада основных прокормителей личинок и нимф суммировались и пересчитывались на 100 га по каждому из сравниваемых очаговых регионов.

В настоящей диссертации принимаем, что продолжительность питания личинок обоих видов переносчиков не превышает 3 дней, а нимф 4 суток. При расчете абсолютной численности фоновых видов мелких млекопитающих в сравниваемых очаговых регионах использовались следующие литературные источники. Южно-Сихотэ-Алинский очаговый регион 1960-1980-2000-ые годы [38, 110, 123]. Уфимско-Чусовской очаговый регион 1960-1965 годы по [58, 59, 161], так же использовались неопубликованные данные, любезно предоставленные Ю.В. Ковалевским (1990-2000 гг.). Карельский очаговый регион 1950-1980-ые и 2000-ые годы; [21, 25, 49, 50, 51, 97]. Немано-Двинский очаговый регион 1956-1962, 2012 годы, по данным [35, 93]. Альпийский очаговый регион 2006-2009 годы по опубликованным материалам [197].

Максимально возможная абсолютная численность рыжей полевки, темной полевки, восточной полевки, красно-серой полевки, восточноазиатской лесной мыши, лесной мыши, полевой мыши, желтогорлой мыши на 1 га получена при пересчете из относительной (выраженной на 100 ловушко / суток), путем ее умножения на коэффициент равный 4 [122], красной полевки (переводной коэффициент 4.5) [113], обыкновенной бурозубки и бурундука (только по данным абсолютных учетов) в периоды активности личинок и нимф. В тех случаях, когда отсутствовала такая информация, примерное значение обыкновенной бурозубки в прокормлении личинок *I. ricinus* оценивали исходя из следующих допущений. Считается, что в Евразии, зверьки этого вида прокармливают до 50% личинок, от общего числа напивавшихся [260]. Поскольку лишь около 10% личинок благополучно находят хозяев (таблица 2), на *S. araneus* за сезон на 100 га, будет накармливаться до 5% от числа активировавшихся особей этой стадии *I. ricinus*. Значение обыкновенной бурозубки в прокормлении нимф лесного клеща повсеместно примерно в 2-3 раза ниже, чем личинок, поэтому принимали, что на этом виде прокормится не более 2% особей этой фазы от числа активировавшихся. Так же были рассчитаны показатели обилия прокормившихся личинок и нимф этих видов иксодовых клещей за сезон путем умножения общей относительной численности мелких млекопитающих (на 100 ловушко / суток) на

среднесезонные индексы обилия предимаго и продолжительности их сезона активности.

Анализ воздействия выявленных важнейших абиотических факторов на функционирование и распространение евразийских паразитарных систем ИКБ был проведен по следующей методике. Термальные константы развития отдельных стадий *I. persulcatus* и *I. ricinus* были рассчитаны на основании опубликованных результатов лабораторных экспериментов (сумма тепла необходимого для завершения развития яиц, питавшихся личинок и нимф в наиболее оптимальном для них температурном режиме). На основе значения термальных констант и показателей среднемесячного прогрева поверхностного слоя почвенного покрова в теплый сезон, мы оценили особенности формирования возрастной структуры популяций этих видов клещей, в оптимальных и пессимальных условиях их существования. Аналитическое исследование проблемы стабилизации и динамики евразийского ареала основных переносчиков возбудителей ИКБ в северном направлении, в связи с глобальным изменением климата, выполнено, на двух актуальных примерах (Магаданская область, западное побережье Норвегии). Анализ проводился исходя из современных представлений об адаптивных возможностях жизненных циклов переносчиков, потребностей в тепле их развивающихся стадий и приблизительной продолжительности эмбриогенеза, метаморфозов прокормившихся личинок и нимф в этих регионах.

При создании алгоритма краткосрочного прогнозирования лоймопотенциала природных очагов ИКБ были использованы типовые уравнения регрессии.

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Разработка универсальной схемы циркуляции возбудителей ИКБ в природных очагах Евразии

Предложенная универсальная количественная схема циркуляции боррелий должна базироваться на анализе двух процессов:

- 1) изменение числа клещей на разных этапах развития одной генерации *I. persulcatus* и *I. ricinus*;
- 2) изменение числа зараженных клещей на разных этапах развития этой же генерации.

Для решения поставленной задачи необходимо оценить пределы колебаний значений демографических параметров, всех фаз развития переносчиков, в разных частях их обширных ареалов, а также степень интенсивности горизонтальной и эффективность вертикальной передачи боррелий на этих этапах. Представленные нами расчеты, вскрывают принципиальные закономерности воспроизводства генераций возбудителей ИКБ и их основных переносчиков, учитывая все звенья эпизоотического процесса.

Несмотря на универсальный характер предложенной нами количественной схемы циркуляции возбудителей ИКБ, она может быть уточнена для конкретной части ареала, исходя из региональных демографических особенностей популяций их основных переносчиков. Таким образом, необходимо провести детализацию воздействия важнейших биотических и абиотических факторов на функционирование паразитарных систем в существенно различных природно-климатических условиях. Подобный анализ позволит установить общие механизмы регуляции численности сменяющихся генераций *I. persulcatus* и *I. ricinus*, во многом определяющие многолетнюю динамику значений лоймопотенциала природных очагов ИКБ.

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

В отобранных нами работах можно достоверно оценить амплитуду географически обусловленных колебаний показателей выживания яйцекладок и напитавшихся особей, долю клещей, выпадающих в морфогенетическую диапаузу (таблица 2). Несмотря на то, что количество очаговых регионов, в которых проводились эти исследования ограничено, принятые нами пределы изменчивости значения этих параметров, в целом, приложимы и ко всему ареалу *I. persulcatus*. Об этом свидетельствует анализ влияния гигротермического режима в природных и лабораторных условиях на особенности развития и показатели выживания отдельных стадий жизненного цикла таежного клеща [153, 154]. Даже на северных границах его ареала температура почвенной подстилки, как правило, не препятствует завершению эмбриогенеза и метаморфозов у значительной части напитавшихся особей. Степень эффективности этих процессов в основном, определяется величиной относительной влажности приземного слоя воздуха, которая должна не опускаться ниже 75-80% [8, 153, 212]. Эти цифры, вполне соответствуют существующим значениям данного экологического фактора в лесной зоне Евразии [52].

Использование в универсальной количественной схеме циркуляции боррелий в природных очагах Евразии усредненных демографических параметров генерации их основных переносчиков, приводит к ее определенному абстрагированию. Тем не менее, предложенные расчеты могут достаточно реалистично охарактеризовать общие закономерности воспроизводства популяций таежного клеща на протяжении всего ареала. Вместе с тем, по имеющимся публикациям, невозможно достоверно оценить некоторые важные количественные характеристики отдельных этапов циклов развития *I. persulcatus*, ввиду сложности их определения. Так, в отобранных для анализа литературных источниках не установлена даже примерная смертность активных клещей ищущих прокормителей. В этих случаях мы предварительно исходили из ее

эмпирической оценки, в значительной мере, вытекающей из биологических особенностей этих стадий. Принятые в настоящем разделе предварительные значения показателей выживания для голодных личинок и нимф *I. persulcatus* нашли подтверждение в наших дальнейших исследованиях.

Таблица 2 - Пределы колебаний демографических параметров популяций *I. persulcatus* (по данным, полученным, в различных региональных комплексах популяций этого вида)

Демографический параметр	Пределы колебаний значения	Названия региональных комплексов популяций и их номера на рисунке 3	Источники информации
Выживание напитавшихся отпавших самок	70-90%	Вятско-Камский (№ 20), Бийско-Абаканский (№ 39), Южно-Сихотэ-Алинский (№ 66), Двинско-Волховский (№ 15)	[12, 29, 40, 46]
Выживание яйцекладок	70-95%	Вятско-Камский, Бийско-Абаканский, Южно-Сихотэ-Алинский, Двинско-Волховский	[12, 40, 46]
Выживание яиц в яйцекладках	90-99%	Вятско-Камский, Двинско-Волховский	[40, 92]
Выживание голодных активировавшихся личинок	Предположительно 10%	-	[74, 237]
Доля напитавшихся личинок с бездиапаузным развитием	45-70%	Вятско-Камский, Двинско-Волховский	[12, 40, 46, 118]
Выживание напитавшихся личинок при бездиапаузном развитии	14-90%	Вятско-Камский, Бийско-Абаканский, Южно-Сихотэ-Алинский, Двинско-Волховский	[12, 29, 40, 46, 118]

Таблица 2 - Продолжение

Выживание диапаузирующих напивавшихся личинок	20-35%	Вятско-Камский, Бийско- Абаканский, Южно-Сихотэ- Алинский, Двинско- Волховский	[12, 29, 40, 46, 118]
Выживание голодных активировавшихся нимф	Предполо жительно 20%	-	[74, 237]
Доля напивавшихся нимф с бездиапаузным развитием	27-90%	Вятско-Камский, Бийско- Абаканский, Южно-Сихотэ- Алинский, Двинско- Волховский	[12, 29, 40, 46]
Выживание напивавшихся нимф при бездиапаузным развитием	80-99%	Вятско-Камский, Бийско- Абаканский, Южно-Сихотэ- Алинский, Двинско- Волховский	[12, 29, 40, 46, 118]
Выживание диапаузирующих напивавшихся нимф	25%	Вятско-Камский, Бийско- Абаканский, Южно-Сихотэ- Алинский, Двинско- Волховский	[12, 29, 40, 46, 118]
Выживание голодных активировавшихся имаго	Предполо жительно 30%	-	[74, 237]

Таким образом, полный цикл развития генерации клещей *I. persulcatus* состоит из 10 последовательных этапов, которые поддаются обобщенной количественной оценке и отмечены далее соответствующими порядковыми номерами (рисунок 4):

1. Число самок гипотетической генерации *I. persulcatus*, напивавшихся в течение весенне-летнего периода мы обозначили как n .

2. Показатели выживания сытых самок повсеместно приближаются к 75%. Следовательно, яйцекладку могут дать $0.75n$.

3. В яйцекладке одной самки таежного клеща может быть 1500–3000 яиц [8, 10, 166]. Если принять, что ее средняя величина составляет 2500 яиц, то яйцепродукция всех самок генерации составит $0.75n \times 2500 = 1875n$.

4. Для расчетов было принято, что в среднем выживает около 85% яйцекладок. Следовательно, после их частичной гибели остается примерно следующее количество яиц: $1875n \times 0.85 = 1600n$.

5. Принимаем, что с учетом описанной ранее гибели яиц в естественных условиях их благополучное развитие происходит примерно в 90% случаев, и общее число голодных личинок, произошедших из всей яйцепродукции генерации клещей, равняется: $1600n \times 0.9 \approx 1440n$.

6. Активизация личинок из разных яйцекладок происходит не одновременно, и этот процесс растягивается на довольно продолжительную часть летнего периода. По сравнению с общим числом активирующихся личинок, количество благополучно напивавшихся особей в природном очаге, вероятно, очень невелико, и, как правило, не превышает 10%. Поэтому, число успешно напивавшихся личинок может составлять: $1440n \times 0.1 = 144n$.

7. Доля личинок, развивающихся без диапаузы, варьирует в значительных пределах в различных частях ареала. Для универсальной количественной схемы принимаем, что примерно одна половина напивавшихся личинок развивается без диапаузы, а другая – диапаузирует, причем выживают 55% первых и около 30% вторых особей. Следовательно, общее количество голодных нимф, которые появятся из напивавшихся личинок, может быть выражено следующим образом: $144n \times 0.5 \times 0.55 + 144n \times 0.5 \times 0.3 \approx 60n$.

8. Голодные нимфы гораздо более жизнеспособны, чем личинки, поскольку имеют значительно больший запас жировых питательных веществ и широкий круг прокормителей [166]. Тем не менее, предположительно в среднем, в природном очаге благополучно накармливается всего около 20%

активировавшихся особей. Общее число напитавшихся нимф, вероятно, может составлять: $60n \times 0.2 = 12n$.

9. По литературным данным, без диапаузы развиваются примерно 50% прокармившихся нимф, причем из них выживают около 80%. Диапаузу благополучно переносят около 25% нимф. С учетом этого значения, число взрослых голодных клещей, 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, выживают и дают начало новой генерации около 30% голодных имаго и, следовательно, применительно к обобщенной схеме цикла развития генерации таежного клеща их число составляет $6n \times 0.3 \approx 2n$.

Поскольку соотношение полов у большинства видов пастбищных иксодовых клещей близко к 1:1 [8, 10, 83, 166] в изложенной абстрактной схеме новая генерация *I. persulcatus* (n_1) должна начаться от их числа, которое аналогично исходному n . Однако в реальных популяциях такая ситуация возникает далеко не всегда, и n_1 чаще всего не равно n . По всей видимости, это объясняется сочетанием определенных вариаций конкретных показателей выживания (гибели) клещей на нескольких этапах цикла их развития. Динамика этих параметров связана с особенностями экологических условий в природных очагах ИКБ и обуславливает ту или иную численность новой генерации таежного клеща. При отсутствии резких направленных многолетних структурных изменений биоценоза, эти значения колеблются по годам в относительно небольших пределах.

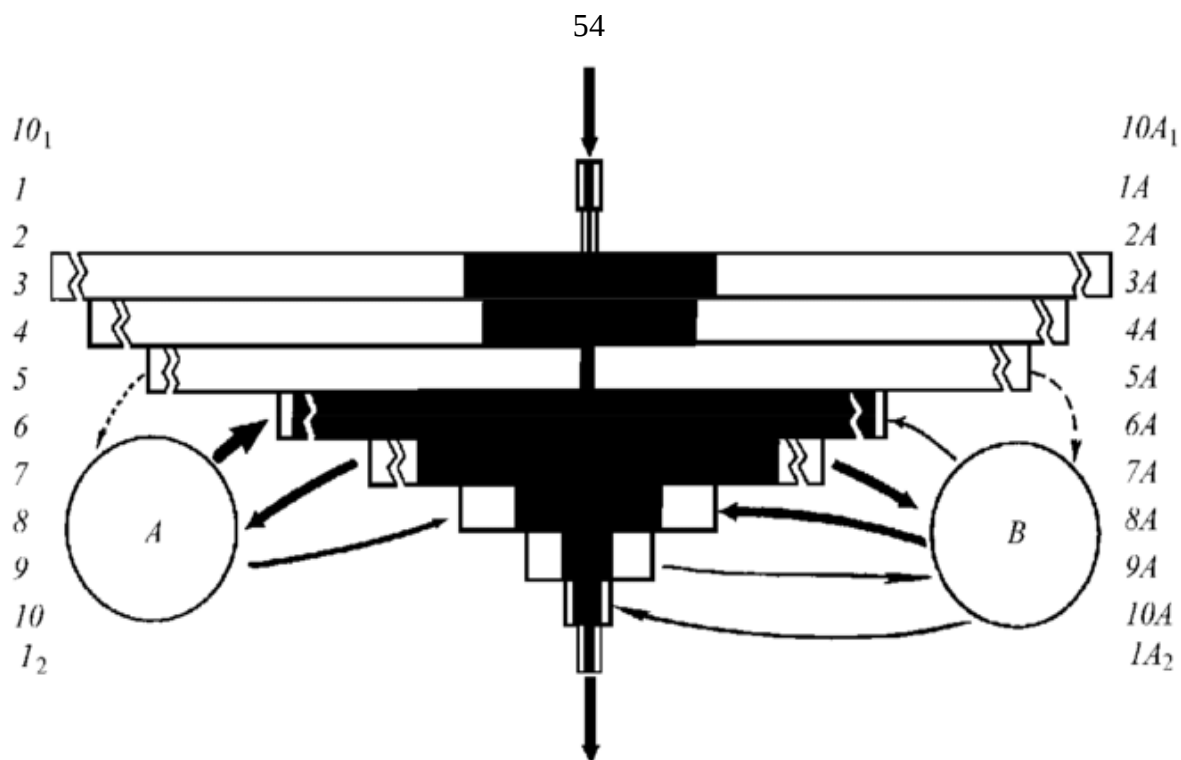


Рисунок 4 - Количественная схема циркуляции возбудителей в природных очагах ИКБ с основным переносчиком *I. persulcatus*:

Светлые полосы – показывают изменение численности генерации таежного клеща, темная часть – изменение числа зараженных клещей на тех же этапах развития; рассчитанное значение этих параметров графически выражено в см; в тех случаях, когда полученные цифры слишком значительны, этап схематично изображают с помощью разрывов; стрелки указывают направления и возможную интенсивность передачи боррелий; слева - число таежных клещей одной генерации на разных этапах ее развития: 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 1A – 10A (справа) – число зараженных особей на тех же этапах. 10_1 п и $10A_1$ п – число имаго, давших начало изображенной генерации, и из них зараженных особей; 1_2 п и $1A_2$ п – число накормившихся самок, которые дадут начало следующей генерации, и из их зараженных особей. Круг А – хозяева только личинок и нимф; круг В – хозяева взрослых клещей и одновременно преимагинальных фаз.

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

Индикация боррелий в иксодовых клещах может осуществляться разнообразными лабораторными методами [83]. Они отличаются по своей специфичности и чувствительности, что делает полученные количественные показатели, во многих случаях мало сопоставимыми. Для проведения анализа нами были выбраны количественные показатели, полученные путем прямого выявления бактериальных клеток темнопольной микроскопией витальных препаратов, светлопольной микроскопией фиксированных препаратов, люминесцентной микроскопией, а также посевом материала от *I. persulcatus* на питательную среду. Эти способы определения зараженности переносчиков в методическом отношении наиболее отработаны, при отсутствии таких данных привлечены результаты амплификации ДНК возбудителей в полимеразной цепной реакции (ПЦР). При расчетах мы принимаем, что эффективность вертикальной и горизонтальной передачи наиболее распространенных в Евразии патогенных видов боррелий не имеет существенных различий.

1А. В большинстве очаговых регионов инфицированность боррелиями голодных самок таежного клеща по данным микроскопии достигает 10-40%. Усредненный показатель зараженности взрослых особей (n_A) видимо, повсеместно приближается к 30% [58, 64, 76, 83, 238]. На основании немногочисленных работ [191, 195], в которых было показано наличие боррелемии у крупных млекопитающих и примерных данных о зараженности накормившихся имаго, мы приняли, что число инфицированных этими спирохетами самок *I. persulcatus*, может возрасти после питания не более чем в два раза и составляет около $0.6n$.

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

3А. В экспериментах с использованием ПЦР было установлено, что не более 10% напитавшихся зараженных самок таежного клеща способны

передавать возбудителей своему потомству [121, 246]. Доля зараженных яиц в кладке, содержащих ДНК боррелий, по данным этих же авторов в среднем также составляет около 10%. При этих условиях, в общей яйцепродукции генерации клещей число инфицированных яиц может составлять $0.45n \times 2500 \times 0.1 \times 0.1 \approx 11.3n$.

4А. После гибели части яйцекладок (пункт 4 предыдущего раздела) их останется $11.3n \times 0.85 = 9.6n$.

5А. Исходя из результатов исследований, проведенных с помощью ПЦР, можно допустить, что до 10% личинок *I. persulcatus* могут получить боррелии из яиц [121, 246]. С учетом значения выживания яйцекладок (пункт 5 предыдущего раздела) число голодных зараженных личинок, вероятно, оказывается просто мизерным: не более чем $9.6n \times 0.9 \times 0.1 \approx 0.9n$.

6А. Исходя из показателей зараженности напивавшихся личинок, которая в природных очагах при посеве на питательную среду доходит до 60% [37, 60] и выживания не питавшихся особей (пункт 6 предыдущего раздела), мы полагаем, что для дальнейшего существования боррелиозной паразитарной системы, она должна увеличиваться по сравнению с зараженностью голодных личинок не менее чем в 450–500 раз: $0.9n \times 0.1 \times 500 = 45n$.

7А. По имеющимся экспериментальным данным, полученным с помощью как микроскопии, так и ПЦР [119, 258] передача боррелий от инфицированных личинок при их метаморфозе в следующую стадию происходит, в среднем, у 85% особей. Учитывая возможность диапаузы у определенной части нимф и показателей их выживания (пункт 7 предыдущего раздела), число голодных зараженных нимф 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. По результатам исследований материала от отдельных особей посевом на питательную среду, зараженность боррелиями нимф, прокормившихся на мелких млекопитающих, в некоторые годы может возрасти примерно в 2 раза, превышая 60% [37]. Таким образом, общее число напивавшихся инфицированных

нимф с учетом их смертности (пункт 8 предыдущего раздела) может составлять:
 $16.3n \times 0.2 \times 2 = 6.5n$.

9А. Исходя из результатов экспериментов, проведенных с применением микроскопии, в лучшем случае до 50% инфицированных нимф передают боррелий взрослым особям [79, 119]. По нашим расчетам из напитавшихся нимф, с учетом количества диапаузирующих особей и показателей их выживания (пункт 9 предыдущего раздела), получается следующее количество инфицированных 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. Таким образом, число зараженных напитавшихся взрослых клещей с учетом их выживания (пункт 10 предыдущего раздела) выражается следующими цифрами: $2n \times 0.3 \times 2 = 1.2n$.

Обычное соотношение полов у имаго *I. persulcatus*, как уже отмечено выше, составляет 1:1. Поэтому, по предложенной нами схеме (с усредненными значениями числа инфицированных клещей) число успешно напитавшихся самок равно $0.6n$. Это означает, что число инфицированных взрослых клещей, дающих начало следующей генерации (т.е. 1А1) примерно соответствует исходной величине 1А (рисунок 4).

Итак, нами показано, как обеспечивается стабильное воспроизводство генераций боррелий в природных очагах Евразии экологически связанных с переносчиком *I. persulcatus*. Однако приведенные расчеты - лишь один из основных вариантов, который может быть реализован в природных очагах. Экосистемные факторы лесных биогеоценозов в значительной степени могут повышать или ограничивать интенсивность циркуляции возбудителей в отдельные сезоны.

В результате динамических процессов в паразитарных системах ИКБ, количество зараженных взрослых особей таежного клеща, дающих начало новой генерации, как правило, варьирует в разные годы. Ввиду малой эффективности трансвариальной передачи боррелий у их переносчиков, воспроизводство сменяющих друг друга генераций возбудителей довольно слабо связано между собой. Таким образом, исходя, из предложенной универсальной схемы

циркуляции основных патогенных видов боррелий в евразийских природных очагах, узловой параметр, в основном, определяющий формирование и сохранение новой генерации этих спирохет – это их конкретный уровень интенсивности горизонтальной передачи от резервуарных хозяев питающимся личинкам. Данное звено эпизоотического процесса особенно важно для стабильного функционирования паразитарных систем, так как в дальнейшем, имагинальная гемипопуляция возбудителей ИКБ в целом, довольно значительно уменьшается из-за потерь при трансфазовой передаче.

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

Мы обобщили результаты наиболее корректно поставленных экспериментальных работ, выполненных в природных, а в некоторых случаях, и в лабораторных условиях (таблица 3). Принятые нами пределы изменчивости значений большинства отобранных параметров жизненного цикла переносчиков, довольно точно соответствуют таковым на протяжении всего ареала *I. ricinus*. Об этом свидетельствует анализ развития и показателей смертности отдельных стадий (яйцекладок, напивавшихся личинок, нимф и самок лесного клеща) при значительных колебаниях гигротермического режима окружающей среды [153, 154]. Используемые в настоящих расчетах предварительные значения выживания активировавшихся не питавшихся личинок и нимф *I. ricinus*, в целом, нашли подтверждение в наших дальнейших исследованиях.

Таблица 3 - Пределы колебаний демографических параметров популяций *I. ricinus* (по данным, полученным, в различных региональных комплексах популяций этого вида)

Демографический параметр	Пределы колебаний значения	Названия региональных комплексов популяций и их номера на рис. 3	Источники информации
Выживание напивавшихся отпавших самок	60-87%	Везерско-Дунайский (№2), Двинско-Волховский (№ 15)	[213, 269]
Выживание яйцекладок	70-95%	Везерско-Дунайский, Двинско-Волховский	[213, 269]
Выживание яиц в яйцекладках	90%	Двинско-Волховский	[213]
Выживание голодных активировавшихся личинок	Предположительно 10%	-	[74, 237]
Доля напивавшихся личинок бездиапаузным развитием	10-90%	Карельский (№ 10), Карпатский (№ 7)	[15]
Выживние напивавшихся личинок бездиапаузным развитием	40%	Двинско-Волховский	[74, 213, 237]

Таблица 3 - Продолжение

Выживание диапаузирующих напивавшихся личинок	40-80%	Двинско- Волховский	[74, 213, 237]
Выживание голодных активировавшихся нимф	Предположительно 20%	-	[74, 237]
Доля напивавшихся нимф бездиапаузном развитием	40-90%	Карельский, Карпатский	[15, 24, 26]
Выживание напивавшихся нимф бездиапаузным развитием	70-90%	Карельский, Двинско- Волховский	[24, 26, 213]
Выживание диапаузирующих напивавшихся нимф	Предположительно 25%	-	[74, 237]
Выживание голодного активировавшегося имаго	Предположительно 25-30%	-	[74, 237]

Полный цикл развития генерации *I. ricinus* также состоит из 10 последовательных этапов, которые в основном поддаются обобщенной количественной оценке и отмечены далее соответствующими порядковыми номерами. 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.

По обобщенным материалам в среднем диапаузирует до 55% напитавшихся личинок, из которых выживает около 40%. При бездиапаузном развитии, вероятно, выживает до 60% особей. В целом число голодных нимф *I. ricinus*, которые могут появиться из напитавшихся личинок, несколько выше (из-за более низкой смертности сытых особей), чем у *I. persulcatus*: $144n \times 0.45 \times 0.4 + 144n \times 0.55 \times 0.6 \approx 73.4n$.

Исходя из имеющихся данных при реализации цикла развития клещей *I. ricinus* благополучно накармливается около 20% нимф от числа активировавшихся. При этом допущении, общее число напитавшихся особей *I. ricinus* также оказывается немногим больше, чем у *I. persulcatus*, и составляет: $73.4n \times 0.2 \approx 14.6n$.

Без диапаузы в среднем развивается примерно 60% нимф, из которых выживает около 80%. Показатель выживания диапаузирующих нимф остается неизвестным. Нет оснований предполагать, что он существенно отличается от такового у *I. persulcatus* и, соответственно, составляет не более 25%. Следовательно, число голодных имаго, которые могут появиться из всех напитавшихся нимф, составляет $14.6n \times 0.6 \times 0.8 + 14.6n \times 0.4 \times 0.25 \approx 8.4n$.

Предположительно, как и у *I. persulcatus* выживают и благополучно накармливаются с некоторыми колебаниями, около 25% голодных имаго лесного клеща от числа активировавшихся. В результате, количество напитавшихся взрослых клещей равно $8.4n \times 0.25 \approx 2n$, половина из которых самки – основатели следующей генерации n_1 .

Итак, общие тенденции в динамике изменения числа клещей на разных этапах развития генерации довольно близки у обоих видов основных переносчиков ИКБ. В то же время, в генерациях *I. ricinus*, отмечается более значительная доля напитавшихся и диапаузирующих личинок и нимф, а также высокие показатели выживания особей на этих стадиях цикла развития, по сравнению с генерациями *I. persulcatus* (рисунок 5).

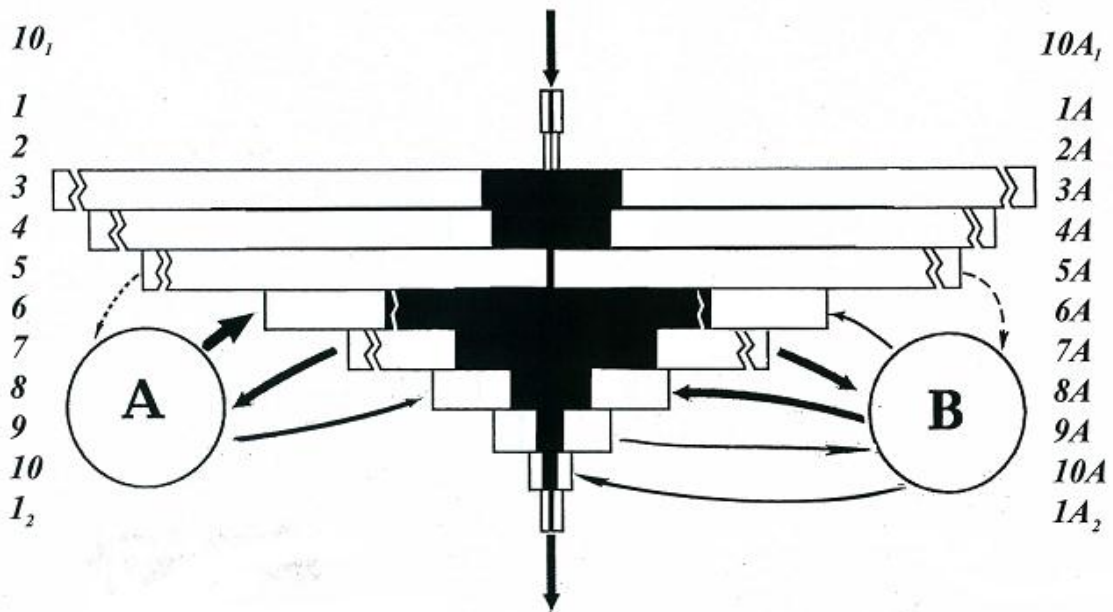


Рисунок 5 - Количественная схема циркуляции возбудителей в природных очагах ИКБ с основным переносчиком *I. ricinus*: стрелки указывают направления и возможную интенсивность передачи боррелий. Обозначения - соответствуют подписи к рисунку 4.

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

1А. Зараженность боррелиями голодных имаго лесного клеща во многих очаговых регионах Евразии (Везерско-Дунайский, Одерский, Двинско-Волховский, Мещерский, Смоленско-Московский), по данным микроскопии колеблется в пределах 5-40% [27, 54, 76, 223, 238]. В большинстве достоверно исследованных популяциях *I. ricinus* она не превышает 20-25%, что примерно в 1.5 раза меньше, чем аналогичный усредненный показатель характерный для голодных взрослых *I. persulcatus*. Если допустить, что число напитавшихся самок *I. ricinus* содержащих боррелии в результате инфицирования, как и у *I. persulcatus*, возрастет примерно в 2 раза, то их может оказаться не более чем 0.4 п.

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

3А. Экспериментально методом ПЦР установлено, что трансвариальная передача боррелий в среднем происходит только примерно у 2% инфицированных самок *I. ricinus* [30, 199, 200, 255]. Данные, согласно которым до 46% зараженных клещей передают возбудителя своему потомству [41], представляются маловероятными, поскольку они значительно выше, чем частота генерализованной инфекции у взрослых клещей в природных условиях. ДНК боррелий по результатам ПЦР выявляется у 43–65% яиц в кладке [41, 199, 200]. Полагают, что эффективность трансвариальной передачи спирохет у лесного клеща выше, чем у других видов иксодовых клещей [30]. Тем не менее, даже, если принять усредненный показатель инфицированности яиц за 50%, их общее абсолютное количество в яйцепродукции всех напитавшихся 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, равно: $7.5n \times 0.85 \approx 6.3n$.

5А. По аналогии с *I. persulcatus* для обобщенной схемы с *I. ricinus*, мы принимаем, что в условиях природных очагов 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. Расчетные итоговые показатели зараженности клещей, которые получились на этапах 1А–5А, примерно в полтора раза меньше, чем для *I. persulcatus*. По нашему мнению, чтобы из-за низкой эффективности трансвариальной передачи боррелий эпизоотический процесс не затухал, зараженность напитавшихся личинок лесного клеща должна увеличиваться по сравнению с зараженностью голодных примерно в 450 раз, составляя при этом, с учетом показателей их выживания $0.6n \times 450 \times 0.1 = 27n$. Это приблизительно в полтора раза меньше, чем аналогичный показатель у таежного клеща.

7А. Исходя из экспериментальных данных, полученных с помощью микроскопии [256] можно принять, что около 85% зараженных личинок *I. ricinus* передают спирохет следующей фазе. Соответственно, общее число голодных зараженных нимф, появившихся при их развитии без диапаузы, а так же 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 также примерно в полтора раза меньше, чем расчетное среднее число таких нимф у *I. persulcatus*.

8А. Для продолжения эпизоотического процесса (достижения упомянутого выше уровня зараженности имаго) необходимо, чтобы в экосистеме были условия, при которых зараженность напивавшихся нимф *I. ricinus* увеличивается максимум в полтора раза по сравнению с голодными особями, инфицированность которых повсеместно не превышает, по данным микроскопии, 10-30% [54, 209, 223]. Но даже в таком случае число инфицированных напивавшихся нимф лесного клеща оказывается почти в 2 раза меньше, чем у *I. persulcatus*: $11.7n \times 0.2 \times 1.5 \approx 3.5n$.

9А - 10А. Результаты экспериментов, полученные методом ПЦР, свидетельствуют, о том, что около 70% инфицированных нимф *I. ricinus* при метаморфозе передают боррелий взрослым клещам [247]. Максимальное количество которых, 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 напивавшихся и инфицированных взрослых особей в предложенной схеме составляет $1.3n \times 0.3 \times 2 \approx 0.8n$.

Как и у *I. persulcatus*, количество самцов в популяции *I. ricinus* сходно с количеством самок, а показатели их зараженности боррелиями практически не различаются [27, 30, 225]. Следовательно, самки, которые примут участие в эпизоотическом процессе, связанном со следующей генерацией лесных клещей, в сумме насчитывают около $0.4n$, т.е. их количество равно исходному 1А n (рисунок 5).

Итак, общие закономерности циркуляции боррелий в «персультатусных» и «рицинусных» природных очагах принципиально довольно близки. Это объясняется определенной пластичностью этих паразитарных систем, а также их эффективной саморегуляцией. Тем не менее, имеются и достаточно выраженные различия, как правило, обуславливающие более высокий эпидемический потенциал природных очагов экологически связанных с переносчиком *I. persulcatus*. Исходя из анализа предложенной схемы, можно предположить, что интенсивность горизонтальной передачи боррелий личиночной фазе в природных очагах ИКБ с основным переносчиком *I. ricinus*, как правило, несколько ниже, чем у паразитарных систем экологически связанных с таежным клещом. Поэтому, даже несмотря на довольно высокую эффективность трансфазовой передачи спирохет, лоймопотенциал таких природных очагов колеблется в относительно небольших пределах, чему способствует и незначительная частота генерализованной инфекции у нимф и имаго европейского лесного клеща.

3.2 Влияние главных биотических факторов на функционирование и распространение паразитарных систем возбудителей ИКБ

3.2.1 Выявление главных биотических факторов

По всей видимости, влияние биотических факторов на общие закономерности функционирования паразитарных систем ИКБ сводится к сезонной динамике трофических отношений между клещами и их прокормителями, определяющей эпизоотическую активность природных очагов. Пределы распространения переносчиков, обычно обусловлены не отсутствием хозяев, а прямым воздействием неблагоприятных факторов внешней среды на их непаразитические стадии жизненного цикла [6]. Сравнение многолетних данных обилия *I. persulcatus* и *I. ricinus* [19, 25, 104] и мелких млекопитающих [49] показало, что даже вблизи северной границы ареалов рассматриваемых видов клещей (Карельском очаговом регионе), численность фоновых видов хозяев

(рисунок 6) обеспечивает прокормление определенной массы активировавшихся личинок и нимф, достаточной для существования независимых популяций этих переносчиков. Проблема взаимоотношения иксодовых клещей с их хозяевами (млекопитающими и птицами, в меньшей степени пресмыкающихся) чрезвычайно сложна и многогранна, ей посвящены многие публикации и разделы в монографиях [8, 9, 67, 70, 83, 165, 166]. В наши задачи, не входило детальное рассмотрение вклада отдельных видов позвоночных в прокормлении *I. persulcatus* и *I. ricinus* в сравниваемых очаговых регионах. По этому вопросу имеется множество отечественных исследований (в основном в отношении преимагинальных фаз этих переносчиков), частично обобщенных в ряде обзорных работ [8, 67, 70]. Несмотря на широкий круг хозяев, основное количество личинок и в меньшей степени нимф, питается на мелких млекопитающих. В ряде регионов Евразии, в прокармлинии нимф велика роль некоторых птиц, экологически связанных с приземным ярусом растительности (дрозды, коньки, тетеревиные и др.). В отдельных природных очагах на них накармливается четверть или даже половина всех напитавшихся нимф *I. persulcatus* [67, 70, 83, 165, 166].

Таким образом, участие птиц в балансе прокармлиения предимаго в различных частях ареала ИКБ (КЭ) нуждается в дополнительном изучении. Тем не менее, как правило, им не принадлежит ведущая роль в обеспечении существования популяций основных переносчиков. В этой связи, для функционирования региональных евразийских паразитарных систем ИКБ наиболее важна подсистема «мелкие млекопитающие – преимагинальные фазы таежного и лесного клещей».

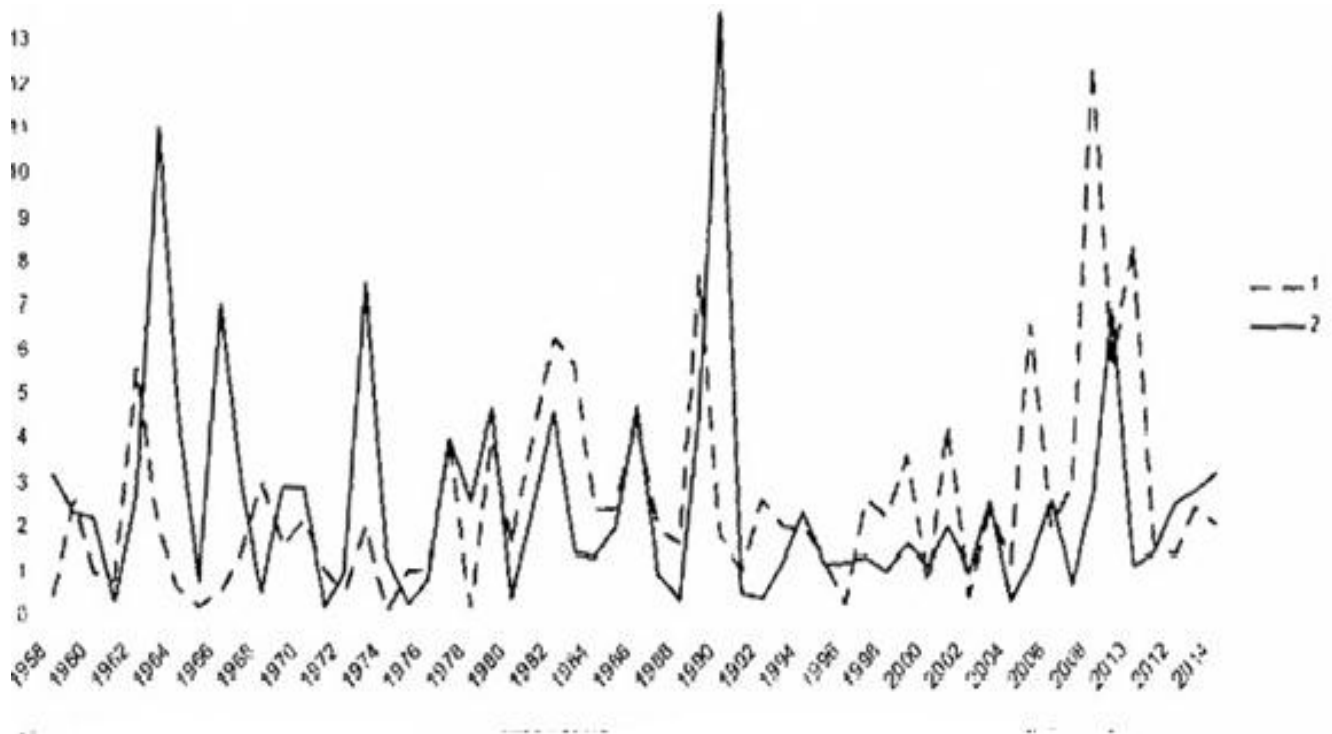


Рисунок 6 - Многолетняя динамика численности мелких млекопитающих в Карельском очаговом регионе [49]; суммарная численность грызунов (1) и землероек (2) в Карелии; на оси абсцисс приведены годы, на оси ординат – средняя численность особей на 100 ловушко / суток.

3.2.2 Влияние численности хозяев на количество прокармливающихся имаго в сравниваемых очаговых регионах

Стабильное воспроизводство генераций *I. persulcatus* и *I. ricinus* во многом основывается на успешном прокормлении определенной части их имагинальных гемипопуляций. Динамика данного взаимодействия, обусловленная в основном численностью, биологическими и экологическими особенностями основных прокормителей, определяет пределы смертности голодных самок и число отложенных яйцекладок на единицу площади в разных частях ареала. Сезонный характер заклещевления хозяев так же существенно варьирует в разных частях ареала. Так, по результатам учетов на территории 8 регионов России (от Крыма до Алтая) на одном зайце может накармливаться одновременно от 3 до 85 взрослых

особей *I. persulcatus* [8, 83]. Индексы обилия имаго на крупных копытных этого вида не превышают значения 4-10, но могут доходить до 20 и выше [8, 33, 166]. Таким образом, годовые показатели прокормления переносчиков на том или ином виде хозяев могут существенно различаться в конкретных географических координатах.

По всей видимости, только относительно небольшая доля (которая, очевидно выше, чем у голодных личинок и нимф) активировавшихся взрослых особей сможет успешно найти прокормителей. Причем, даже высокая численность как имаго таежного и лесного клещей, так и их важнейших хозяев не может кардинально изменить эту тенденцию. Не имея достаточных материалов для проведения детального анализа данной проблемы во всех сравниваемых очаговых регионах, мы ограничимся несколькими примерами, в основном, подтверждающими это положение. Так, в Волжско-Камском междуречье за сезон на 100 гектаров активируется около 10000-36000 взрослых особей таежного клеща [75] с пересчетом на абсолютную численность. Из которых, на основных прокормителях: крупном рогатом скоте, зайце-беляке, лосе, лисице и некоторых других видах млекопитающих по данным расчетов по формуле Н.Г. Олсуфьева [125] прокармливается около 860 имаго [68], или не более 10% от числа активировавшихся на эту единицу площади. Можно, допустить, что рассчитанные в этой работе показатели прокормления, несколько занижены из-за сложностей, возникающих при осмотре этих хозяев и соответственно определенном искажении реального значения индексов обилия клещей. По имеющимся материалам [5, 20, 35, 61, 148] нами, по аналогичной методике было найдено, что в Неманско-Двинском очаговом регионе за сезон может накормиться не более 12-40% активировавшихся на 100 га взрослых особей *I. ricinus*. Как правило, численность диких копытных (оленей) на территории РФ (включая и сравниваемые очаговые регионы) не превышает значения 1-2 особи на 100 га [35, 132], а в некоторых европейских странах ввиду успешного ведения охотничьего хозяйства, она может увеличиваться до 25 голов [221] на указанную единицу площади. Многие исследователи полагают, что обычные показатели

прокармлиения имаго в природных очагах могут существенно увеличиваться при определенных условиях, например при массовом выпасе крупного рогатого скота в лесных массивах [5, 8, 35, 145, 253]. Так, при повышении поголовья скота в Минской области (Белоруссия) среднесезонные индексы обилия *I. ricinus* на нем возросли с 22 до 43. В то же время, отмечено, что как в заповедных лесах, где численность крупных диких млекопитающих относительно высока, так и антропогенных природных очагах, выпас скота увеличивал обилие голодных имаго в 4-6 раз по сравнению с теми участками, где выпас отсутствовал [35, 145].

Таким образом, улучшение «кормовой базы» переносчиков сопровождается также определенным повышением численности активировавшихся особей, что не позволяет существенно снизить пределы их смертности даже при более высоких показателях прокармлиения. В этой связи, принятые значения выживания имаго в предложенной нами универсальной схеме циркуляции боррелий в природных очагах Евразии, кажутся вполне реалистичными и достаточно стабильными на всем протяжении ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus*.

Различия в репродуктивном потенциале популяций переносчиков в сравниваемых очаговых регионах могут быть количественно охарактеризованы. Нами была рассчитана по соответствующей методике (раздел 2.2), абсолютная численность активировавшихся голодных имаго (в наиболее благоприятных для них биотопах) с последующим пересчетом на 100 га и приблизительное количество напитавшихся самок (с учетом их стандартных значений выживания) имеющих возможность дать яйцекладку (таблицы 4, 5). Несмотря на значительные колебания этого параметра по сезонам, даже в отдельном очаговом регионе, приведенные результаты расчетов хорошо согласуются с представлениями об оптимуме и пессимуме ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus*.

По предварительным оценкам (таблица 4), в оптимальных условиях (Южно-Сихотэ-Алинский региональный комплекс популяций) репродуктивный потенциал популяций таежного клеща (за исключением отдельных сезонов), выраженный на указанную единицу площади, как правило, примерно в 3-10 раза достоверно выше (исходя из показателей за 10 лет), чем в других сравниваемых

очаговых регионах ($t = 2.8$, $p \leq 0.05$). Данная тенденция, хотя и в меньшей степени, наблюдается при сравнении популяций переносчика существующих в субоптимальной части и на границе его области распространения. Динамика эпизоотической активности природных очагов ИКБ в Уфимско-Чусовском очаговом регионе, позволяет в отдельные сезоны прокармливаться на 100 га, даже большему числу имаго, чем в оптимуме ареала. По всей видимости, это связано с особенностями, механизмов регуляции численности популяций *I. persulcatus* в этом регионе.

Таблица 4 - Расчетное максимальное количество самок *I. persulcatus* прокармливающихся на основных хозяевах за сезон в условиях сравниваемых очаговых регионах

Сравниваемые очаговые регионы	Абсолютная численность голодных имаго на растительности на 100 га (миллионы)	Из них самок (миллионы)	Примерная численность важнейших прокормителей на 100 га	Примерное количество прокармливающихся самок на основных хозяевах (миллионы)
Южно-Сихотэ-Алинский	0.5-1.2*	0.25-0.6	1.5	0.075-0.18
Уфимско-Чусовской	0.2-1.9**	0.1-0.95	1.2	0.03-0.28
Карельский	0.12-0.3***	0.06-0.15	1.0	0.018-0.045

Примечание: *- рассчитано по [38,123] (1975-1985, 2000-2018 годы); ** - рассчитано по [58, 59] (1993-2011 годы);***- рассчитано по [25] (1961-1980 годы)

Эти же закономерности в основном, присущи и паразитарным системам в сравниваемых очаговых регионах с переносчиком *I. ricinus*. Возможный репродуктивный потенциал Альпийского регионального комплекса популяций лесного клеща на указанную единицу площади (приведены минимальные и максимальные значения), примерно в 2-15 раза выше, по отношению к популяциями этого переносчика в остальных анализируемых очаговых регионах

(таблица 5). В тоже время, эти различия, исходя из сравнения этих показателей за период около 6 лет, недостоверны ($t = 1.2$). Что, видимо, объясняется небольшой выборкой, ввиду недостаточности фактических сопоставимых данных. Репродуктивные возможности Неманско-Двинского комплекса популяций, без учета количества диапаузирующих напивавшихся самок лесного клеща, приступающих к кладке яиц в начале следующего теплого сезона, в 2-3 раза превосходят аналогичные показатели в Карельском комплексе.

Таблица 5 - Расчетное максимальное количество самок *I. ricinus* прокармливаемых на основных хозяевах за сезон в условиях сравниваемых региональных комплексов популяций

Сравниваемые очаговые регионы	Абсолютная численность голодных имаго на растительности на 100 га (миллионы)	Из них самок (миллионы)	Примерная численность важнейших прокормителей на 100 га	Примерное количество прокармливаемых самок на основных хозяевах (миллионы)
Альпийский	0.4-1.2*	0.2-0.6	25.0	0.05-0.15
Неманско-Двинский	0.15-0.5**	0.075-0.25	2.0	0.018-0.06
Карельский	0.06-0.16***	0.03-0.08	1.0	0.007-0.02

Примечание: *- рассчитано по [196, 249, 265] (2003-2009 и 2017-2019 годы); ** - рассчитано по [5, 20, 35, 148] (1950-2000-ые годы); *** - рассчитано по [25] (1961-1980 годы)

3.2.3 Влияние численности хозяев на количество прокармливаемых личинок в сравниваемых очаговых регионах

Некоторые исследователи полагают, что все или почти все активировавшиеся голодные личинки *I. persulcatus* находят себе хозяев [86, 88, 89, 123]. Эти представления не подтверждаются биологическими особенностями данной гемипопуляции. Результаты экспериментов, проведенных в природных

условиях, показали, что продолжительность активной жизни отдельных особей, активировавшихся личинок таежного клеща мала и, составляет около 3–5 дней [100]. Активация личинок из одной яйцекладки растягивается на 35–40 суток, а в разных кладках происходит не одновременно. Это обеспечивает гарантированное прокормление определенной части особей. Если бы эти адаптивные механизмы отсутствовали, то даже обычные неблагоприятные погодные условия (продолжительный дождь, паводок, засуха и др.) могли бы привести к почти полной гибели клещей этой стадии. Аналогичные наблюдения за активацией личинок *I. ricinus* не проводились, но нет оснований полагать, что ее режим имеет иной характер. Таким образом, голодные личинки – самое уязвимое звено в цикле развития иксодовых клещей этой группы [10, 83, 153].

Нами предпринята попытка приблизительно оценить долю личинок *I. persulcatus* и *I. ricinus*, которые могли прокормиться на мелких млекопитающих (в том числе и на основных фоновых хозяевах по формуле Н.Г. Олсуфьева), а так же некоторых допущениях (раздел 2.2) в сравниваемых очаговых регионах (таблицы 6, 7). Примерная численность активировавшихся голодных личинок, в рассматриваемых региональных комплексах популяций переносчиков выраженная на 100 гектаров рассчитывалась исходя из их установленных соотношений с абсолютным обилием имаго.

Наибольшие суммарные значения обилия прокормившихся личинок *I. persulcatus* на всех видах зверьков за сезон отмечаются в Уфимско-Чусовском очаговом регионе. Они в 1.5 раза выше, чем в Южно-Сихотэ-Алинском и, в 4 раза превосходят аналогичные показатели в Карельском очаговом регионе (таблица 6). По всей видимости, даже в оптимуме ареала, имеются определенные границы возможностей для прокармливания клещей этой стадии, которые иногда даже ниже чем в других регионах. Причины этих различий, вероятно связаны с особенностями абиотических и биотических условий в Уфимско-Чусовском очаговом регионе, обуславливающими в отдельные сезоны, в которых активируется значительное количество ранее диапаузирующих особей, очень высокие показатели обилия рыжей полевки и обыкновенной бурозубки. В тоже

время, значения смертности активировавшихся особей относительно стабильны и лишь в довольно незначительной мере определяются численностью фоновых видов мелких млекопитающих. Рассчитанный, на примере Уфимско-Чусовского очагового региона (в котором, возможно достаточно точно по годам сопоставить многолетние данные) коэффициент корреляции между числом активировавшихся и прокармливавшихся личинок не превышает значения 0.5 ($p \leq 0.05$; $R^2 = 0.25$). В Южно-Сихотэ-Алинском очаговом регионе на 100 га накармливается на основных прокормителях за сезон не более 1-2% активировавшихся особей, в Уфимско-Чусовском до 10-15%, а в Карельском не более 3-5% (таблица 6).

Итак, особенности динамики численности популяций важнейших хозяев в разных частях ареала, не могут существенно скорректировать показатели выживания голодных личинок таежного клеща, принятые в предложенной нами универсальной схеме.

Таблица 6 - Расчетное количество прокармливающихся личинок *I. persulcatus* в сравниваемых очаговых регионах

Сравниваемые очаговые регионы	Абсолютная численность активировавшихся голодных личинок на 100 га (миллионы)	Максимально возможное количество прокармливающихся личинок на фоновых видах хозяев на 100 га (миллионы)	Обилие прокармливавшихся личинок на всех видах хозяев на 100 ловушек / суток за сезон
Южно-Сихотэ-Алинский	918.5-2204.4	5.0	21600
Уфимско-Чусовской	38.94-344.07	5.6	33500
Карельский	22.04-88.17	0.6	5500

Наибольшие суммарные значения обилия прокармливавшихся личинок *I. ricinus*, на мелких млекопитающих за сезон отмечаются в Альпийском очаговом

регионе: они почти в 2 раза выше, чем в Неманско-Двинском и примерно в 40 раз превосходят аналогичные показатели в Карельском очаговом регионе (таблица 7). Между численностью активировавшихся и питавшихся клещей (на примере Неманско-Двинского очагового региона, по которому имеются сопоставимые по 6-7 годам данные) нами было отмечено среднее значение силы связи: около 0.6 ($p \leq 0.05$; $R^2 = 0.36$), что свидетельствует, об относительно невысоком влиянии биотических взаимодействий, на показатели смертности не питавшихся личинок. Исходя из полученных материалов, на основных фоновых видах мелких млекопитающих в Альпийском очаговом регионе на 100 га накармливается за сезон не более 9-10% активировавшихся особей, в Неманско-Двинском до 10-12%, а в Карельском не более 1.5%. Таким образом, нет оснований утверждать, что повсеместно в природных очагах, благополучно напитаться сможет более 10% от числа активировавшихся личинок лесного клеща.

Таблица 7 - Расчетное количество прокармливающихся личинок *I. ricinus* в сравниваемых очаговых регионах

Сравниваемые очаговые регионы	Абсолютная численность активировавшихся голодных личинок на 100 га (миллионы)	Максимально возможное количество прокармливающихся личинок на фоновых видах хозяев на 100 га (миллионы)	Обилие прокармливавшихся личинок на всех видах хозяев на 100 ловушко / суток за сезон
Альпийский	216.0-648.0	19.0	38500
Неманско-Двинский	75.6-248.4	14.9	21600
Карельский	31.5-84.0	0.5	1000

3.2.4 Влияние численности хозяев на количество прокармливающихся нимф в сравниваемых очаговых регионах

Смертность активировавшихся нимф *I. persulcatus* и *I. ricinus*, повсеместно несколько ниже, чем личинок, что связано с более высокой продолжительностью индивидуальной жизни особей этой стадии, обеспеченной запасом питательных веществ, а также с широким кругом хозяев [8, 83, 153, 166]. Далее проанализировано только значение мелких млекопитающих в прокормлении нимф, что обусловлено, с одной стороны, наличием достаточного объема фактических данных именно по этой группе прокормителей, а с другой - ее особой значимостью как резервуара инфекции в эпизоотическом процессе ИКБ [8, 83]. Методика и используемые материалы для расчетов подробно описаны в разделах 2.1, 2.2. Проводилась оценка абсолютной численности активировавшихся особей на 100 га (по ранее установленным соотношениям) и количества прокармливавшихся клещей на зверьках на эту же единицу площади и 100 ловушко/суток.

Наибольшее суммарное обилие прокармливающихся за сезон нимф таежного клеща на всех видах мелких млекопитающих отмечается в Уфимско-Чусовском очаговом регионе. Оно примерно в 1.5 раза выше, чем в Южно-Сихотэ-Алинском и, в 5 раз превосходит аналогичные показатели в Карельском очаговом регионе (таблица 8). Таковы общие характеристики данного взаимодействия в сравниваемых регионах, их возможные причины рассмотрены выше. В Южно-Сихотэ-Алинском очаговом регионе на 100 га на основных фоновых видах зверьков прокармливается не более 5% активировавшихся нимф, в Уфимско-Чусовском и Карельском – до 15-20%. Коэффициент корреляции (Уфимско-Чусовской очаговый регион) между абсолютной численностью активировавшихся клещей и количеством напивавшихся особей на указанную единицу площади за 10 лет составляет около 0.3 ($p \leq 0.05$; $R^2 = 0.09$), что свидетельствует о слабой связи этих параметров. Итак, исходя из предварительных расчетов, следует, что

биотические отношения не могут существенно влиять на показатели смертности голодных нимф *I. persulcatus*.

Таблица 8 - Расчетное количество прокармливающихся нимф *I. persulcatus* в сравниваемых очаговых регионах

Сравниваемые очаговые регионы	Абсолютная численность активировавшихся голодных нимф на 100 га (миллионы)	Максимально возможное количество прокармливающихся нимф на фоновых видах хозяев на 100 га (миллионы)	Обилие прокармившихся нимф на всех видах хозяев за сезон (численность на 100 ловушко / суток) за сезон
Южно-Сихотэ-Алинский	5.5-13.2	0.5	4900
Уфимско-Чусовской	2.2-21.9	0.8	6600
Карельский	1.33-3.30	0.2	1000

Наибольшие суммарные значения обилия прокармившихся нимф *I. ricinus* на зверьках за сезон, как показывают расчеты отмечаются в Неманско-Двинском очаговом регионе: они почти в 2 раза выше, чем в Альпийском и, в 8 раз превосходят аналогичные показатели в Карельском очаговом регионе (таблица 9). По всей видимости, в оптимуме ареала довольно значительная часть активировавшихся клещей питается на крупных и средних млекопитающих. Сопоставление минимально возможной численности активировавшихся особей на 100 га с максимальными показателями прокармливающихся нимф на фоновых видах мелких млекопитающих дает явно искаженное представление о пределах смертности этой стадии. Очевидно, что в природных условиях численность нимф на указанную единицу площади, как правило, превышает возможную нижнюю границу значения данного параметра. Исходя из показателей наиболее высокого

абсолютного обилия переносчика в Альпийском и Неманско-Двинском очаговых регионах на важнейших видах мелких млекопитающих питается не более 20% из активировавшихся на 100 га особей, а в Карельском до 10-15%. Причем, коэффициент корреляции между количеством активировавшихся и напивавшихся особей (на примере Неманско-Двинского очагового региона) очень низок и, не превышает значения 0.2 ($p \leq 0.05$; $R^2 = 0.04$).

Таблица 9 - Расчетное количество прокармливающихся нимф *I. ricinus* в сравниваемых очаговых регионах

Сравниваемые очаговые регионы	Абсолютная численность активировавшихся голодных нимф на 100 га (миллионы)	Максимально возможное количество прокармливающихся нимф на фоновых видах хозяев на 100 га (миллионы)	Обилие прокармившихся нимф на всех видах хозяев за сезон (численность на 100 ловушко / суток) за сезон
Альпийский	6.0-18.0	2.0	4300
Неманско-Двинский	2.1-6.9	1.3	8000
Карельский	0.9-2.4	0.35	1000

Таким образом, как правило, анализируемые взаимодействия (без учета вклада других прокормителей) существенно не влияют на показатели выживания не питавшихся нимф лесного клеща, которые вполне укладываются в принятые значения этих параметров в предложенной нами универсальной схеме циркуляции возбудителей ИКБ в природных очагах Евразии.

3.3 Влияние главных абиотических факторов на функционирование и современное распространение природных очагов ИКБ в Евразии

3.3.1 Выявление главных абиотических факторов

Ареал рассматриваемых патогенных боррелий, неразрывно связан с распространением их основных переносчиков и охватывает огромный неоднородный участок земной поверхности, разные части которого отличаются по климатическим условиям [83]. Это уже само по себе свидетельствует о том, что в целом, микропопуляции этих возбудителей, существующие в иксодовых клещах, хорошо адаптированы к широкому колебанию абиотических факторов. Значение показателей относительной влажности, продолжительности и интенсивности инсоляции для существования этих видов, не исследовано. Термический режим приземного воздуха и почвенной подстилки, в значительной мере определяет эффективность репродукции спирохет в переносчиках [154], что подтверждают экспериментальные данные, полученные как в опытах в «*in vitro*» так и «*in vivo*». Максимальный рост боррелий на специальной питательной среде (BSK) наблюдался при + 30–37°C [81, 190] и прекращался при + 40°C. Оптимальный температурный режим для культивирования *B. afzelli* и *B. garinii* на этой среде соответствует + 32–34°C, причем время одной генерации составляет 8–24 ч; а концентрация бактерий в некоторых посевах может достигать 10^8 клеток на мл [81, 83, 224, 264]. Минимальная температура питательной среды, при которой происходит замедленное накопление этих спирохет, вероятно, приближается к + 20°C [220, 224]. Тем не менее, в природных условиях бактерии могут размножаться и при более низкой температуре. Например, в организме спонтанно инфицированных взрослых клещей *I. persulcatus* размножение *Borrelia burgdorferi sensu lato* возможно в широком диапазоне положительных температур воздуха вплоть до совсем низких значений + 3–5°C [117, 119]. Зимовка переносчиков, вероятно, не может подавлять некоторое увеличение численности спирохет в частях ареала с умеренно континентальным климатом (Западная и

Центральная Европа), где температура под снегом остается достаточно высокой: около 0°C и даже несколько выше, лишь иногда опускаясь до – 2°C [8, 203, 244] . В более суровых условиях этот процесс маловероятен, хотя возможность элиминации боррелий из клещей под действием отрицательных температур неизвестна. Установлено, что отдельные изоляты могут проявлять различную способность размножаться при определенной температуре окружающей среды. Так, при инкубации некоторых изолятов *B. afzelli* и *B. garinii* при + 23–28°C происходит определенное увеличение концентрации бактериальных клеток, тогда как другие штаммы пролиферируют в меньшей степени или вообще не растут в таких условиях [264]. Если клон адаптирован к широкому колебанию термического режима воздуха, то вероятность его сохранения в векторной части популяции и увеличения концентрации этих спирохет, возрастает.

Географическое распределение любой природноочаговой болезни ограничивается факторами внешней среды [1, 66, 83, 105, 114, 128, 129]. Успешная адаптация каждого биологического вида к огромному разнообразию экосистем на территории суши во многом определяется его фундаментальной экологической нишей. Это экологическое понятие, которым обозначают абстрактное многомерное пространство, ограниченное совокупностью адаптивных возможностей вида в целом. Оно может быть значительно шире, чем реализованная экологическая ниша, то есть адаптивные черты вида, проявляемые в конкретной экосистеме [150, 175]. Популяции возбудителей ИКБ, достаточно гетерогенны по генотипическому и фенотипическому составу, что имеет большое значение, для их адаптации в конкретной части ареала. По всей видимости, репродукция этих спирохет в организме иксодовых клещей, обычно, не зависит от изотерм наиболее теплых месяцев, как это было показано для ряда арбовирусов [105]. Температурный диапазон, в котором в большей или меньшей мере возможно размножение боррелий, по-видимому, составляет от + 3 до + 39°C.

Абиотический режим, в котором существуют возбудители ИКБ, в основном определяется климатическими параметрами областей распространения их основных переносчиков. Ареал *I. persulcatus* характеризуется следующими

параметрами. Сумма эффективных температур за период с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ – $1600\text{--}1900^{\circ}\text{C}$ представляет собой слабую теплообеспеченность (численность популяций повсеместно невысока), $2000\text{--}2300^{\circ}\text{C}$ – умеренную (наиболее благоприятные условия складываются в биотопах, где коэффициент увлажнения составляет $0.34\text{--}0.45$), более 2300°C – хорошую (максимальные показатели численности свойственны регионам с коэффициентом увлажнения $0.45\text{--}0.60$). Минимальная сумма активных температур за период со среднесуточным температурным режимом выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет 410°C , умеренная – около 1738°C , максимальная – до 3630°C . Годовая сумма осадков в пределах ареала колеблется от 117 до 1245 мм [83, 137, 166].

Для успешного существования популяций *I. ricinus* сумма эффективных температур за период с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ должна составлять около $1800\text{--}3000^{\circ}\text{C}$ [106]. В соответствии с более детальным выводом, минимальная теплообеспеченность для популяций этого вида составляет $1460\text{--}1550^{\circ}\text{C}$, умеренная – 2305°C , высокая – 3910°C , а годовая сумма осадков должна достигать 587 (311–1534) мм [137].

Хотя, приведенные климатические характеристики некоторые исследователи используют для анализа динамики ареалов переносчиков [137, 181] они полностью не раскрывают причины, обуславливающие или ограничивающие современное распространение природных очагов ИКБ в Евразии. В результате слабой разработанности данной проблемы, появляются, как правило, малообоснованные прогнозы изменения границ нозоареала в различных направлениях. Так, на основе созданной климатической модели, постулировано, что через несколько десятилетий при изменении гигротермического режима на юге Дальнего Востока, должна сократиться область обитания таежного клеща – основного переносчика ИКБ в данном регионе [137, 181]. Притом, что исследователи не учитывают, что Приморский край считается оптимумом ареала таежного клеща, где по примерным оценкам уже сменилось около 500 тысяч его генераций [169]. Сомнительны и утверждения о расширении нозоареалов ИКБ и

КЭ в северном направлении слабо увязанные с популяционной экологией переносчиков [3, 45, 137, 252, 262, 263].

Самки, а так же личинки *I. persulcatus* и *I. ricinus* подстерегают прокормителей при прогреве воздуха от + 2 до + 30°C, нимфы – от + 2 до + 22°C. Оптимальная относительная влажность воздуха для всех активных стадий клещей этих видов - около 95–100% [7, 8, 104, 166, 192]. После потери влаги в воздухе ниже критического уровня (около 60%) клещи спускаются в подстилку и в это время теряют способность к нападению на хозяев. В евразийских лесных формациях, в связи с низким испарением, относительная влажность, как правило, довольно высока [42, 52] и, превышает обозначенный выше минимальный порог, необходимый для активности основных переносчиков ИКБ.

Температура почвы, в которой протекают метаморфозы иксодовых клещей обоих рассматриваемых видов, должна быть не ниже + 10°C [8, 166]. Устойчивость яиц и напитавшихся особей к дефициту влаги лесной подстилки, менее значительна, чем у активных стадий. По обобщенным данным [8, 24, 44, 104, 153, 166, 212, 213, 222] для завершения процессов развития, относительная влажность не должна понижаться до определенных пределов. Для овогенеза клещей обоих видов она должна быть не менее 75%, эмбриогенеза - 80%, для развития личинок *I. persulcatus* - 70%, *I. ricinus* - 75%, нимф *I. persulcatus* - 80%, *I. ricinus* - 75%. На всем протяжении ареалов этих видов значения режима, в основном соответствуют приведенным выше цифрам. Это подтверждают усредненные данные по сравниваемым очаговым регионам (таблицы 10, 11). Приведенные в этих таблицах показатели в целом, вполне соответствуют общим биологическим требованиям к существованию популяций переносчиков. Причем, наиболее низкие значения гигротермического режима, как правило, бывают кратковременными. Голодные переносчики, находящиеся на растительности совершают регулярные миграции в различных направлениях. В частности, они перемещаются из зоны, в которой возможен дефицит влаги в почвенную подстилку, где обычно относительная влажность более высока [8]. В результате

чего, в известной степени, нивелируется неблагоприятное действие этого параметра на популяции *I. persulcatus* и *I. ricinus*.

В целом, резистентность голодных активировавшихся клещей к абиотическим факторам наземной среды, вполне согласуется с основными положениями закона толерантности Шелфорда (1913), постулирующего, что лимитирующим фактором процветания организма может быть как минимум, так и максимум экологического влияния, диапазон между которыми определяет степень выносливости (толерантности) организма к данному фактору. В отношении анализируемой проблемы, это означает, что в указанных широких пределах гигротермического режима воздушной среды (таблицы 10, 11), не питавшиеся стадии *I. persulcatus* и *I. ricinus* могут успешно подстерегать прокормителей и, никакие климатические изменения, которые укладываются в эти рамки, не подавляют их активность.

Таблица 10 - Гигротермический режим воздуха и поверхностного слоя почв, в сравниваемых очаговых регионах в сезон активности различных стадий *I. persulcatus* [52, 184]

Региональный комплекс популяций	Температура воздуха (°C)	Температура почв (°C) на глубине до 5 см	Относительная влажность (%) на глубине до 5 см
Южно-Сихотэ-Алинский	4.8-21.0	14.0-25.0	69-89
Уфимско-Чусовской	9.4-18.0	10.0-21.0	64-84
Карельский	7.0-16.7	16.0-19.0	65-83

Таблица 11 - Гигротермический режим воздуха и поверхностного слоя почв, в сравниваемых очаговых регионах в сезон активности различных стадий *I. ricinus* [52, 183, 186]

Региональный комплекс популяций	Температура воздуха (°С)	Температура почв (°С) на глубине до 5 см	Относительная влажность (%) на глубине до 5 см
Альпийский	12.0-18.0	15.0-18.7	70-90
Неманско-Двинский	12.0-18.2	13.0-21.0	70-80
Карельский	7.0-16.7	16.0-19.0	65-83

Таким образом, выявление связи (коэффициентов корреляции или регрессии) между численностью клещей с показателями прогрева воздуха в том или ином месяце, не может способствовать достоверному анализу возможности расширения нозоареала. На основании проведенного анализа, установлено, что важнейший абиотический фактор, определяющий распространение популяций клещей рассматриваемых видов (и, следовательно, в последствие существование природных очагов ИКБ / КЭ) – это возможность получить необходимую сумму тепла для успешного завершения развития яиц, напивавшихся личинок и нимф за определенный отрезок времени [84, 153, 235].

3.3.2 Понятие «Термальная константа развития»

Потребности членистоногих (в том числе и иксодовых клещей) в тепле выражаются термальной константой развития [22, 62, 139, 149]. Это понятие введено в энтомологию в первой половине XX века [270, 271]. В общем случае термальная константа развития определенной стадии жизненного цикла членистоногих – это количество тепла (совокупность градусо-дней), требуемое для завершения развития отдельного этапа онтогенеза. Для расчета константы развития применяют несколько формул. Чаще употребляют следующую: $C = (t - t_1)$

n , где C – термальная константа развития, t – среднесуточная температура, t_1 – нижний температурный порог развития, n – число дней, в течение которых протекает развитие. В расчетах учитывают только те дни, когда температура среды развития превышает нижний порог, характерный для насекомых и паукообразных того или иного вида. В сущности, как правило, определяют не константу развития того или иного вида членистоногих, а общее количество тепла получаемое особью в конкретной географической точке, которое может отличаться даже по годам. Поэтому, эксперименты, по которым рассчитывают термальную константу, должны проводиться в оптимальных для существования любого вида условиях, без значительного колебания температурного режима, когда развитие особей протекает в максимально короткие сроки. Только в этом случае, полученная сумма эффективных температур и константа термального развития могут рассматриваться как синонимы.

По мнению Ю.С. Балашова (1998) [8], возможности применения температурных констант для расчетов сроков развития иксодид ограничены, поскольку развитие может прерываться диапаузами. Полагают, что в реальных природных условиях воздействие на клещей переменных температур с большими суточными амплитудами может приводить к изменению сроков их развития по сравнению с соответствующими сроками при постоянной средней температуре за весь период развития [140]. Однако, по нашему мнению, эти доводы не являются принципиальным препятствием для определения термальных констант, поскольку сумма эффективных температур, необходимая для развития членистоногих того или иного вида, – величина более или менее постоянная, если развитие протекает в условиях наиболее благоприятного температурного режима [22].

Ранее были рассчитаны суммы эффективных температур необходимых для завершения развития отдельных стадий нескольких видов иксодовых клещей: *Dermacentor reticulatus*, *D. marginatus*, *Hyalomma marginatum*, *Rhipicephalus rossicus* [85, 136, 179]. Единственная попытка оценки суммы тепла необходимой для развития яиц, личинок, нимф и имаго клещей рода *Ixodes*, была предпринята в отношении *I. persulcatus* [136]. В этих экспериментах, проведенных при

благоприятной для них температуре + 24–25°C были получены следующие величины: 431°C для развития яиц, 264°C для личинок и 229°C для нимф. Пороговые температуры развития разных стадий таежного клеща (+ 8.4°C для яиц, + 9.8°C для личинок), принятые В.М. Поповым при расчетах, несколько ниже чем их современное значение (+ 10°C), а возможность метаморфоза нимф в течение 17 суток даже при оптимальной температуре, не подтверждается лабораторными экспериментами других исследователей (см. далее). Это послужило поводом для перерасчета и обоснования термальных констант развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* с целью дальнейшего анализа их адаптивных возможностей, а также причин современного распространения [84, 156].

Для расчета термальных констант (кроме овогенеза), нами не были использованы результаты экспериментального изучения развития переносчиков проведенные непосредственно в природных условиях по описанной [47] или несколько модернизированной методике закладки в почву емкостей с клещами в теплый сезон года [5, 12, 40, 43, 46, 53, 111, 140, 151, 163, 170, 205, 213]. Во всех этих экспериментах напитавшихся клещей или яйца закладывали в почву на различную несвойственную для них глубину (иногда, даже на 0.4–0.5 м). В природе прокормившиеся и отпавшие с хозяина особи всех фаз развития *I. persulcatus* и *I. ricinus*, как правило, не расползаются далеко от места отпадения от прокормителей и сразу заползают в лесную подстилку на глубину, не превышающую обычно 1–5 см [8, 100]. Метаморфоз клещей протекает в гигротермическом режиме, характерном именно для такой глубины поверхностного слоя почвы. Кроме того, сроки закладок часто не совпадали с теми, которые характерны для метаморфоза в естественных условиях, причем отклонения доходили до месяца.

Мы рассчитывали суммарное количество тепла, полученное клещами за время, потребовавшееся для завершения развития конкретных стадий *I. persulcatus* и *I. ricinus* по результатам лабораторных экспериментов, проведенных в постоянном температурном режиме + 23°C [24, 44, 104, 136, 208, 222]. Принятый прогрев окружающей среды с небольшими отклонениями

соответствует таковому на поверхности почвы в оптимуме ареалов этих видов переносчиков, в периоды эмбриогенеза и метаморфозов. По этим данным рассчитаны не столько абсолютно точные значения термальных констант развития, сколько пределы варьирования их величины. Приведённые ниже термальные константы развития, хотя и могут уточняться по результатам дальнейших лабораторных и полевых исследований, служат основой для понимания закономерностей формирования и среднесрочных перспектив динамики границ ареала возбудителей ИКБ.

Исходя из уровня численности популяций *I. persulcatus* и других показателей, оптимум ареала находится на территории Притихоокеанской группы очаговых регионов (Южно-Сихотэ-Алинский очаговый регион), а *I. ricinus* – в Центральноевропейско-Средиземноморской группе очаговых регионов (Альпийский и некоторые другие очаговые регионы) [8, 69, 83, 165, 244]. В наиболее благоприятном для клещей климатическом режиме, который существует в некоторых частях их ареалов в тот период года, когда, происходит их развитие, среднесуточная температура поверхностных слоев почвы всегда выше пороговой + 10°C [48, 52, 250]. Поэтому, мы исходим из того, что для расчета термальной константы достаточно найти произведение среднесуточной температуры в этот период на продолжительность развития конкретной стадии, при такой температуре.

В оптимуме ареала таежного клеща развитие яиц, а также личинок и нимф приурочено в основном к июню–августу [15, 166]. Многолетняя среднесуточная температура поверхностного слоя лесных почв в этот период составляет около + 20–25°C [48, 52]. В этом температурном интервале и при относительной влажности воздуха не менее 80–95% скорость развития разных стадий *I. persulcatus* близка к максимальной [44, 104, 136, 208].

В оптимуме ареала *I. ricinus* средняя многолетняя температура поверхности почвы в конце мая–июне, т.е. в период массового эмбриогенеза [15], держится на уровне + 20–25°C [52, 250]. Метаморфоз личинок *I. ricinus* в основном происходит в июле–августе [15, 206], развитие напивавшихся нимф – с конца мая по август

[15], когда температура поверхностного почвенного горизонта не ниже + 20–25°C [232, 250]. Следовательно, развитие преимагинальных фаз лесного клеща в наиболее благоприятных условиях может успешно происходить примерно в том же температурном режиме, что и эмбриогенез. Этим температурным показателям соответствуют условия лабораторных исследований [24, 104, 222], результаты которых выбраны нами для расчета термальных констант развития *I. ricinus*.

3.3.3 Термальные константы овогенеза и эмбриогенеза таежного и лесного клещей

Процесс развития ооцитов в яичнике самок таежного клеща стимулируется при их питании и завершается через определенное время после их отпадения. В лабораторных условиях (при + 22–25°C), овогенез протекает в очень короткие промежутки времени. Так, при содержании самок *I. persulcatus* этот процесс занимал всего 6.2 ± 3 дня [44]. Эти сроки развития как показано выше, в целом хорошо согласуются с температурным режимом поверхности почв в летние месяцы в оптимуме ареала (Южно-Сихотэ-Алинский очаговый регион). По всей видимости, в естественных условиях продолжительность овогенеза существенно растягивается. В природных очагах ИКБ самки прокармливаются преимущественно на крупных и средних млекопитающих (олени, зайцы, кабаны и др.), биохимический и гематологический состав крови, которых значительно отличается от крови лабораторных мышей, использованных в цитированных выше экспериментах. Скорость переваривания клещами питательных веществ, поглощенных ими с кровью разных прокормителей и ее ассимиляция развивающимися яйцеклетками, видимо может несколько отличаться. Мы предполагаем, что продолжительность этих физиологических процессов, как на периферии, так и в оптимуме ареала таежного клеща (при прогреве поверхности почв, в среднем до + 23°C), различается, по всей видимости, не очень существенно. Это связано с тем, что овогенез требует значительного количества тепла для превращения нескольких тысяч ооцитов II стадии в яйцеклетки, а затем,

и в зиготы [8]. Успешное завершение этих процессов обеспечивает в дальнейшем огромную величину яйцепродукции на единицу площади. На основании обобщенных данных, полученных в природных условиях [166] продолжительность овогенеза, как правило, колеблется в районе 16–20 суток. Рассчитанная нами по этим данным, термальная константа овогенеза у самок *I. persulcatus*, с учетом указанного в этот период температурного режима почвенного покрова в оптимуме ареала, составляет примерно 380–460°C.

В лабораторных условиях, наиболее сходных с природными, развитие яиц таежного клеща при + 22–25°C продолжалось 19–35 суток. При + 28°C эмбриогенез завершался за 23 дня [18]. При понижении среднесуточной температуры воздуха до + 18–20°C этот период увеличивается до 30–45 суток [112, 171, 233]. На основании этих данных мы приняли для расчета термальных констант развития яиц *I. persulcatus* усредненные показатели: температурный режим около + 23°C и продолжительность эмбриогенеза от 20 до 30 суток (таблица 12).

У самок европейского лесного клеща в природных условиях даже при температурном режиме почвенной поверхности, близком к оптимальному, овогенез растягивается примерно на 3–4 недели [5, 15]. Для расчетов мы приняли, что при + 23°C развитие яйцеклеток завершится не менее чем за 20–25 суток. Таким образом, термальная константа овогенеза может составлять 460–575°C.

При + 22–24°C и относительной влажности воздуха не менее 90%, развитие яиц лесного клеща завершается через 25–36 суток. Наименьшая продолжительность эмбриогенеза, наблюдавшаяся в лабораторных экспериментах при + 25–31°C, составляла 18–20 суток [104, 124], что, видимо, редко происходит в природе (почвы в лесной зоне регулярно не прогреваются до таких значений, даже в оптимуме ареала). При + 20–21°C этот процесс завершается за 46 дней и более [13, 104, 126, 133, 242]. Исходя из этих данных, для наших расчетов термальной константы развития яиц *I. ricinus* принята температура около + 23°C, при которой продолжительность эмбриогенеза не превышает 25–36 суток (таблица 12).

3.3.4 Термальные константы развития напитавшихся личинок таежного и лесного клещей

При + 22–25°C метаморфоз личинок *I. persulcatus* завершается за 20–28 суток; при более высокой температуре воздуха (+ 28°C) – за 21 день [18], а ее понижение до + 20°C приводит к тому, что личинки превращаются в нимф только через 90–120 дней [233]. Поэтому, можно полагать, что в природных условиях при температуре поверхностных слоев почвы около + 23°C развитие личинок *I. persulcatus* завершается через 20–30 суток (таблица 12).

В лабораторных условиях при + 22–24°C сытые личинки лесного клеща линяют в нимф в среднем через 30–40 дней. При меньшем прогреве воздуха + 20–22°C продолжительность метаморфоза может увеличиваться до 46–84 дней и более [13, 91, 126, 242]. При расчете термальной константы развития личинок *I. ricinus* мы исходили из того, что в наиболее благоприятном температурном режиме + 23°C их развитие завершится примерно через 30–40 суток (таблица 12).

3.3.5 Термальные константы развития напитавшихся нимф таежного и лесного клещей

В условиях прогрева лабораторного воздуха до + 22–25°C метаморфоз напитавшихся нимф *I. persulcatus* продолжается 35–43 суток [18]. Незначительное снижение температуры до + 20°C приводит к увеличению продолжительности развития до 90–120 суток, а при повышении температуры до + 28°C нимфы таежного клеща превращаются в имаго через 116 суток [233]. Это свидетельствует об угнетающем действии на процесс метаморфоза, как понижения, так и повышения температуры по сравнению с + 22–23°C. В оптимальных условиях (около + 23°C), развитие нимф таежного клеща, видимо, может завершаться в течение 35–40 дней (таблица 12).

При содержании сытых нимф *I. ricinus* в лаборатории в условиях, близких к таковым в оптимуме ареала (+ 23–24°C), их метаморфоз продолжается не менее

35–40 дней. При + 20–22°C этот процесс затягивается до 50–56 и более суток [13, 91, 126, 242]. Поэтому, исходя из того, что в оптимальных естественных условиях (около + 23°C) развитие нимф лесного клеща может завершиться примерно через 35–40 дней (таблица 12).

Таблица 12 - Продолжительность эмбриогенеза и метаморфоза при оптимальной температуре (+ 23°C) и рассчитанные термальные константы развития разных фаз клещей *I. persulcatus* и *I. ricinus* [156]

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.

3.3.6 Термальные константы развития и формирование возрастной структуры популяций клещей – хозяев боррелий

Различия в функционировании паразитарных систем в той или иной части нозоареала ИКБ в значительной степени связаны с формированием возрастной структуры популяций их основных переносчиков. В самой общей форме можно констатировать, что она определяется календарной датой встречи особей разных гемипопуляций с прокормителем, от которой, в конечном счете, зависит, успевают ли яйцекладки и напитавшиеся клещи получить необходимое количество тепла (термальные константы) для завершения метаморфоза без диапаузы или вынуждены диапаузировать. В предложенной нами универсальной схеме циркуляции возбудителей ИКБ, в расчетах использовалась абстрактная усредненная доля особей проходящих бездиапаузное развитие в одной генерации. В то же время, значение данного параметра довольно существенно варьирует на протяжении евразийских ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus*, что имеет важное

эпизоотическое значение. Для анализа закономерностей формирования популяций переносчиков мы сопоставили процессы, происходящие с клещами в разные сроки после их насыщения (отпадения от прокормителя) и возможности набора необходимой суммы тепла в сравниваемых регионах (на примере пессимума и оптимума ареалов). За основу оценки реальных пороговых потребностей в тепле развивающихся особей взят нижний возможный предел величины рассчитанных нами термальных констант развития (таблица 12). Для большей наглядности результаты исследования приведены в форме рисунка (детальное описание всех подекадных вариантов прокармливания особей переносчиков опущено).

Период возможной встречи взрослых клещей с хозяином в оптимуме ареала (Южно-Сихотэ-Алинский очаговый регион) очень растянут. При существующих показателях среднемесячного прогрева почвенного покрова [184] у яйцекладок самок, отпадающих от прокормителя в период с апреля по середину августа, успешное завершение эмбриогенеза (с учетом времени, предварительно затраченного на овогенез) возможно с начала мая до середины сентября (рисунок 7). В апреле низкий прогрев почвенного покрова ($+ 4^{\circ}\text{C}$) делает невозможным процесс подготовки к яйцекладке, вследствие чего овогенез выносится на май. Яйцекладки самок, напитавшихся в более поздний период (с середины июля по август), могут развиваться только от середины августа до сентября, когда сумма эффективных температур выше $+ 10^{\circ}\text{C}$ почвенного покрова, рассчитанная по имеющимся данным [48, 52, 184] составляет всего около $300\text{--}350^{\circ}\text{C}$. Это значительно меньше, чем количество тепла, необходимое для завершения эмбриогенеза (таблица 12). В Южно-Сихотэ-Алинском очаговом регионе личинки активны с третьей декады марта–первой декады апреля по начало сентября [166]. В текущем сезоне, развитие напитавшихся личинок при отпадении особей от прокормителей с апреля по конец августа, возможно, в период с начала мая по середину сентября. Нимфы *I. persulcatus* в оптимуме ареала активны со второй декады апреля по третью декаду октября [166]. При их отпадении от прокормителей с апреля по конец июля, метаморфоз может протекать с сначала

мая по середину августа. Личинки и нимфы, прокармлившись позже этих сроков (ориентировочно не более 20%), могут успеть получить в сентябре–октябре в сумме не более 400–450°C. Такая теплообеспеченность, недостаточна для успешного завершения развития напивавшихся особей, и поэтому они должны диапаузировать.

Проанализировали предельно возможные сроки эмбриогенеза и развития напивавшихся особей *I. persulcatus* в Карельском очаговом регионе. Активность имаго имеет место с начала апреля до середины июля - начала августа, ее общая продолжительность составляет около 90 суток [104, 166, 192]. В мае и сентябре температура почвенного покрова в этом регионе не достигает + 10°C [183] что, делает невозможным осуществление данных процессов (эти месяцы не включены в рисунок 7). Исходя из среднемесячного прогрева почвенного покрова [183] с учетом времени необходимого для получения термальной константы овогенеза, эмбриональное развитие, может успешно завершаться с середины июня по середину августа, лишь у особей, отпавших от прокормителей с апреля по первую половину июля. В более поздние сроки (середина августа–середина сентября) теплообеспеченность почв, не превышает 300°C, что недостаточно для окончания эмбриогенеза. Периоды активности личинок и нимф в Карельском очаговом регионе, по всей видимости, еще короче, чем у взрослых особей [104, 166]. Метаморфоз личинок в весенне-летнем сезоне может происходить с начала июня до середины августа, если они находят хозяина и накармливаются в период с апреля по середину июля текущего сезона. Развитие сытых нимф возможно только с начала июня до начала августа, если они успевают прокармиться с апреля по середину июня. Более половины накормившихся личинок и нимф, очевидно, не успевают получить во второй половине августа необходимое количество тепла для завершения метаморфоза и диапаузируют [74].

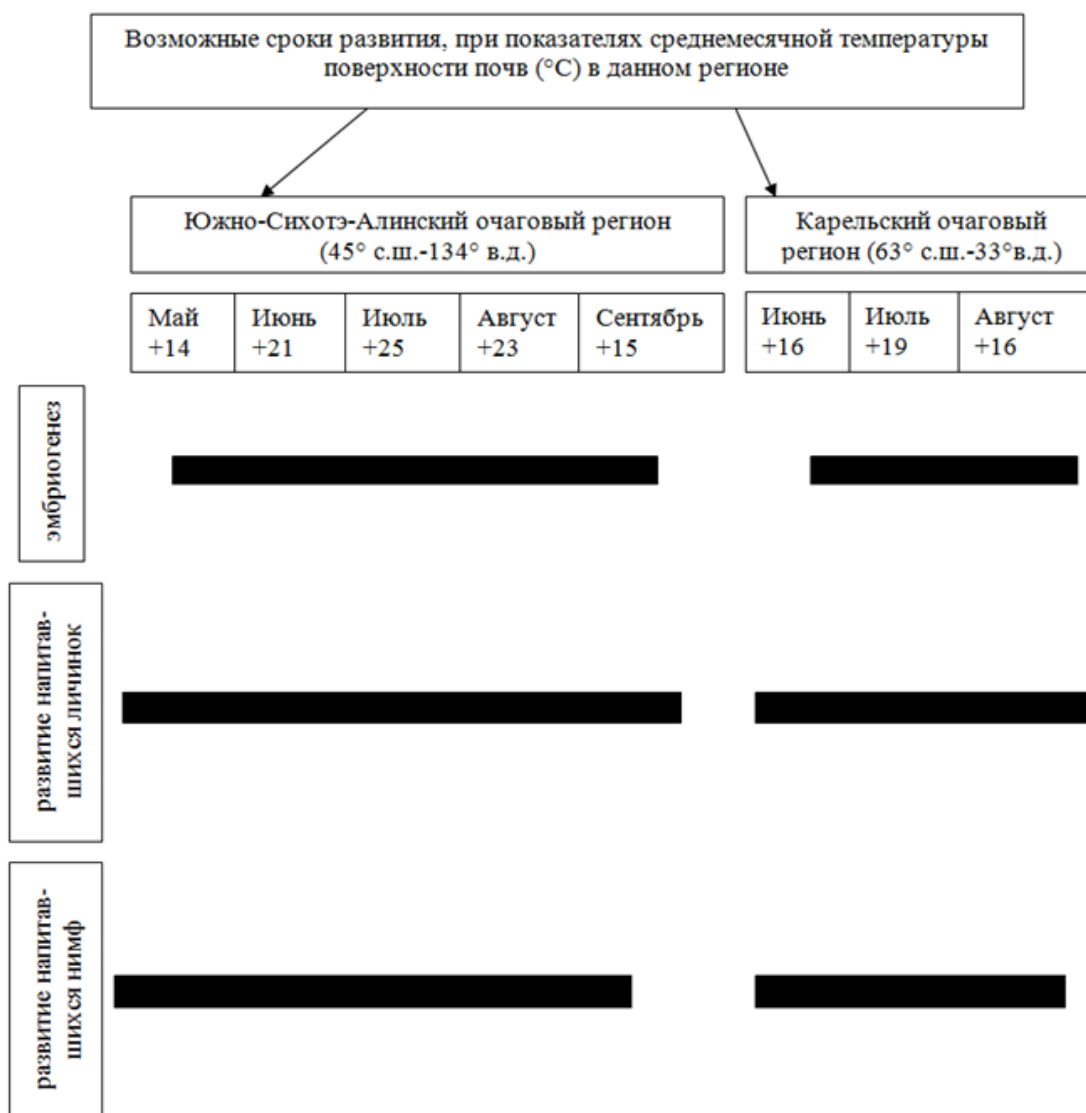


Рисунок 7 - Зависимость продолжительности развития различных фаз *I. persulcatus* от даты его начала в оптимуме и пессимуме ареала

Неманско-Двинский очаговый регион (на примере которого проведен анализ), существенно не отличается по показателям среднемесячного прогрева почвенного покрова от оптимума ареала лесного клеща в Средиземноморье [52, 186]. В благоприятных условиях, складывающихся в данном регионе взрослые особи *I. ricinus* активны с начала апреля по середину октября с перерывом на август [5, 15, 35]. В таком гигротермическом режиме, у яйцекладок, полученных от самок, отпавших от прокормителя в период с апреля по конец июля, успешное завершение эмбриогенеза (с учетом времени, предварительно затраченного на овогенез) возможно, с начала мая до середины сентября (рисунок 8). Приблизительно около 10-15% имаго *I. ricinus*, напивавшихся позднее (сентябрь-

октябрь) и (или) их яйцекладки, отложенные в этот период – диапаузируют и перезимовывают [15].

Личинки лесного клеща подстерегают прокормителя с конца апреля – начала мая по сентябрь, с перерывом в конце июля-августе [5, 15, 35]. Получение необходимой суммы тепла для развития напивавшихся личинок в весенне-летнем сезоне, возможно, в период с начала мая по середину сентября, при отпадении клещей от прокормителей с апреля по середину июля (рисунок 8). Примерно до 10-15% особей, напивавшихся позднее, не могут получить необходимого количества тепла и диапаузируют[15].

Нимфы *I. ricinus*, в условиях Неманско-Двинского очагового региона, активны с начала апреля по середину ноября, с перерывом в конце июля-августе [5, 15, 35]. При их отпадении от хозяев, с апреля по конец июля, метаморфоз может успешно завершаться с начала мая по середину августа. Около 20% особей, напивавшихся позднее, не набирают термальную константу развития и диапаузируют[15].

На периферии ареала, в Карельском очаговом регионе, взрослые особи *I. ricinus* активны с третьей декады апреля до начала августа, небольшая часть клещей активизируется в сентябре [15, 25, 104]. Исходя из среднемесячного прогрева почвенного покрова [183] (рисунок 8) и с учетом времени затраченного на получение термальной константы овогенеза, эмбриональное развитие может успешно завершаться лишь у яйцекладок, полученных от самок, отпавших от прокормителей в апреле по конец июня с конца июня по середину августа. Имаго, напивавшиеся позднее этого срока зимуют и приступают к откладке яиц в следующем году.

Период активности личинок лесного клеща в данном очаговом регионе, по всей видимости, еще короче, чем у взрослых особей [15, 25, 104]. Как показывают наши расчеты, метаморфоз особей указанной стадии может протекать в начале июня–конце августа, если они находят хозяина и накармливаются в период с апреля по середину июля. По предварительным оценкам [15] в текущем сезоне в таких пессимальных условиях диапаузирует не менее 50% личинок *I. ricinus*,

накормившихся позже этих сроков.

Общая продолжительность периода активности нимф лесного клеща, в Карельском очаговом регионе, в целом, невелика и, как правило, не превышает обозначенных выше рамок характерных для имаго [15, 25, 104]. Развитие сытых особей, если они успевают прокармиться с апреля по начало июля, возможно примерно в тот же временной диапазон, что и личинок. По ориентировочным данным, в природных очагах этого региона диапаузирует не менее 50% нимф, накормившихся в конце текущего теплого сезона [15].

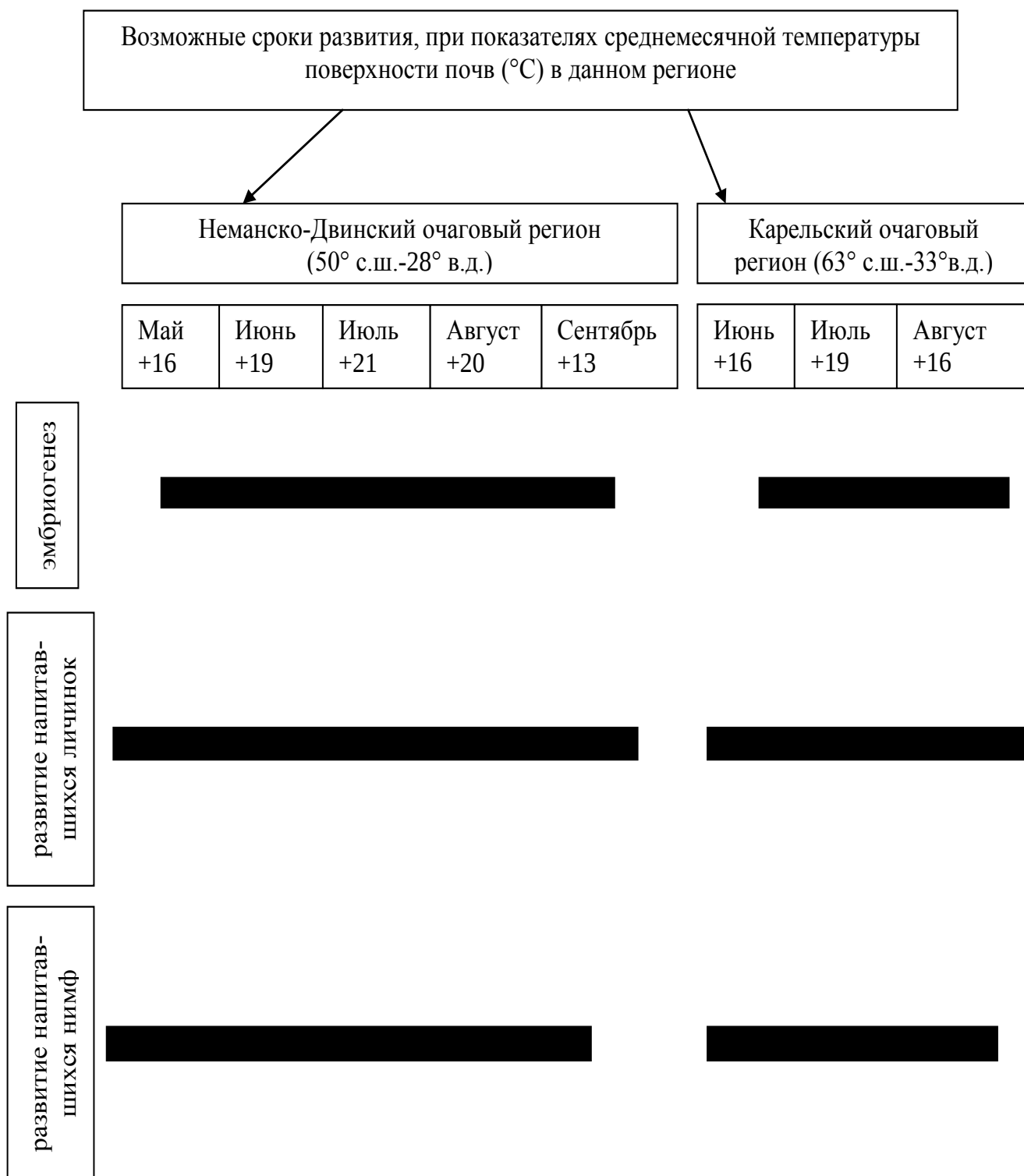


Рисунок 8 - Зависимость продолжительности развития различных фаз *I. ricinus* от даты его начала в оптимуме и пессимуме ареала

Растяннутость периодов активации и «встречи» отдельных особей с прокормителем, в сочетании с синхронизацией времени перехода в следующую фазу жизненного цикла – это важные адаптации циклов развития основных переносчиков ИКБ. Как показано на примере сравниваемых очаговых регионов, они направлены на получение термальных констант, необходимых для предпочтительного быстрого бездиапаузного развития значительной части особей даже на границе ареалов этих видов. Климатические и погодные изменения могут сокращать или пролонгировать продолжительность периода активности переносчиков, что смещает в определенную сторону среднегодовое количество диапаузирующих особей в популяциях определенного региона.

По всей видимости, из-за большей потребности в тепле для метаморфоза напитавшихся нимф, чем для развития личинок и эмбриогенеза, температурно-климатические условия существования именно этой стадии определяют возрастную структуру имагинальных гемипопуляций в различных частях ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus* [84, 155, 156]. В евразийских очаговых регионах характеризующихся резко континентальным климатом, вероятно, только около половины прокормившихся нимф этих видов иксодовых клещей могут перелинять в имаго в текущем сезоне. В природных очагах, находящихся в благоприятных условиях, доля таких особей существенно возрастает (80-90%). В совокупности с другими факторами, обуславливающими высокую численность активировавшихся голодных имаго (раздел 3.2.2), эти различия, приводят к увеличению репродуктивного потенциала популяций переносчиков и, соответственно, к повышению степени эпидемической опасности природных очагов ИКБ находящихся в оптимуме ареала.

3.3.7 Влияние термальных констант развития основных переносчиков на географическое распространение природных очагов ИКБ

Формирование современного евразийского ареала ИКБ, по всей видимости, в основном завершилось в голоцене и привело к образованию довольно обширной

области симпатрии таежного и лесного клещей приблизительно между 53° и 63° с.ш. – 25° и 50° в.д. [71, 84, 87, 169]. Эта территория характеризуется благоприятными абиотическими условиями для клещей обоих видов, а ее границы обусловлены частичным сходством их фундаментальных экологических ниш. Как следует из проведенного анализа (раздел 3.3.6), решающее значение для существования природных очагов ИКБ имеет возможность получения необходимой термальной константы развивающимися яйцами, а также напитавшимися личинками и нимфами *I. persulcatus* и *I. ricinus*. Тем не менее, температурный фактор, не всегда определяет распространение этих переносчиков, внутри современного ареала ИКБ. По всей видимости, во многом, это объясняется недостаточной адаптацией каждого из данных видов к микроклиматическим условиям (чрезмерно высокие или низкие показатели прогрева почвенной подстилки, сильная увлажненность, pH почв и др.) несвойственных им биотопов [84, 153, 241]. По мнению некоторых авторов [87], чувствительность *I. ricinus* к промерзанию почвенного покрова – это одна из основных причин, ограничивающих область современной симпатрии двух основных видов переносчиков боррелий. Наибольший интерес, вызывает проблема возможной динамики ареалов ИКБ (КЭ) на их северных границах. Фактически, речь идет о формировании независимых популяций переносчиков (по терминологии В.Н. Беклемишева) [14] и паразитарных систем в регионах ранее не считавшихся эндемичными по ИКБ но, имеющие для этого подходящие микро или мезоклиматических условия. Так, например, недавно, независимые популяции *I. persulcatus*, были обнаружены относительно недалеко от полярного круга, на северном побережье Ботнического залива (Швеция) на широте более 65° [229]. Занос иксодовых клещей (как правило, имаго или нимф) на такие территории, обычно осуществляется мигрирующими или откочевывающими копытными и птицами [45, 83, 162, 164, 180]. Находки отдельных экземпляров переносчиков, в субъектах, где они ранее не регистрировались, еще не свидетельствуют о расширении их ареалов [83, 84, 153, 166]. Между тем, независимыми популяциями иксодовых клещей можно считать только те, в которых, возможно

воспроизводство без притока особей из существующих природных очагов [69]. Данная проблема, проанализирована нами, на примере динамики северных границ ареала (Магаданская область, западное побережье Норвегии), исходя из возможности получения термальных констант всеми стадиями развития переносчиков в определенный календарный период.

Так, Магаданская область, считается неэндемичной по ИКБ и граничит с регионами Восточной Сибири и Дальнего Востока, в которых существуют независимые популяции *I. persulcatus*. Ранее, в окрестностях Магадана (59°.34' с.ш. - 150°.48' в.д.) отмечено не менее 5 случаев нападения самок таежного клеща на людей [45, 162, 172, 180]. Рассмотрим с экологических позиций вероятность укоренения в условиях этого административного субъекта, автономных популяций данного вида переносчика. В Магаданской области (столица и ее окрестности) активные особи *I. persulcatus*, могут появиться с мая по сентябрь, когда положительная температура воздуха наблюдается на уровне + 4-15°C [52, 185]. Развитие всех стадий таежного клеща в Магадане, может протекать только при температуре поверхности почв выше + 10°C. В данном регионе в мае и сентябре прогрев почвенного покрова незначителен до + 4-8°C [185], что делает невозможным осуществление указанных процессов в эти временные отрезки. Анализ гипотетически возможных календарных сроков завершения эмбриогенеза и метаморфозов напивавшихся личинок и нимф в указанном регионе с учетом их потребностей в тепле представлен в табличном варианте (таблица 13).

Как показывают приведенные нами расчеты, даже если занесенные напивавшиеся самки покинут хозяина с начала мая по середину июня, и произойдет яйцекладка, развитие яиц возможно лишь в период с начала июля по середину августа. Выплывшие в конце лета личинки, мало приспособленные к зимовке, должны впасть в поведенческую диапаузу, которую они в неблагоприятных температурных условиях, по большей части не переживают. Потомство взрослых напивавшихся клещей занесенных и отпавших в более поздние сроки, не успевает набрать термальные константы овогенеза и эмбриогенеза и очевидно также погибает. Таким образом, занос сытых имаго в

данный регион не может привести к расширению ареала таежного клеща и связанных с ним возбудителей ИКБ.

Таблица 13 - Возможные сроки развития разных фаз *I. persulcatus* в период со среднемесячной температурой поверхности почв $\geq 10^{\circ}\text{C}$ в окрестностях Магадана (59°.34' с.ш. - 150°.48' в.д.)

I. Возможные сроки эмбриогенеза	Дата контакта с прокормителем	Дата начала развития / число дней развития, при данной температуре в Магаданской области (Магадан)		
		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			
II. Возможные сроки развития 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			
III. Возможные сроки развития 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
	1-15 июля			

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

Занесенные, например, на птицах личинки, напитавшиеся в мае-июле, могут перелинять в период с мая по конец августа. Появившиеся голодные нимфы могут прокормиться на местных хозяевах и осуществлять метаморфоз с начала июня по середину августа. Это касается и нимф занесенных на территорию Магадана с мая по июнь. При насыщении в более поздний период клещи этой стадии не получают необходимого количество тепла для метаморфоза в том же сезоне и будут вынуждены диапаузировать. Из-за высокого значения термальной константы, нимфы могут превратиться в имаго только в августе, а голодные взрослые особи будут обречены на зимовку, и смогут накормиться только в начале следующего года.

Подводя итог проведенного нами анализа можно сделать следующее заключение: исходя из возможностей получения термальных констант развития существование независимых популяций таежного клеща в окрестностях Магадана в среднесрочной перспективе, маловероятно. Лимитирующими факторами в данном случае, выступают адаптивные видовые механизмы цикла развития *I. persulcatus* (препятствующие диапаузе сытых самок), а так же холодные апрель и май, когда почва прогревается максимум до $+4^{\circ}\text{C}$ что, не достаточно для начала развития яиц. Недостаток тепла необходимого для завершения овогенеза и эмбриогенеза продолжающегося, как отмечено выше, до середины августа, по всей видимости, обрекает на гибель, появившихся из яиц голодных личинок в этом регионе. Появление природных очагов ИКБ в Магаданской области, теоретически возможно, если в результате климатических изменений среднемесячная температура поверхности почв в апреле повысится не менее чем до $+2-5^{\circ}\text{C}$, а в мае до $+15^{\circ}\text{C}$. Это будет способствовать ранней активации перезимовавших голодных имаго и получению необходимого количества тепла для завершения овогенеза у части напитавшихся особей в мае-начале июня. В таких условиях, развитие яйцекладок, отложенных после этого срока, будет происходить до середины июня-июля, и активировавшиеся личинки таежного клеща получат возможность напитаться, и благополучно перезимовать. При этом, теплообеспеченность почв с июня по август должна быть не ниже 800°C , причем,

на первую половину теплого сезона должно приходиться не менее 460°C , что необходимо для завершения эмбриогенеза (таблица 12).

Видовые адаптивные возможности *I. ricinus* довольно велики, несмотря на довольно значительные потребности в сумме тепла его отдельных стадий жизненного цикла. В частности, об этом, свидетельствует предполагаемое наличие природных очагов ИКБ экологически связанных с этим переносчиком на западном побережье Норвегии: округа Нордланд, Тромс и Финнмарк [228, 257]. Суровый климат данного региона, сильно смягчается североатлантическим теплым течением Гольфстрима. Тем не менее, развитие яиц, а также напитавшихся личинок и нимф, даже в таких относительно мягких для Норвегии условиях, возможно лишь в летние месяцы, когда прогрев почвенного покрова превышает $+ 10^{\circ}\text{C}$. Нами проведен анализ причин недавнего появления независимых популяций европейского лесного клеща в указанных округах, по той же методике (возможность получения необходимых значений термальных констант), как и в Магаданской области (таблица 14). Среднемесячная температура поверхности почв в настоящей таблице приведена по опубликованным данным [257]. Исходя из температурных условий западного побережья Норвегии, яйцекладки у отпавших в первую половину теплого сезона самок *I. ricinus*, могут завершить эмбриогенез только в самом конце августа, что вероятно, не позволяет выжить вылупившимся из них личинкам. 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. При этом основная масса яйцекладок имеет возможность набрать термальную константу развития в середине июля, что позволяет напитаться части активировавшихся личинок и перезимовать. Несмотря на довольно прохладное лето, теплообеспеченность поверхности почв в этот период составляет около 1000°C , что удовлетворяет потребности в тепле напитавшихся личинок и нимф. На июнь-июль приходится не менее 575°C необходимых для завершения развития зимовавших в прошлом сезоне яйцекладок.

Таблица 14 - Возможные сроки развития разных фаз *I. ricinus* в период со среднемесячной температурой поверхности почв $\geq 10^{\circ}\text{C}$ на западном побережье Норвегии ($66^{\circ}.22'$ с.ш. - $12^{\circ}.59'$ в.д.)

I. Возможные сроки эмбриогенеза	Дата контакта с прокормителем	Дата начала развития / число дней развития, при данной температуре в данном регионе		
		Июнь + 10	Июль + 16	Август + 14
I. Возможные сроки эмбриогенеза	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			
II. Возможные сроки развития 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			
III. Возможные сроки развития 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
	1-15 июля			

Примечание: обозначения те же, что и в таблице 13

Из проведенного анализа следует, что возможность существования независимых популяций переносчика на западном побережье Норвегии обеспечивают адаптивные механизмы жизненного цикла лесного клеща (возможность зимовки отложенных яйцекладок). Дальнейшее потепление климата в этом районе, особенно в весенний период, может обусловить, также воспроизводство генерации за счет диапаузировавших сытых самок в следующем сезоне (и соответственно, постепенному росту численности популяции *I. ricinus*). Для этого в апреле-мае теплообеспеченность почвенного покрова должна составлять в сумме около 450-500°C, что даст возможность самкам набрать термальную константу овогенеза и приступить к яйцекладке в июне.

ГЛАВА 4 ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

4.1 Современная система эпидемиологического надзора за ИКБ и проблема прогнозирования уровня заболеваемости

Наиболее удачным (особенно для зоонозов) представляется следующее определение эпидемиологического надзора [176, 177]: «система постоянной многоаспектной оценки динамики конкретной болезни охватывающая слежение за состоянием как компонентов биологической (популяциями возбудителей, их хозяев и переносчиков), так и социальной подсистемы эпидемического процесса (факторов природно-социальной среды), определяющих характер и масштабы распространения болезни, на данной территории». Эпидемиологический надзор включает три блока: информационный (сбор и анализ необходимых данных), диагностический (изучение тенденций эпидемического процесса), управленческий (принятие решений по противоэпидемической работе). Основная цель надзора – прогнозирование возможных показателей эпидемического проявления их природных очагов во времени и пространстве для своевременного осуществления мер профилактики [83]. Применительно к природноочаговым болезням эпидемическим прогнозом называют «предсказание возможности возникновения эпидемического процесса на основании анализа особенностей циркуляции возбудителя в природном очаге, состояния социальных факторов и характера контакта населения с природными источниками инфекции» [96]. В целом, эпидемическое проявление природных очагов трансмиссивных болезней (в том числе и ИКБ) определяется их лоймопотенциалом и частотой контактов населения с ними [73, 78, 83, 182]. Это положение хорошо иллюстрирует данная блок-модель (рисунок 9).

Величина эпидемического потенциала природного очага ИКБ – это итоговый результат многофакторного и продолжительного взаимодействия сочленов паразитарной системы, в конкретном сезоне, она выражается численностью активировавшихся на единицу площади зараженных имаго I .

persulcatus или взрослых особей и нимф *I. ricinus* с генерализованной инфекцией (раздел 1.1.6). Так, например, в тех административных субъектах Российской Федерации, которые вносят наибольший вклад в общую заболеваемость по стране, значения лоймопотенциала природных очагов доходит на гектар до нескольких десятков или сотен клещей способных передать боррелии человеку (таблица 1). Эти потенциальные возможности инфицирования могут реализоваться не в полной мере из-за различной интенсивности контакта населения с природными очагами.

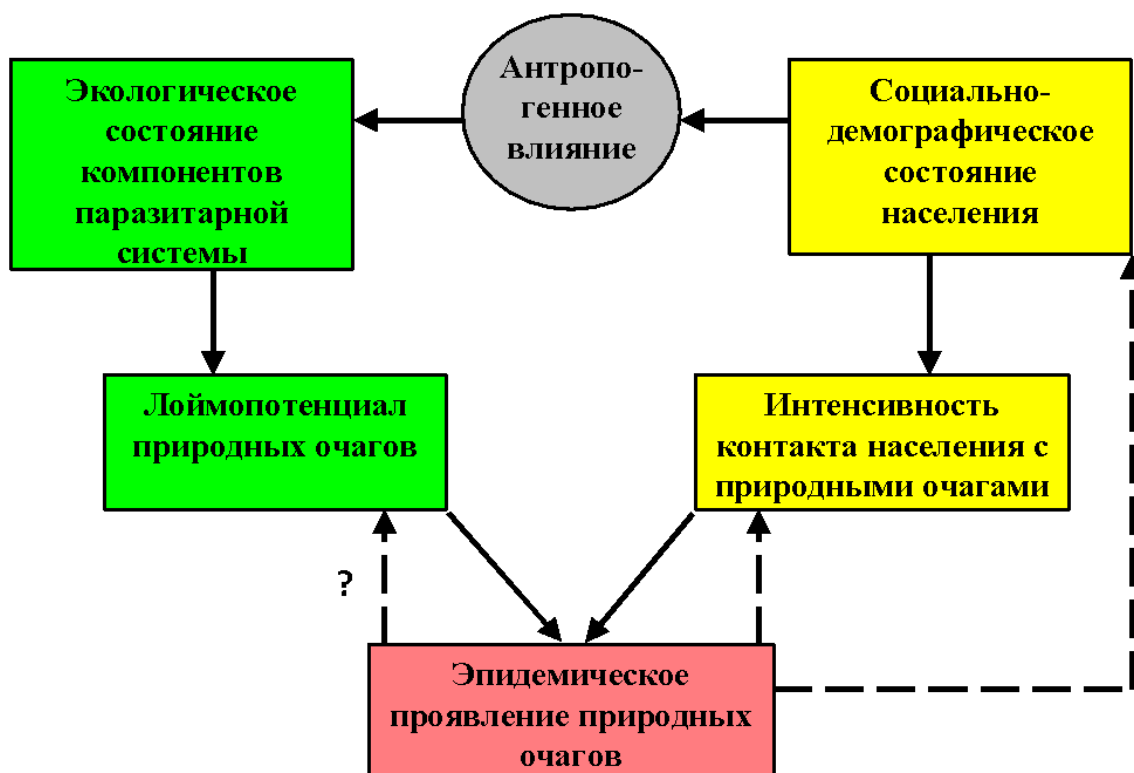


Рисунок 9 - Блок-модель прогнозирования эпидемического проявления природных очагов болезней человека [78].

Мероприятия, обеспечивающие федеральный государственный санитарно-эпидемиологический надзор за природноочаговыми инфекциями (включая и ИКБ), перечислены в общей форме в официальных документах Роспотребнадзора СанПин «Требования по профилактике инфекционных болезней, 2021, пункт 988» [188]; МР «Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах инфекционных болезней, 2023»

[189], а также некоторых публикациях [83, 158]. В целях предупреждения возникновения и распространения инфекций, передающихся иксодовыми клещами этими документами предусмотрено проведение ряда санитарно-противоэпидемических (профилактических) мероприятий: в том числе наблюдение за эпизоотическим и эпидемическим процессами, включающее: мониторинг численности, видового состава, инфицированности возбудителями носителей и переносчиков инфекций; заболеваемость населения; оценку степени энзоотичности территорий; выделением групп риска населения; эпизоотологическое и эпидемиологическое прогнозирование; организация и контроль профилактических мероприятий и др.

Динамические процессы, происходящие в паразитарных системах ИКБ, определяют изменения лоймопотенциала природных очагов по годам и могут с той или иной полнотой прослеживаться комплексом паразитологических и микробиологических методов. Такие исследования, должны выполняться на специально подобранном участке (постоянном стационаре) в течение ряда лет по единой стандартизированной методике [73,78, 83, 114, 131, 158]. Пример такой работы представляет Временная программа наблюдений за состоянием природных очагов клещевого энцефалита и методические указания по ее выполнению [94]. В настоящее время имеются лишь отдельные рекомендации по организации данных исследований. По мнению некоторых специалистов, обследование территории на наличие инфицированных боррелиями переносчиков, должно проводиться на площади лесного массива не менее 15-25 кв. км. [80]. Предложены нормы работ для учета численности мелких млекопитающих – основных прокормителей преимагинальных стадий *I. persulcatus* и *I. ricinus*: 200-500 ловушко / ночи для каждой станции, причем, рекомендуют расставлять ловушки Геро в линии по 23, 50 или 100 штук в зависимости от площади обследуемой территории [187, 189].

В целом, энтомологические наблюдения, осуществляемые в комплексе с другими зоологическими разделами работ при эпизоотологическом обследовании, позволяют оценивать:

- биоразнообразие и динамику численности кровососущих членистоногих;
- характер пространственного распределения кровососущих членистоногих;
- паразито-хозяйинные отношения кровососущих членистоногих и их прокормителей;
- экологические особенности переносчиков в конкретных ландшафтных условиях с учетом геоботанического, физико-географического, зоогеографического, эпидемиологического и эпизоотологического районирований территорий, выявлять тенденции изменения ареалов;
- эпидемиологическое и эпизоотологическое значение кровососущих членистоногих, наносимый ими социально-экономический ущерб.

В природных очагах ИКБ обычно следят за состоянием следующих параметров паразитарных систем: численность имаго иксодовых клещей на растительности (флаго / час или флаго / км) и показатели их зараженности боррелиями; численность мелких млекопитающих – основных хозяев предимаго (на 100 ловушко / суток); индексы обилия личинок, нимф и имаго (среднее число клещей на одной особи хозяина), а также показатели их прокармливания (среднее количество клещей одновременно паразитирующих на хозяевах, пойманных на единицу учета).

Проблема формирования лоймопотенциала и эпидемического проявления природных очагов ИКБ (КЭ), затронута в существующих методических указаниях и публикациях в самой общей форме [32, 56, 63, 109, 120, 131, 143, 178]. Обычно, авторы рассматривают динамику инфицированности определенной выборки переносчиков по годам, создают карты распространения ИКБ, в пределах конкретной административной территории, на которых выделяют зоны высокой, средней и низкой заболеваемости на 100 тысяч населения. В последние годы в практику активно внедряются геоинформационные системы, картографические методы, что упрощает процедуры сбора, хранения, использования и анализа

полученных данных по природноочаговым трансмиссивным заболеваниям [107, 114, 152, 201]. Существующие в настоящее время прогнозы, как правило, базируются на выявление предполагаемой регрессионной или корреляционной связи между заболеваемостью, отдельными параметрами паразитарных систем (численность и зараженность боррелиями переносчиков) и некоторыми экологическими факторами (температура и влажность воздуха, солнечная активность и др.). Нуждается в дополнительной разработке анализ влияния антропогенного преобразования лесных биогеоценозов (лесоэксплуатация, мелиоративные работы, техногенное загрязнение и др.) на эпидемический потенциал природных очагов.

Таким образом, представляется целесообразным на основе наших исследований внести в эпидемиологический надзор дополнительные рекомендации, позволяющие более детально рассмотреть региональные особенности функционирования паразитарных систем ИКБ.

4.2 Совершенствование эпидемиологического надзора за ИКБ

Реализация универсальной схемы циркуляции возбудителей ИКБ в разных частях ареала несколько корректируется, что определяет региональные особенности функционирования паразитарных систем и соответственно лоймопотенциал природных очагов. Как следует из приведенного анализа (раздел 4.1), сочетание как эпизоотического, так и эпидемического прогнозов заболеваемости (в основном кратко и среднесрочных), может считаться наилучшим методическим подходом, для решения стоящих перед эпидемиологией задач. Тем не менее, трудности, встречающиеся на этом пути, пока еще не дают возможности реализовать в полной мере на практике данные положения. Исходя из достаточно высокого уровня корреляции между некоторыми компонентами паразитарных систем (разделы 1.1.6, 4.1) вполне возможно прогнозировать величину эпидемического потенциала природных очагов ИКБ с помощью уравнений регрессий. Однако, проблема достоверности

таких прогнозов остается открытой, кроме этого, подобные расчеты не учитывают существенного влияния на эти процессы гигротермического режима лесных экосистем того или иного очагового региона.

Выдвинутое впервые для ареала вируса КЭ положение [75, 120] согласно которому, по интенсивности заболеваемости (на 100 тысяч населения), размаху колебаний числа заболевших в отдельные годы, можно выделить как несколько крупных областей в Евразии, так и ряд более мелких районов, приложимо и к ИКБ. Однако более детальная разработка данной проблемы, в контексте краткосрочного прогнозирования заболеваемости имеет определенные сложности. Это связано с тем, что на контакт людей с природными очагами, помимо социально-демографических факторов, оказывают существенное влияние и природные условия (например, погода), которые сложно точно учесть. Так, в холодное или дождливое лето, население будет посещать лесные массивы значительно реже, чем в сезоны с более благоприятным теплым периодом. Очевидно, что в этом случае эпидемический потенциал природных очагов в течение нескольких недель будет снижаться или реализовываться в весьма незначительной степени [83, 261]. Такие природные катаклизмы как наводнения, сильные лесные пожары, продолжительная засуха и вовсе могут нивелировать всю ценность подобных прогнозов в конкретном регионе. Высказанные соображения не исключают принципиальной возможности достоверного предсказания эпидемического проявления природных очагов при более детальной разработке данной очень сложной и многоаспектной проблемы.

В то же время, даже не охватывая глобально затронутый широкий круг вопросов, исходя из проведенных нами исследований, можно внести некоторые дополнения в информационный блок эпидемиологического надзора за ИКБ. Как было показано на примере сравниваемых очаговых регионов, формирование популяций переносчиков в основном определяется реализацией адаптивных механизмов их циклов развития в конкретных климатических условиях той или иной части их ареалов. Сопоставление сроков начала и завершения периодов активности отдельных фаз переносчиков, и временных отрезков, в которых

возможно получение термальных констант развития, позволяет, детализировать характер воздействия гигротермического режима природных очагов на функционирование паразитарных систем ИКБ. В свою очередь, указанные обстоятельства должны учитываться при краткосрочном эпизоотическом прогнозировании (в первую очередь, анализа влияния абиотических факторов на численность активировавшегося голодного имаго). Это, дает основание включить в программу надзора наряду с обычно собираемыми обязательными материалами (раздел 4.1) и учет среднемесячной теплообеспеченности поверхности почвенного покрова по данным ближайших метеостанций в теплый сезон (дополнительный параметр). Рассмотрим более детально предложенные нами рекомендации (рисунок 10).

Численность голодных активировавшихся взрослых особей *I. persulcatus* в конкретном сезоне, в основном, определяется количеством клещей, вышедших из поведенческой диапаузы. Напитавшимся нимфам, из-за высоких потребностей в тепле (не менее 805°C, таблица 12) как правило, удастся перелинять лишь в конце теплого периода, а появившиеся имаго вынуждены зимовать. Ежегодные изменения соотношения диапаузирующих / недиапаузирующих нимф таежного клеща (колебания на уровне 10-30%), очевидно во многом определяют динамику лоймопотенциала природных очагов ИКБ в следующем сезоне. Показатели термальных констант могут набираться, как правило, только с начала июня по середину-конец августа, а при приближении к границе области распространения переносчика, возможности развития напитавшихся нимф и вовсе ограничиваются в основном июнем-июлем (рисунки 7, 8). На этом основании, можно полагать, что на периферии ареала при потеплении климата и увеличении теплообеспеченности в конце летнего - начале осеннего периодов до определенных значений, среднемноголетняя доля диапаузирующих нимф будет снижаться. Существенное увеличение доли нимф с морфогенетической диапаузой в популяциях *I. persulcatus* возможно в двух случаях:

- 1) поздняя активация значительной части голодных особей, которые не смогут перелинять после прокармливания в текущем сезоне,

2) снижение теплообеспеченности (менее 800°C) поверхности почвенного покрова в некоторые сезоны с середины июня по первую половину августа, когда, должен протекать метаморфоз у основной массы напитавшихся особей.

Примерную долю нимф имеющих возможность перелинять в этот период, мы предлагаем оценить исходя из ежегодного сравнения показателей их прокормления на фоновых видах мелких млекопитающих до и после временных рамок, в которых может протекать метаморфоз. По всей видимости, из рассчитанного по этим данным соотношения, можно будет сделать заключение о проценте диапаузирующих особей в том или ином сезоне. Важнейшие причины изменения данной пропорции указаны выше. На этой основе, возможно, довольно точно предсказать какой будет численность активировавшегося имаго в следующем сезоне, которая может соответствовать высоким, средним или низким показателям, отмеченным ранее при проведении многолетнего мониторинга, что можно проиллюстрировать на примере сравниваемых очаговых регионов (таблицы 15, 16). Высокая корреляция ($r = 0.86$) между численностью переносчиков и уровня их зараженности боррелиями [58], допускает примерную оценку значения величины лоймопотенциала природного очага в конкретном сезоне путем экстраполяции с данными мониторинга или с помощью уравнений регрессии.

Так, формулы для расчета эпидемического потенциала природных очагов ИКБ с переносчиком *I. persulcatus* могут иметь следующий вид:

$$L = Y \times x + 0.8 (Y - \dot{y}) \times 15,$$

где L – лоймопотенциал природного очага, Y – заданная прогнозируемая численность имаго таежного клеща, x – средний уровень инфицированности имаго за несколько сезонов, $\dot{y}$ – средняя численность имаго за несколько сезонов, 0.8 – коэффициент корреляции [58], 15 – коэффициент частоты генерализованной инфекции у взрослых особей [116].

Высказанные положения в основном приложимы и к природным очагам ИКБ экологически связанным с переносчиком *I. ricinus*. С учетом эпидемической значимости нимф данного вида необходимо ежегодно оценивать соотношение

диапаузирующих / недиапаузирующих напитавшихся личинок по аналогичной методике. В то же время, в формировании имагинальных гемипопуляций лесного клеща принимают участие и перелинявшие в текущем сезоне нимфы (осенний пик активности), что следует учитывать (ежегодная оценка доли диапаузирующих / недиапаузирующих прокормившихся личинок) при краткосрочном прогнозировании лоймопотенциала природных очагов ИКБ (рисунок 8).

В целом, реализация на практике предложенных в диссертации рекомендаций наталкивается на объективные трудности. В настоящее время, далеко не во всех субъектах РФ имеются возможности по организации многолетнего зоолого-энтомологического и эпизоотологического мониторинга природных очагов в полном объеме. Как правило, имеет место недостаточное финансирование региональных Центров гигиены и эпидемиологии, дефицит квалифицированных кадров, отсутствие четкой программы наблюдений за природными очагами. Тем не менее, уже сейчас необходимо внедрение в систему эпидемиологического надзора за природноочаговыми болезнями междисциплинарного подхода с привлечением специалистов различного профиля (эпидемиологов, эпизоотологов, зоологов, экологов, климатологов, программистов и др.). Применение современных технологий (геоинформационные системы и др.) открывает широкие перспективы для оценки пределов колебаний величины лоймопотенциала природных очагов ИКБ по многолетним материалам и ранжирования административных территорий по степени эпидемиологического риска.

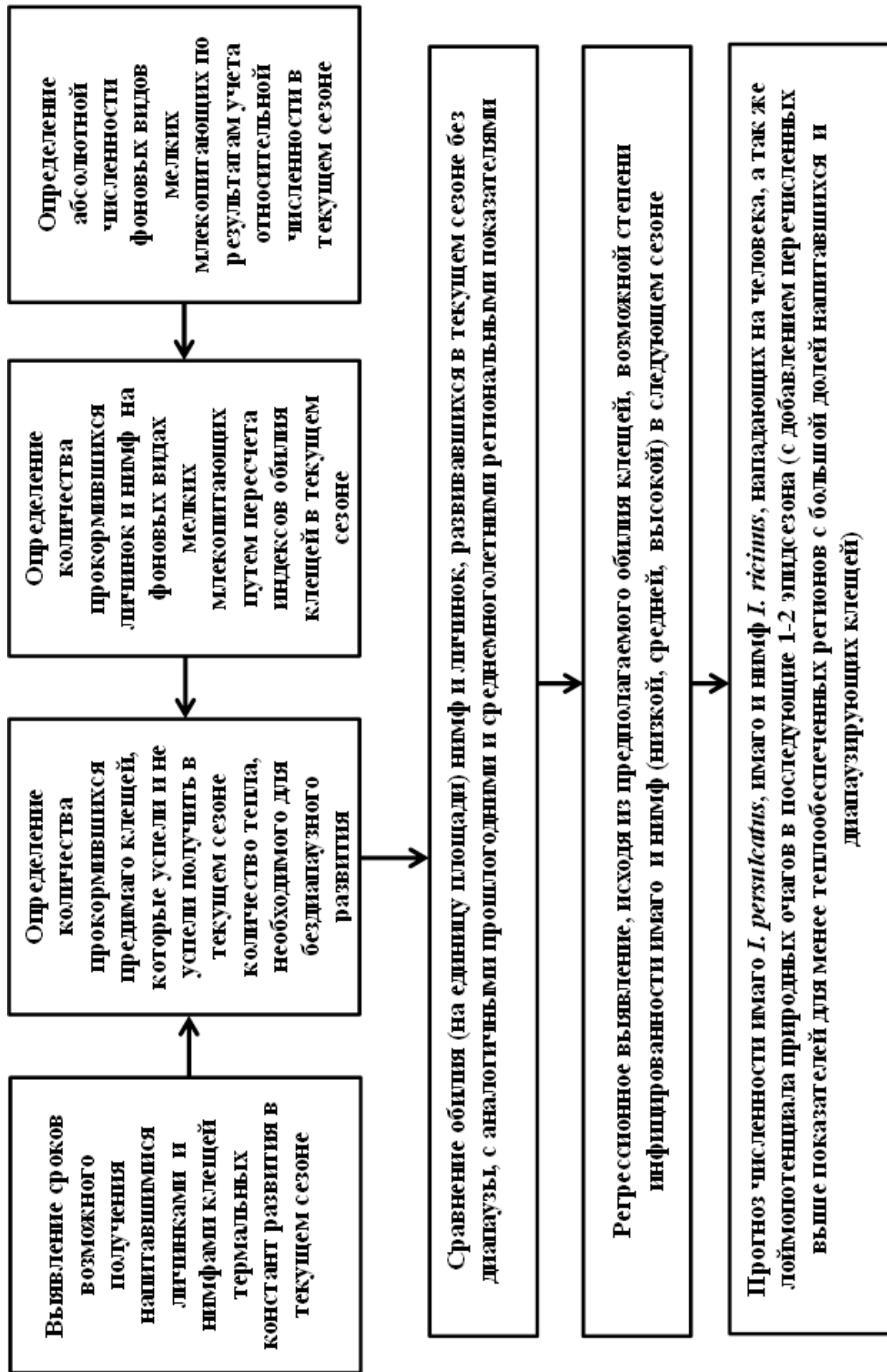


Рисунок 10 - Алгоритм краткосрочного прогнозирования лоймопотенциала природных очагов ИКБ

Таблица 15 - Влияние экологических факторов на численность активировавшихся имаго *I. persulcatus* на примере сравниваемых очаговых регионов

Сравниваемые очаговые регионы	Возможные сроки бездиапаузного развития напивавшихся нимф	Примерные вариации % соотношения показателей прокормления нимф до и после данного отрезка	Численность активировавшихся на 100 га имаго в следующем сезоне		
			низкая	средняя	высокая
Южно-Сихотэ-Алинский	с начала мая по середину августа	90 / 10 80 / 20 70 / 30	+	+	+
Уфимско-Чусовской	с начала мая по начало августа	80 / 20 60-70 / 30-40 50 / 50	+	+	+
Карельский	с начала июня по середину августа	70 / 30 60 / 40 50 / 50	+	+	+

Таблица 16 - Влияние экологических факторов на численность активировавшихся имаго *I. ricinus* на примере сравниваемых очаговых регионов

Сравниваемые очаговые регионы	Возможные сроки бездиапаузного развития напивавшихся нимф	Примерные вариации % соотношения показателей прокормления нимф до и после данного отрезка	Численность активировавшихся на 100 га имаго в следующем сезоне		
			низкая	средняя	высокая
Альпийский	с начала мая по конец сентября	90 / 10 80 / 20 70 / 30	+	+	+

Таблица 16. Продолжение					
Неманско-Двинский	с начала мая	90 / 10			+
	по начало	80 / 20		+	
	сентября	70 / 30	+		
Карельский	с начала июня	70 / 30			+
	по середину	60 / 40		+	
	августа	50 / 50	+		

4.3 Практические рекомендации по совершенствованию эпидемиологического надзора за ИКБ

Проведенное аналитическое исследование дает возможность внести рекомендации и наметить дальнейшие шаги по совершенствованию информационного блока эпидемиологического надзора за ИКБ.

1. Необходимо включить в программу мониторинга за природными очагами ИКБ данные по среднемесячной температуры поверхности почвенного покрова в теплый сезон.

2. Исходя, из значений, термальных констант развития прокормившихся личинок / нимф *I. persulcatus* и *I. ricinus*, а также показателей теплообеспеченности почв, определить временной отрезок, в котором возможно завершение их метаморфоза в текущем сезоне.

3. Ежегодная оценка соотношения недиапаузирующих / диапаузирующих прокормившихся на фоновых видах мелких млекопитающих личинок / нимф *I. persulcatus* и *I. ricinus*.

4. Определение лоймопотенциала природных очагов ИКБ в последующие 1–2 эпидсезона, исходя из соотношения диапаузирующих / диапаузмрующих особей, регрессионного прогноза зараженности имаго (нимф) переносчиков, а также стандартной частоты генерализованной инфекции.

5. Целесообразно внедрение современных цифровых технологий, позволяющих оценить многолетние колебания лоймопотенциала природных очагов в конкретном административном субъекте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненная схема возбудителей ИКБ неразрывно связана с циклами развития их основных переносчиков. Популяции иксодовых клещей сохраняются последовательными рядами генераций, каждая из которых проходит ряд этапов онтогенеза, сопряженных с передачей боррелий по ходу метаморфозов и при прокармлении на резервуарных хозяевах. Тем не менее, несмотря на кажущуюся наглядность имеющихся в литературе графических изображений этих процессов [9, 83, 248, 253] еще не решены многие узловые аспекты данной проблемы. Предложенная нами универсальная схема циркуляции возбудителей в природных очагах Евразии, вскрывает важнейшие количественные закономерности воспроизводства сменяющихся генераций, на основе анализа адаптаций жизненных циклов переносчиков, в совокупности с возможной эффективностью вертикальной и горизонтальной передачи спирохет. В конкретных географических координатах, степень влияния экологических факторов на функционирование паразитарных систем будет неодинаковой, что, в конечном счете, выражается в определенных пределах колебания величины лоймопотенциала природных очагов ИКБ в том или ином очаговом регионе.

Как нами было показано в настоящей диссертации, на примере сравниваемых очаговых регионов, биотические факторы (численность прокормителей) оказывают «корректирующее» влияние на реализацию общей схемы циркуляции возбудителей, но не определяют саму возможность существования их паразитарных систем. Несмотря на определенные особенности биотического взаимодействия в паразитарных системах ИКБ, доля клещей имеющих возможность благополучно прокормиться в сравниваемых очаговых регионах, существенно не влияет на общие закономерности динамики численности популяций *I. persulcatus* и *I. ricinus*. Об этом, свидетельствуют, как правило, невысокие значения коэффициентов корреляции и соответственно детерминации между числом активировавшихся и прокормившихся особей преимагинальных фаз. Эти показатели могут быть уточнены в конкретном очаговом регионе, однако, очевидно, что они не выходят за пределы слабой и

средней силы связи. Таким образом, колебания численности генераций иксодовых клещей рассматриваемых видов, по большей части, должны быть основаны на географически обусловленных вариациях количества диапаузирующих напитавшихся нимф в разных частях их ареалов в предшествующем сезоне. В оптимальных условиях с растянутым периодом активности переносчиков, формирование имагинальной гемипопуляции, в значительной степени определяется особями успевшими прокормиться и перелинять в прошлом сезоне. В других частях ареала доля напитавшихся нимф с задержкой развития, заметно увеличивается (в результате чего, репродуктивные возможности популяций, существующих в таких условиях, менее значительны). Для природных очагов ИКБ с основным переносчиком *I. ricinus*, определенное значение в этих процессах могут иметь и географически обусловленная динамика количества напитавшихся и диапаузирующих самок.

К выявленным, основным абиотическим факторам, лесных экосистем внетропической зоны, определяющим региональные особенности функционирования паразитарных систем ИКБ относится степень среднемесячного прогрева и сумма эффективных температур ($> 10^{\circ}\text{C}$) поверхности почвенного покрова в весенне-осенний период. Эти показатели, в сочетании с другими микроклиматическими параметрами, обуславливают, закономерности формирования возрастной структуры популяций таежного и европейского лесного клещей, продолжительность их циклов развития, динамику численности сменяющихся генераций, а также возможность расширения границ нозоареала в северном направлении. Адаптация циклов развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* к климатическим условиям на протяжении их ареалов достаточно эффективна, хотя и имеет свои пределы. Как было показано, на примере сравниваемых очаговых регионов, гигротермический и световой режимы лесных экосистем, в формировании которых участвуют также и антропогенные факторы (рубка леса, мелиоративные мероприятия, урбанизация и др.), во многом определяют то или иное соотношение диапаузирующих / недиапаузирующих нимф и имаго в популяциях переносчиков. В конечном счете, регулируя в

определенном направлении численность сменяющихся генераций, иксовых клещей этих видов.

Воздействие глобального изменения климата на динамику границ ареалов основных переносчиков ИКБ, может иметь значение в первую очередь на севере Евразии. Нами были выявлены и апробированы на конкретных примерах количественные критерии (термальные константы развития) обуславливающие или ограничивающие появление независимых популяций переносчиков, а затем, и природных очагов ИКБ (КЭ) в ранее неэндемичных территориях. В этой связи, можно констатировать, что увеличение среднегодовой температуры воздуха в том или ином регионе на один или несколько градусов, само по себе не может привести к расширению области распространения основных переносчиков ИКБ, как это постулируют некоторые исследователи. По нашему мнению, распространение *I. persulcatus* на внутриматериковые территории с широтой более 62-63° особенно в северо-западных частях его ареала, а также *I. ricinus* – в северо-восточной, в ближайшее десятилетие мало вероятно. У таежного клеща его будет ограничивать короткий в этих широтах период с пороговой для метаморфоза клещей температурой почвы выше +10°C в сочетании с ранним наступлением облигатной поведенческой диапаузы, а у лесного клеща – увеличивающаяся опасность вымерзания поздних яйцекладок и самок, напитавшихся осенью. Необходимо отметить, что экспансия *I. persulcatus* в западном направлении может привести к увеличению зоны его симпатрии с *I. ricinus* [235].

Применение современных цифровых технологий открывает широкие перспективы для более детального рассмотрения затронутых нами проблем в контексте совершенствования эпидемиологического надзора за 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 среднемноголетний 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 диапаузировавших 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.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

В.Д. – восточной долготы

ВОЗ – Всемирная организация здравоохранения

Га – гектар

Г – годы

ГХЦГ – гексахлоран

ДДТ – дихлордифенилтрихлорэтан

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ДФО – Дальневосточный федеральный округ

ИКБ – иксодовые клещевые боррелиозы

Кв. км – квадратные километры

КЭ – клещевой энцефалит

Км – километров

М – метров

МР – методические рекомендации

Мкм – микрометр

ПФО – Поволжский федеральный округ

ПЦР – полимеразная цепная реакция

РФ – Российская Федерация

Сан ПИН – санитарно-эпидемические правила и нормы

См – сантиметров

С.Ш. – северной широты

США – Соединенные Штаты Америки

СФО – Северный федеральный округ

СЗФО – Северозападный федеральный округ

Тыс. – тысяч

УФО – Уральский федеральный округ

ЦФО – Центральный федеральный округ

Ч – часов

BSK – питательная среда (Barbour, Stonner, Kelley)

B. afzelii – *Borrelia afzeli*

B. bavariensis – *Borrelia bavariensis*

I. persulcatus – *Ixodes persulcatus*

I. ricinus – *Ixodes ricinus*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авцын А.П. Введение в географическую патологию / Авцын А.П. М.: Медицина. - 1972. - 328с.
2. Алексеев А.Н. Система клещ-возбудитель и ее эмерджентные свойства / Алексеев А.Н. СПб.: ЗИН РАН. - 1993. - 203 с.
3. Алексеев А.Н. Влияние глобального изменения климата на кровососущих эктопаразитов и передаваемых ими возбудителей / Алексеев А.Н. // Вестник РАМН. - 2006. - № 3. - С. 21–25.
4. Алыпova И.И. Риск заражения иксодовым клещевым боррелиозом населения различных ландшафтных подзон Пермской области / Алыпova И.И., Коренберг Э.И., Воробьева Н.Н. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 2002. - № 1. - С. 37–40.
5. Арзамасов И.Т. Иксодовые клещи / Арзамасов И.Т. Минск: Издательство академии наук Белорусской ССР. - 1961. - 132 с.
6. Балашов Ю.С. Коэволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных / Балашов Ю.С. // Паразитология. - 1989. - Т. 23. - № 6. - С. 457–468.
7. Балашов Ю.С. Место иксодовых клещей в лесных экосистемах (*Ixodidae*) / Балашов Ю.С. // Паразитология. - 1996. - Т. 30. - № 3. - С. 193–203.
8. Балашов Ю.С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций / Балашов Ю.С. СПб.: Наука. - 1998. - 287 с.
9. Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных / Балашов Ю.С. СПб.: Наука. - 2009. - 357 с.
10. Балашов Ю.С. Демография и популяционные модели рода *Ixodes* с многолетними жизненными циклами / Балашов Ю.С. // Паразитология. - 2012. - Т. 46. - № 2. - С. 81–90.
11. Балашов Ю.С. Трансфазовая и трансовариальная передача боррелий таежным клещом *Ixodes persulcatus* (*Ixodidae*) / Балашов Ю.С., Амосова Л.И., Григорьева Л.А. // Паразитология. - 1998. - Т. 32. - № 6. - С. 489–494.
12. Бабенко Л.В. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара // Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и

биологические закономерности в его природном очаге / Бабенко Л.В., Рубина М.А. Отв. ред. Поспелова–Штром М.В., Рашина М.Г. М.: Медицина. - 1968. - С. 138–168.

13. Бегинина А.М. Фауна и экология иксодовых клещей Калужской области и меры борьбы с ними / Бегинина А.М. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИЭВ. - 2013. - 23с.

14. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии / Беклемишев В.Н. М.: Наука. - 1970. - 502 с.

15. Белозеров В.Н. Жизненные циклы и сезонные адаптации у иксодовых клещей (*Acarina, Ixodidae*) / Белозеров В.Н. // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. - 1976. - С. 53–101.

16. Беляков В.Д. Эпидемиология / Беляков В.Д., Яфаев Р.Х. М.: Медицина. - 1989. - 416с.

17. Беляков В.Д. Саморегуляция паразитарных систем / Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Каминский Г.Д., Тец В.В. М.: Медицина. - 1987. - 240с.

18. Беляева Н.С. Влияние температуры на продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* (*Ixodidae*) / Беляева Н.С. // Паразитология. - 1977. - Т. 11. - № 2. - С. 179–181.

19. Беспятова Л.А. Видовой состав, распространение основных переносчиков и эпидемиологическая ситуация по клещевому энцефалиту в республике Карелия / Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. - 2017. - № 1(33). - С. 13–20.

20. Беспятова Л.А. Особенности проявления природных очагов клещевых инфекций на территории Карелии и Беларуси / Беспятова Л.А., Бычкова Е.И., Якович М.М., Бугмырин С.В. // Природные ресурсы. - 2018. - № 1. - С. 86–91.

21. Беспятова Л.А. Численность иксодовых клещей (*Acari: Ixodidae*) на мелких млекопитающих в лесных биотопах среднетаёжной подзоны Карелии / Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Кутенков С.А., Никонорова И.А. // Паразитология. - 2019. - Т. 53. - № 6. - С. 463–473.

22. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология / Бей-Биенко Г.Я. М.: Высшая школа. - 1980. - 416 с.
23. Бикетов С.Ф. Особенности этиологии и иммунопатогенеза иксодовых клещевых боррелиозов / Бикетов С.Ф., Фирстова В.В., Любимов Р.И. // Проблемы особо опасных инфекций. - 2009. - Т. 101. - № 3. - С. 44–49.
24. Бобровских Т.К. О факторах среды влияющих на развитие клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes trianguliceps* / Бобровских Т.К. // Биологические основы борьбы с трансмиссивными паразитарными заболеваниями на Севере. Отв. ред. Лутта А.С. Петрозаводск: Карелия. - 1972. - С. 150–153.
25. Бобровских Т.К. Иксодовые клещи (подсемейства *Ixodidae*) Карелия / Бобровских Т.К. Петрозаводск. Карельский филиал АН СССР. - 1989. - 85 с.
26. Бобровских Т.К. Выживаемость клеща *Ixodes ricinus* L. (*Acarina*, *Ixodida*) в условиях природного опыта / Бобровских Т.К., Колесова Т.А. // IX Конф. Украин. паразитолог. общ. тез. докл. – 1980. - Ч. 1. - Киев. - С. 74–75.
27. Буренкова Л.А. Итоги двадцатилетних наблюдений за динамикой численности популяции *Ixodes ricinus* (*Acari*: *Ixodidae*) и изменением ее зараженности возбудителями клещевых боррелиозов на севере Калужской области / Буренкова Л.А. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 2012. - № 4. - С. 30–32.
28. Болотин Е.И. Роль мышевидных грызунов в прокормлении иксодовых клещей в Западном Сихотэ-Алине / Болотин Е.И. // Влияние хозяйственной деятельности на структуру природных очагов клещевого энцефалита в Приморском крае. Владивосток. - ДВНЦ АН ССР. - 1982. - С. 59–66.
29. Вавилова В.Е. Некоторые данные о продолжительности развития и сроках линьки клеща *Ixodes persulcatus* в Приморском крае / Вавилова В.Е., Дорохова В.С., Кириллова М.А. // Труды института эпидемиологии и микробиологии. Владивосток. – 1965 - № 3. - С. 73–78.
30. Васильева И.С. Паразитарная система болезни Лайма, состояние вопроса. Сообщение № 1. Возбудители и переносчики / Васильева И.С., Наумов Р.Л. // *Acarina*. - 1996. - Т. 4. - № 1-2. - С. 53–75.

31. Вержутский Д.Б. Современное состояние зоологической работы по обеспечению эпидемиологического благополучия России / Вержутский Д.Б. // Байкальский зоологический журнал. – 2013. - Т. 12. - № 1. - С. 109–112.
32. Веригина Е.В. Оптимизация информационно-аналитического обеспечения надзора за инфекциями, передающимися иксодовыми клещами, на территории Российской Федерации. / Веригина Е.В. Автореф. ... канд. мед. наук. НЦЭИМ им. Н.Ф. Гамалея. М. - 2017. - 26с.
33. Волошина И.В. Иксодовые клещи хищных и копытных животных в дубовых лесах Сихотэ-Алинского заповедника / Волошина И.В., Мысленков А.И., Сагдиева П.Д. // Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике. Сборник научных трудов. М. - 1990.- С. 139–151.
34. Воробьева Н.Н. Клиника, лечение и профилактика иксодовых клещевых боррелиозов / Воробьева Н.Н. Пермь: Звезда. - 1998. - 132 с.
35. Вотяков В.И. Клещевые энцефалиты Евразии / Вотяков В.И., Злобин В.И., Мишаева Н.П. Новосибирск: Наука. - 2002. - 438 с.
36. Голидонова К.А. Мультилокусный сиквенс-анализ изолятов от больных эритемной формой иксодового клещевого боррелиоза / Голидонова К.А., Коренберг Э.И., Горелова Н.Б., Гинцбург А.Л. // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 2021. - № 4. - С. 14–20.
37. Горелова Н.Б. Зараженность боррелиями различных фаз клеща *Ixodes persulcatus* (по наблюдениям в природных очагах Среднего Урала) / Горелова Н.Б., Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., Postic D., Нефедова В.В. // Материалы VIII Всероссийского акарологического совещания. - 2004. СПб. - С. 27–30.
38. Гордейко Н.С. Клещи семейства *Ixodidae* юга Приморья: типы населения, паразито-хозяйинные связи, инфицированность патогенами (на примере материковых и островных сообществ) / Гордейко Н.С. Автореф. ... канд. биол. наук. ИГУ. Иркутск. - 2019. - 22 с.
39. Горчаковская Н.Н. Неспецифическая профилактика клещевого энцефалита - оздоровление территорий природных очагов / Горчаковская Н.Н. // Вирусы и вирусные заболевания. - Вып. 1. М. - 1965. - С. 128–165.

40. Григорьева Л.А. Особенности развития таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze (*Parasitiformes: Ixodidae*) в условиях природных биотопов Ленинградской области / Григорьева Л.А. // Труды зоологического института РАН. - 2015. - Т. 319. - № 2. - С. 269–281.

41. Григорьева Л.А. Особенности трансовариальной и трансфазовой передачи возбудителей иксодовых клещевых боррелиозов (*Borrelia burgdorferi* s.l.) европейским лесным клещом *Ixodes ricinus* L. (*Acari: Ixodidae*) / Григорьева Л.А., Митева О.А., Мясников В.А., Гоголевский А.С. Фрейлихман О.А. // Материалы III международного симпозиума. Современные проблемы общей и частной паразитологии. – 2019. - СПб. - С. 91–94.

42. Дажо Р. Основы экологии. Перевод с французского. / Дажо Р. М.: Прогресс. – 1975 - 415 с.

43. Даниел М. Изучение влияния микроклимата на развитие паразитических членистоногих / Даниел М. // Паразитология. - 1987. - Т. 21. - № 3. - С. 429–436.

44. Данчинова Г.А. Развитие популяции *Ixodes persulcatus* (*Acarina, Ixodidae*) в условиях лабораторного эксперимента / Данчинова Г.А., Яковчиц Н.В., Ляпунов А.В., Кулакова Н.В., Дубинина Е.В., Хаснатинов М.А. // Паразитология. - 2018. - Т. 52. - № 1. - С. 70–78.

45. Докучаев Н.Е. Обнаружение таежного клеща – *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (*Parasitiformes, Ixodidae*) в Магаданской области / Докучаев Н.Е. // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. - 2015. - № 1. - С. 123–125.

46. Жмаева З.М. О развитии *Ixodes persulcatus* Schulze в Европейских южнотаежных лесах / Жмаева З.М. // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Отв. ред. Кучерук В.В. Ижевск: Удмуртия. - 1969. - С. 118–141.

47. Жмаева З.М. Иксодовые клещи (*Parasitiformes, Ixodidae*) // Методы изучения природных очагов болезней человека / Жмаева З.М., Пионтковская С.П.. Отв. ред. Петрищева П.А., Олсуфьев Н.Г. М.: Медицина. - 1964. - С. 74–89.

48. Иванов А.В. Сезонная и суточная динамика эмиссии CO₂ из почв кедровых лесов Южного Сихотэ-Алиня / Иванов А.В., Браун М., Татауров В.А. // Почвоведение. - 2018. - № 3. - С. 297–303.
49. Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала / Ивантер Э.В. М.: КМК. - 2018. - 770 с.
50. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Ивантер Э.В. Л.: Наука. - 1975. - 244 с.
51. Ивантер Э.В. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus shreb.*) в коренных и антропогенных ландшафтах восточной Феноскандии / Ивантер Э.В., Жулинская О.Ю., Курхинен Ю.П. // Ученые записки Петрозаводского университета. - 2017. - № 8 -(169). - С. 13–20.
52. Исаченко А.Г. Ландшафты. Природа мира / Исаченко А.Г., Шляпников А.А. М.: Мысль. - 1989. - 504 с.
53. Качанко Н.И. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области / Качанко Н.И. // Паразитология. - 1978. - Т. 12. - № 3. - С. 218–225.
54. Кисленко Г.С. Лесной клещ *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в очагах иксодовых клещевых боррелиозов северо-запада Подмосковья / Кисленко Г.С., Коротков Ю.С. // Паразитология. - 2002. - Т. 36. - № 6. - С. 447–456.
55. Ковалевский Ю.В. Факторы, определяющие возможность заражения клещевым энцефалитом, сообщение I. Контакт людей с иксодовыми клещами в среднетаежных лесах Хабаровского края / Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1987. - № 3. - С. 3-7.
56. Ковалевский Ю.В. Численность векторной части популяции возбудителя клещевого энцефалита, связанной с имаго таежного клеща / Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И., Баннова Г.Г., Караванов А.С. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1989. - № 6. - С. 15-20.
57. Ковалевский Ю.В. Оценка абсолютной численности взрослых *Ixodes persulcatus* по результатам учета на флаго-час (Ixodidae) / Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И. // Паразитология. - 2002. - Т. 36. - № 1. - С. 21–25.

58. Ковалевский Ю.В. Многолетняя динамика эпизоотического процесса природных очагов иксодовых клещевых боррелиозов в горнотаежных лесах Среднего Урала / Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И. Горелова Н.Б. // Паразитология. - 2004. - Т. 38. - № 2. - С. 105–121.

59. Ковалевский Ю.В. Результаты многолетнего мониторинга эпизоотической активности природных очагов иксодовых клещевых боррелиозов Среднего Урала / Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И. Горелова Н.Б. // Национальные приоритеты России. - 2021. - № 3 - (42). - С. 173–179.

60. Ковалевский Ю.В. Экология клеща *Ixodes trianguliceps* и его роль в природных очагах иксодовых клещевых боррелиозов Среднего Урала / Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И. Горелова Н.Б., Нефедова В.В. // Зоологический журнал. - 2013. - Т. 92. - № 5. - С. 505–516.

61. Козорез А. Ресурсы оленьих Беларуси / Козорез А. // Лесное и охотничье хозяйство. - 2014. - № 11. - С. 42-47.

62. Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых / Кожанчиков И.В. М.: Высшая школа. - 1961. - 286с.

63. Колчанова Л.П. Эколого-паразитологические предпосылки распространения иксодовых клещевых боррелиозов в Западной Сибири / Колчанова Л.П. Автореф. ... канд. биол. наук. Тюмень. ВНИИВЭА. 1996. 21 с.

64. Колчанова Л.П. Спонтанная зараженность клещей боррелиями и степень их индивидуальной инфицированности в различных ландшафтных подзонах Тюменской области / Колчанова Л.П. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1997. - № 1. - С. 49–50.

65. Колонин Г.В. К оценке численности иксодовых клещей, паразитирующих на мелких млекопитающих / Колонин Г.В., Матюшина О.А., Болотин Е.И., Петрова Н.К. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1977. - № 5. - С. 569–571.

66. Колычев Н.М. Основы ветеринарной географии / Колычев Н.М., Кисленко В.Н. М.: ИНФРА-М. - 2016. - 378 с.

67. Коренберг Э.И. Птицы и проблема природной очаговости клещевого энцефалита / Коренберг Э.И. // Зоологический журнал. - 1968. - Т. XLV. - № 2. - С. 245–260.

68. Коренберг Э.И. Млекопитающие – прокормители взрослых таежных клещей на востоке Русской равнины / Коренберг Э.И. // II съезд всесоюзного териологического общества. М.: Наука. - 1978. - С. 257–258.

69. Коренберг Э.И. Биохорологическая структура вида на примере таежного клеща / Коренберг Э.И. М.: Наука. - 1979. - 170 с.

70. Коренберг Э.И. Мелкие млекопитающие и проблема природной очаговости клещевого энцефалита / Коренберг Э.И. // Зоологический журнал. – 1979а. - Т. - LVIII. - № 4. - С. 542–552.

71. Коренберг Э.И. Таксономия, филогенетические связи в области формообразования спирохет рода *Borrelia*, передающихся иксодовыми клещами / Коренберг Э.И. // Успехи современной биологии. - 1996. - Т. 116. - № 4. - С. 389–406.

72. Коренберг Э.И. Иксодовые клещевые боррелиозы / Коренберг Э.И. // Эволюция инфекционных заболеваний в XX веке. М.: Медицина - 2003. - С. 376–386.

73. Коренберг Э.И. Пути совершенствования эпидемиологического надзора за природноочаговыми инфекциями / Коренберг Э.И. // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. - 2016. - № 6. - Т. 91. - С. 18–29.

74. Коренберг Э.И. Общая схема циркуляции вируса клещевого энцефалита / Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. // Зоологический журнал. - 1977. - Т. 7. - № 10. - С. 1467–1478.

75. Коренберг Э.И. Районирование ареала клещевого энцефалита // Итоги науки и техники. Медицинская география. // Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. Отв. ред. Литвин Ю.В. Т. II. М.: ВИНТИ. - 1981. - 236 с.

76. Коренберг Э.И. Основные черты природной очаговости иксодовых клещевых боррелиозов в России / Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., Горелова Н.Б. // Паразитология. - 2002. - Т. 36. - № 3. - С. 177–191.

77. Коренберг Э.И. Первые итоги и задачи изучения болезни Лайма в СССР / Коренберг Э.И., Крючечников В.Н., Ковалевский Ю.В. // Вестник Академии медицинских наук СССР. – 1990. - № 6. - С. 52–57.

78. Коренберг Э.И. Проблема прогнозирования эпидемического проявления природных очагов болезней человека / Коренберг Э.И., Юркова Е.В. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни - 1983. - № 3. - С. 3–10.

79. Коренберг Э.И. Передача *Borrelia burgdorferi* от нимф к имаго у клеща *Ixodes persulcatus* Schulze / Коренберг Э.И., Щербаков С.В., Ковалевский Ю.В., Крючечников В.Н., Никитина О.В. // Доклады АН СССР. - 1988. - Т. 3. - № 302. - С. 759–760.

80. Коренберг Э.И. 1991. Методические указания по эпидемиологии, диагностике, клинике и профилактике болезни Лайма. / Коренберг Э.И., Насонова В.А. (ред.). М. МЗ РСФСР. - 1991.- 61 с.

81. Коренберг Э.И. Боррелии – возбудители клещевых боррелиозов и эпидемического возвратного тифа / Коренберг Э.И., Нефедова В.В. // Руководство по медицинской микробиологии. М.: БИНОМ. - 2010. - С. 844–866.

82. Коренберг Э.И. Этиологическая структура южнотаежных сочетанных природных очагов иксодовых клещевых боррелиозов / Коренберг Э.И., Нефедова В.В., Горелова Н.Б., Ковалевский Ю.В., Фадеева И.А., Голубова Д.А. // Вестник РАМН. - 2011. - № 10. - С. 10–14.

83. Коренберг Э.И. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами / Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. М.: Комментарий. - 2013. - 463с.

84. Коренберг Э.И. Адаптивные черты биологии близких видов иксодовых клещей, определяющие их распространение (на примере таежного – *Ixodes persulcatus* 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.

85. Кормиленко И.В. Экологические и эпидемиологические аспекты крымской геморрагической лихорадки, лихорадки КУ и иксодовых клещевых

боррелиозов в Ростовской области / Кормиленко И.В. Автореф. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону: РосНИПЧИ «МИКРОБ». - 2010. - 24 с.

86. Коротков Ю.С. Методы оценки демографической структуры таежного клеща (*Ixodidae*) по результатам стандартных паразитологических наблюдений / Коротков Ю.С. // Паразитология. - 2004. - Т. 38. - № 6. - С. 492–502.

87. Коротков Ю.С. Постепенная изменчивость паразитарной системы клещевого энцефалита / Коротков Ю.С. // Вопросы вирусологии. - 2005. - Т. 50. - № 3. - С. 52–56.

88. Коротков Ю.С. Изменчивость продолжительности цикла развития таежного клеща (*Ixodidae*) в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии / Коротков Ю.С. // Паразитология. - 2008. - Т. 42. - № 4. - С. 264–270.

89. Коротков Ю.С. Жизненный цикл таежного клеща *Ixodes persulcatus* в темнохвойных лесах низкогорий Восточносаянского хребта / Коротков Ю.С. // Паразитология. - 2014. - Т. 48. - № 1. - С. 20–36.

90. Коротков Ю.С. Хронологическая структура численности таежного клеща в Приморском крае / Коротков Ю.С., Окулова Н.М. // Паразитология. - 1999. - Т. 33. - № 3. - С. 257–266.

91. Коротков Ю.С. Влияние вируса клещевого энцефалита на ход метаморфоза напивавшихся личинок и нимф *Ixodes ricinus* / Коротков Ю.С., Буренкова Л.А. // Бюллетень сибирской медицины. Приложение 1. - 2006. - С. 36–41.

92. Криволицкий Д.А. Уничтожение хищниками личинок и нимф *Ixodes persulcatus* /Криволицкий Д.А. // Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. – Омск. – 1963. - С. 187–188.

93. Крищук И.А. Видовое разнообразие мелких млекопитающих пойменных экосистем Белорусского Полесья / Крищук И.А., Гайдученко Е.С. // Вестник МДПУ им. И.П. Шемакина. - 2012. - № 4. - С. 25–31.

94. Кучерук В.В. Временная программа наблюдений за состоянием природных очагов клещевого энцефалита и методические указания по ее

выполнению / Кучерук В.В., Коренберг Э.И., Земская А.А. Москва. МЗ РСФСР. - 1966. - 24с.

95. Кучерук В.В. Учение о природной очаговости человека на современном этапе / Кучерук В.В. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1976. - Т. 45. - № 3. - С. 262–269.

96. Кучерук В.В., Росицкий Б. Природная очаговость инфекций – основные термины и понятия / Кучерук В.В., Росицкий Б. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1984. - № 4. - С. 7–16.

97. Лангинен С.В. Экология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus L*) в условиях южной Карелии / Лангинен С.В. Автореф. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. ПГУ. - 2000. - 24 с.

98. Лебедева Н.Н. О соотношении показателей обилия *Ixodes persulcatus* P. Sch / Лебедева Н.Н., Коренберг Э.И. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1974. - № 4. - С. 407–410.

99. Левин М.Л. Соотношение численности голодных личинок, нимф и имаго *Ixodes persulcatus* в среднетаежных лесах Хабаровского края / Левин М.Л. // Шестое всесоюзное совещание по проблемам теоретической и прикладной акарологии. Тезисы докладов. - 1990. - Л. - С. 76–77.

100. Левин М.Л. Биология голодных личинок таежного клеща (*Ixodes persulcatus*) в естественных условиях / Левин М.Л. // Зоологический журнал. - 1987. - Т. 66. - № 3. - С. 349–359.

101. Лобзин Ю.В. Лайм-боррелиоз (иксодовые клещевые боррелиозы) / Лобзин Ю.В. Усков А.Н., Козлов С.С. СПб.: Фолиант. - 2000. – 160 с.

102. Литвин В.Ю. Функциональная организация паразитарных систем природных очагов болезней человека / Литвин В.Ю. // Вопросы природной очаговости болезней человека. Вып. 13. - Алма-Ата. - 1983. - С. 24–39.

103. Литвин В.Ю. Природная очаговость болезней: развитие концепций к исходу века / Литвин В.Ю., Коренберг Э.И. // Паразитология. - 1999. - Т. 33. - № 3. - С. 179–191.

104. Лутта А.С. Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними / Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.С. Петрозаводск: Карелия. - 1959. - 68 с.
105. Львов Д.К. Экология арбовирусов / Львов Д.К., Лебедев А.Д. М.: Медицина. - 1974. - 184 с.
106. Львов Д.К. Арбовирусы и арбовирусные инфекции / Львов Д.К., Клименко С.М., Гайдамович С.Я. М.: Медицина. - 1989. - 335 с.
107. Малхазова С.М. География новых и возвращающихся природно-очаговых болезней в России / Малхазова С.М., Миронова В.А., Пестина П.В., Прасолова А.И // Доклады академии наук. - 2019. - Т. 488. - № 2.- С. 202–206.
108. Марков К.К. Палеогеография / Марков К.К. М.: МГУ. - 1960. - 268 с.
109. Мельникова О.В. Многолетний мониторинг системы клещ-возбудитель в природных очагах клещевого энцефалита пригородов Иркутска / Мельникова О.В., Вершинина Е.А., Вержуцкая Ю.А. и др. // Паразитология. - 2021. - Т. 55. - № 3. - С. 204–225.
110. Матюшина О.А. Изменение размещения, численности и видового состава мышевидных грызунов в процессе освоения лесов в очагах клещевого энцефалита Спасского района / Матюшина О.А., Слабинская А.О. // Влияние хозяйственной деятельности на структуру природных очагов клещевого энцефалита в Приморском крае. Владивосток ДВНЦ АН СССР. - 1982. - С. 43–58.
111. Мишин А.В. Анализ основных факторов существования природных очагов клещевого энцефалита (по материалам Удмуртии) / Мишин А.В. Автореф. ... докт. биол. наук. Ижевск: КГУ. - 1961.- 26с.
112. Моисеенко Н.М. Материалы по биологии переносчика таежного энцефалита клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Хабаровском районе / Моисеенко Н.М. Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВФСО. - 1958. - 16 с.
113. Мордосов И.И. Млекопитающие Лено-Алданского междуречья / Мордосов И.И., Прокопьев Н.П. Якутск: Издательский дом СВФУ. - 2013. - 268с.
114. Морозова Л.Ф. Геоинформационные технологии в профилактике инфекционных и паразитарных болезней / Морозова Л.Ф., Сергиев В.П., Филатов Н.Н. М.: Наука. - 2017. - 191с.

115. Мошковский Ш.Д. Основные закономерности эпидемиологии малярии / Мошковский Ш.Д. М.: Издательство академии медицинских наук. - 1950. - 324 с.

116. Москвитина Г.Г. О частоте генерализованной инфекции у взрослых голодных клещей рода *Ixodes* в очагах боррелиозов России и США / Москвитина Г.Г., Коренберг Э.И., Спилман Э., Щеглова Т.В. // Паразитология. - 1995. - Т. 29. - № 5. - С. 353–359.

117. Москвитина Г.Г. Динамика содержания боррелий в спонтанно зараженных имаго таежного клеща / Москвитина Г.Г., Коренберг Э.И., Нефедова В.В. и др. // Клещевые боррелиозы. Ред. Э.И. Коренберг, Н.А. Забродин. Ижевск. - 2002. - С. 207–209.

118. Наумов Р.Л. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы, его определяющие. Сообщение 3. Развитие личинок и нимф и состав клещей разных генераций в популяции имаго / Наумов Р.Л. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1975. - № 1. - С. 10–16.

119. Наумов Р.Л. Размножение возбудителей болезни Лайма *Borrelia burgdorferi* в клещах *Ixodes persulcatus* / Наумов Р.Л., Васильева И.С., Гутова В.П., Ершова А.С. // Паразитология. - 1998. - Т. 32. - № 5. - С. 412–421.

120. Неронов В.М. Опыт создания карт структуры ареала клещевого энцефалита на территории РСФСР и некоторые методические вопросы их составления / Неронов В.М., Иванова Л.М. // Методы медико-географических исследований. М. - 1965. - С. 149-157.

121. Нефедова В.В. Возможность трансвариальной передачи боррелий у таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze) в природных очагах / Нефедова В.В. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИЭИМ им. Н.Ф. Гамалеи. - 2004. - 19 с.

122. Никифоров Л.П. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу / Никифоров Л.П. // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд. АН СССР. - 1963. - С. 237–243.

123. Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита) / Окулова Н.М. М.: Наука. - 1986. -248с.

124. Оленев Н.О. К биологии скотского клеща *Ixodes ricinus* L. в условиях Новгородской губернии / Оленев Н.О. // Защита растений. - 1924. - № 1–2. - С. 12–15.

125. Олсуфьев Н.Г. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе европейской части РСФСР / Олсуфьев Н.Г. // Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. - 1953. - Т. 8. - С. 49–98.

126. Павловский Е.Н. Наставление к собиранию и исследованию клещей (*Ixodidae*) / Павловский Е.Н. Л.: Издательство Академии наук СССР. - 1928. - 32 с.

127. Павловский Е.Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней / Павловский Е.Н // Вестник АН СССР. - 1939. - № 10. - С. 98–108.

128. Павловский Е.Н. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека / Павловский Е.Н. // Журнал общей биологии. - 1946. - Т. 7. - № 1. - С. 3–33.

129. Павловский Е.Н. Микроорганизм, переносчик и внешняя среда в их соотношениях / Павловский Е.Н. // Зоологический журнал. - 1947. - Т. 26. - № 4.- С. 297–312.

130. Пенъевская Н.А. Оценка эффективности этиотропной профилактики инфекций, передающихся иксодовыми клещами: проблемы теории и практики / Пенъевская Н.А. Омск. НЦ Омский научный вестник. – 2010. – 232с.

131. Пенъевская Н.А. Оценка эффективности профилактики клещевых трансмиссивных инфекций: проблемы теории и практики / Пенъевская Н.А., Рудаков Н.В. Омск. НЦ Омский научный вестник. – 2020. – 416с.

132. Пиминов В.Н. Мониторинг состояния ресурсов охотничьих животных, их численности и добычи по регионам России в 2011-2012 гг. / Пиминов В.Н.,

Машкин В.И., Панкратов Б.Е., Синицын А.А., Козловский И.С., Колесников В.В. и др. – Киров. – 2012. -104 с.

133. Пионтковская С.П. Иксодовые клещи (*Acarina, Parasitiformes, Ixodidae*) // Переносчики возбудителей природноочаговых болезней / Пионтковская С.П., Жмаева З.М. Ред. Петрищева П.А. М.: Государственное издательство медицинской литературы. - 1962. - С. 196–262.

134. Подборонов В.М. Возбудители болезней человека, животных и клещи / Подборонов В.М. М.: Медицина. - 2004. - 224 с.

135. Померанцев Б.И. Иксодовые клещи (*Ixodidae*). Паукообразные. Т. 4. Вып. 2. / Померанцев Б.И. Л.: АН СССР. – 1950. - 224 с.

136. Попов В.М. Иксодовые клещи. Томск: Издательство Томского университета. / Попов В.М. - 1962. - 206 с.

137. Попов И.О. Климатически обусловленных изменения аутоэкологических ареалов иксодовых клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* на территории России и странах ближнего зарубежья. / Попов И.О. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: РГАУ–МСХА. - 2016. - 24с.

138. Прислегина Д.А. Влияние природно-климатических факторов на эпидемиологическую ситуацию по природно-очаговым инфекциям / Прислегина Д.А., Дубянский В.М., Платонов А.Е., Малецкая О.В. // Инфекция и иммунитет. - 2021. - Т. 11. - № 5. - С. 820–836.

139. Простаков Н.И. Биоэкология. / Простаков Н.И., Голуб В.Б. Воронеж: Изд. Дом ВГУ. - 2014. - 337с.

140. Рубина М.А. Продолжительность развития (без диапаузы) личинок и нимф *Ixodes persulcatus* Sch. в природных условиях и факторы, ее определяющие / Рубина М.А., Бабенко Л.В. // Паразитология. - 1968. - Т. 11. - № 1. - С. 10–17.

141. Рудакова С.А. Интенсивность и тенденции развития эпидемического процесса иксодовых клещевых боррелиозов в Российской Федерации в 2002-2018 гг. и прогноз на 2018 г. / Рудакова С.А., Пенъевская Н.А., Рудаков Н.В. и др. // Проблемы особо опасных инфекций. - 2019. - № 4. - С. 22–29.

142. Рудакова С.А. Генотиповое разнообразие боррелий в иксодовых клещах на территории Западной Сибири / Рудакова С.А., Теслова О.Е., Канешова Н.Е. и др. // Проблемы особо опасных инфекций. - 2019а. - № 4. - С. 92–96.

143. Рудакова С.А. Обзор эпидемиологической ситуации по иксодовым клещевым боррелиозам в Российской Федерации в 2010-2020 гг. и прогноз на 2021 г. / Рудакова С.А., Пенъевская Н.А., Блох А.Н. и др. // Проблемы особо опасных инфекций. - 2021. - № 2. - С. 52–61.

144. Рудакова С.А. Обзор эпидемиологической ситуации по иксодовым клещевым боррелиозам в Российской Федерации в 2013-2022 гг. и прогноз на 2023 г. / Рудакова С.А., Теслова О.Е., Муталинова Н.Е. и др. // Проблемы особо опасных инфекций. - 2023. - № 2. - С. 75–87.

145. Савицкий Б.П. Дикие копытные, как прокормители иксодовых клещей в Белоруссии / Савицкий Б.П. // Паразитология. - 1985. - Т. 19. - № 4. - С. 314–316.

146. Сагдиева П.Д. Кровососущие клещи (*Parasitiformes*) млекопитающих заповедных территорий Приморского края / Сагдиева П.Д. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. МГУ. - 1984. - 24с.

147. Салман Э.Р. Моделирование эпизоотического процесса облигатно-трансмиссивных инфекций, передаваемых иксодовыми клещами / Салман Э.Р., Коренберг Э.И., Асатрян М.Н. // Успехи современной биологии. - 2018. - Т. - 138. - № 6. - С. 604–621.

148. Самойлова Т.И. Клещи (*Acarina: Ixodidae*) – носители и переносчики возбудителей в Белорусском Полесье / Самойлова Т.И., Цвирко Л.С., Сеньковец Т.А. // Актуальная инфектология. - 2016. - № 4(13) - С. 113–116.

149. Саулич А.Х. Правило суммы эффективных температур: недостатки и возможности использования / Саулич А.Х. // Энтомологическое обозрение. -1999. – Т, LXXVIII. - № 2. - С. 257–274.

150. Северцов А.С. Эволюционная экология позвоночных животных. / Северцов А.С. М.:КМК. - 2013. - 345 с.

151. Сердюкова Г.В. Цикл клещей семейства *Ixodidae* / Сердюкова Г.В. // Труды Всесоюзного энтомологического общества. - 1960. - Т. 47. - С. 273–289.

152. Симонова Е.Г. Современный этап развития эпидемиологического надзора и перспективы его совершенствования / Симонова Е.Г. // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. - 2017. - № 4. - (95). - С. 4–8.

153. 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.

154. 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.

155. Сироткин М.Б. Формирование возрастной структуры имагинальной гемипопуляции таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930) в различных географических условиях / Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. // Национальные приоритеты России. - 2021. - №3(42). - С. 263–267.

156. 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.

157. Тарасов В.В. Эпидемиология трансмиссивных болезней / Тарасов В.В. М.: Издательство МГУ. - 2002. - 336с.

158. Транквилевский Д.В. Современное состояние эпизоотологического мониторинга за природными очагами инфекций в Российской Федерации / Транквилевский Д.В., Царенко В.А., Жуков В.И. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 2016. - № 2. - С. 18–24.

159. Транквилевский Д.В. Итоги и перспективы совершенствования зоолого-энтомологического, эпизоотологического мониторинга в природных очагах инфекционных болезней в Российской Федерации / Транквилевский Д.В., Комаров В.Ю., Геворкян И.С. // Национальные приоритеты России. - 2024. - Т. 55. - № 4. - С. 29–33.

160. Трифонова Т.А. Оценка и прогнозирование эпидемиологической обстановки по иксодовому клещевому боррелиозу во Владимирской области / Трифонова Т.А., Марцев А.А. // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. - 2016. - № 1. - С. 58–63.

161. Тупикова Н.В. К оценке значения различных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща / Тупикова Н.В., Суворова Л.Г., Коренберг Э.И. // Фауна и экология грызунов. - 1980. - Вып. 14. - С. 158–176.

162. Успенский И.В. Кровососущие клещи (*Acarina*, *Ixodoidae*) как существенный компонент городской среды / Успенский И.В. // Зоологический журнал. - 2017. - Т. 96. - № 8. - С. 871–898.

163. Федорова В.Г. Развитие иксодовых клещей на мелиорируемых участках леса в Нижегородской области / Федорова В.Г. // Паразитология. - 1983. - Т. 17. - № 1. - С. 42–46.

164. Федоров Д.Д. Находка *Ixodes ricinus* (L., 1758) (*Acari*, *Ixodidae*) выше северной границы ареала в республике Карелия, Российская Федерация / Федоров Д.Д., Григорьева Л.А. // Паразитология. - 2023. - Т. 57. - № 3. - С. 253–260.

165. Филиппова Н.А. Фауна СССР. Паукообразные / Филиппова Н.А. Л.: Наука. IV (4). - 1977. - 396 с.

166. Филиппова Н.А. (ред.). Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (*Acarina*, *Ixodidae*): Морфология, систематика, экология, медицинское значение / Филиппова Н.А. Л.: Наука. - 1985. - 416 с.

167. Филиппова Н.А. Таксономические аспекты переноса возбудителей болезни Лайма // Паразитология. - 1990. - Т. 24. - № 4. - С. 257–267.

168. Филиппова Н.А. Особенности биоразнообразия европейской фауны иксодовых клещей (*Acarina*, *Ixodidae*) как возбудителей природноочаговых болезней / Филиппова Н.А. // Паразитология. - 2011. - Т. 45. - № 3. - С. 161–181.

169. Филиппова Н.А. История ареала у иксодовых клещей (*Acarina*, *Ixodidae*) – переносчиков возбудителей природноочаговых болезней как один из

факторов формирования их внутривидового разнообразия / Филиппова Н.А. // Энтомологическое обозрение. - 2017. - Т. 96. - № 1. - С. 157–184.

170. Хейсин Е.М. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. в природных условиях Карело–Финской ССР / Хейсин Е.М., Павловская О., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. // Труды Карело-Финского университета. - 1955. - Т. 5. - С. 102–123.

171. Ходаковский А.И. Клещевые очаги *Ixodes persulcatus* P. Sch. таежной полосы европейской части СССР / Ходаковский А.И. // Паразитологический сборник IX. Л.: Издательство Академии наук СССР. - 1947. - С. 69–82.

172. Шадрина Е.Г. Динамика численности и распространение иксодовых клещей (*Ixodidae*) на территории Якутии / Шадрина Е.Г., Никифоров О.И., Иванова М.Г. // Успехи современной биологии. - 2011. - Т. 131. - № 5. - С. 469–473.

173. Шашина Н.И. Неспецифическая профилактика клещевого энцефалита и других клещевых инфекций в современных условиях / Шашина Н.И. // Вопросы вирусологии. - 2007. - № 6. - С. 36–39.

174. Шашина Н.Н. Биологические особенности таежного клеща (*Ixodes persulcatus*, *Ixodidae*) и методы защиты людей / Шашина Н.Н., Германт О.М. // Зоологический журнал. - 2010. - Т. 89. - № 1. - С. 115–120.

175. Шилов И.А. Экология / Шилов И.А. М.: Высшая школа. - 1997. - 512с.

176. Черкасский Б.Л. Системный подход в эпидемиологии / Черкасский Б.Л. М.: Медицина. - 1988. - 228 с.

177. Черкасский Б.Л. Эпидемиологический надзор. Руководство по эпидемиологии инфекционных болезней. Том 1. Под ред. В.И. Покровского / Черкасский Б.Л. М.: Медицина. - 1993. - С. 98–119.

178. Широкоступ С.В. Эпидемиологическое прогнозирование заболеваемости клещевыми природно-очаговыми инфекциями на основе нейросетевых и ГИС технологий / Широкоступ С.В. Автореф. дис. ... докт. мед. наук. СПб.: СЗГМУ им. И.И. Мечникова. - 2020. - 25 с.

179. Щур Л.Е. Экспериментальное исследование гигротермических и трофических зависимостей некоторых видов иксодовых клещей / Щур Л.Е. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Институт зоологии АН УССР. - 1968. - 25 с.

180. Ямборко А.В. Первые находки *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) в Магаданской области / Ямборко А.В., Третьяков К.А., Муравьева В.П. // Зоологический журнал. - 2015. - Т. 94. - № 5. - С. 499–504.

181. Ясюкевич В.В. Распространение клещей *Ixodes ricinus* L., 1785 и *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Parasitiformes, Ixodidae) на территории России и соседних стран и наблюдаемые изменения климата / Ясюкевич В.В., Казакова Е.В., Попов И.О., Семенов С.М. // Доклады академии наук. - 2009. - Т. 427. - № 5. - С. 688–692.

182. Ястребов В.К. Оптимизация системы эпидемиологического надзора и профилактики клещевого вирусного энцефалита / Ястребов В.К., Хазова Т.Г. // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. - 2012. - № 1(62). - С. 19–24.

183. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Вып. 3. Л.: Гидрометеоиздат. - 1988. - 692 с.

184. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Вып. 26. Л.: Гидрометеоиздат. - 1988. - 415 с.

185. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Вып. 33. Л.: Гидрометеоиздат. - 1990. - 567 с.

186. Справочник по климату Беларуси. Ч.1. Температура воздуха и почвы. Минск. - 2017. - 85 с.

187. Отлов, учет и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекционных болезней. М. - 2020. - 44 с.

188. СанПин Требования по профилактике инфекционных болезней. - 2021. - 1003 с.

189. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней – 2023. – 85с.

190. Barbour A.G. Isolation and cultivation of lime disease spirochetes / Barbour A.G. // Yale J. Biol. Med. - 1984. - V. 57. - P. 521–525.
191. Bosler E.M. Prevalence of the Lyme diseases spirochete in populations of white-tailed deer and whitefooted mice / Bosler E.M., Brian G., Ormiston J.L., Coleman M.S., Benach J.L. // Yale. J. Biol. and Med. – 1984. - V. 57. - P. 651–659.
192. Bugmyrin S.V. Seasonal activity of adult tick *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) in the north-west of the distribution area / Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A. // Animals. – 2023. – 13(3834). - P. 1–9. <https://doi.org/10.3390/ani13243834>.
193. Burgdorfer W. Lyme disease – a tick-born spirochetosis / Burgdorfer W., Barbour A.G., Hayes S.F., Benach J.L., Grunuwald E., Davis J.P. // Science. – 1982. – V. 216. – № 4552. – P. 1317–1319.
194. Burgdorfer W. Development of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes* tick vectors / Burgdorfer W., Hayers S.F., Benach J.L. // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 1988. – V. 539. – P. 172–179.
195. Burgdorfer W. Lyme borreliosis: a relapsing fever-like disease ? / Burgdorfer W., Schwan T. // Sand. Jorn. Infect. Diseases. Suppl. – 1991. - V. 77. - P. 17–23.
196. Burri C. Microclimate and zoonotic cycle of tick–borne virus in Switherland / Burri C., Bastic V., Maeder G., Patalas E., Gern L. // Entomological society of America. – 2011. – V. 48. – № 3. – P. 615–627.
197. Burri C. Serological evidence of tick-borne encephalitis virus infection in rodents captured at four sites in Switzerland / Burri C.; Korva M.; Bastic V.; Knap N.; Avšic-Županc T.; Gern L.J. // Med. Entomol. – 2012. –V. 49. – P. 436–439.
198. Burn L. Incidence of lyme borreliosis in Europe: A systematic review (2005-2020) /
Burn L., Vyse A., Pilz A. et al. // Vector Borne and Zoonotic Dis. – 2023. –V. 23. – P. 172–194.
199. Bellet-Edimo R. Frequency and efficiensy of transovarial transmission of *Borrelia burdorferi* in *Ixodes ricinus* / Bellet-Edimo R., Gern L., Betschart B. // VIII Intern. Congr. Lyme borreliosis. – San. Francisco. – 1996. – P. 39.

200. Bellet-Edimo R. Frequency and efficiency of transovarial and subsequent transstadial transmissions of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in *Ixodes ricinus* ticks / Bellet-Edimo R., Betshart B., Gern L. // Bull. de la societe neuchateloise des scenes naturelles. – 2005. – V. 128. – P. 117–125.

201. Belimenko V.V. Tick-born diseases epidemiological monitoring system in the Russian Federation / Belimenko V.V., Gulyukin A.M. // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2000. – V. 548. – № 3. – P. 1–6. DOI:10.1088/1755-1315/548/4/042039

202. Daniel M. Microclimate as a determining element in the distribution of ticks and their developmental cycles / Daniel M. // Folia parasitologica. – 1978. – V. 25. – P. 91–94.

203. Daniel M. Overwintering of the *Ixodes ricinus* (L.) under conditions of a field experiment / Daniel M., Honrakova E., Černý V. // Folia Parasitologica. – 1972. – V. 19. – P. 305–314.

204. Daniel M. A contribution to the methods of estimating absolute tick numbers / Daniel M., Černý V., Korenberg E.I. // Folia Parasitologica. – 1986. – V. 33. – P. 371–379.

205. Daniel M. Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in an open area in comparison with forest habitats / Daniel M., Černý V., Dusbábek F., Honzákova E., Olejníček J. // Folia Parasitologica. – 1977. – V. 24. – P. 149–160.

206. Daniel M. Abiotic predictors and annual seasonal dynamics of *Ixodes ricinus*, the major disease vector of Central Europe / Daniel M., Malý M., Danielová V., Kříž B., Nuttall P. // Parasites & Vectors. – 2015. – V. 478. – № 8. – P. 1–12. <http://www.parasiteasandvectors.com/content/478/8/12>

207. Dobson A.D.M. Modelling the effects of recent changes in climate, host density and acaricide treatments on population dynamics of *Ixodes ricinus* in the UK / Dobson A.D.M., Randolph S.E. // Journal of applied ecology. – 2011. – V. 48. – P. 1029–1037.

208. Fujisaki K. Comparative observations on some bionomics of Japanese ixodid ticks under laboratory cultural conditions / Fujisaki K., Kitaoka S., Morri T. // National Institute Animal Health Quart. – 1976. – V. 16. – № 2. – P. 122–128.

209. Gern L. Histological examination of *Borrelia burgdorferi* infections in unfed *Ixodes ricinus* nymphs / Gern L., Lebet N. // Exp. App. Acarol. – 1994. – V. 18. – P. 177–183.

210. Gern L. Ecology of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in Europe / Gern L., Humair P. // Lyme Borreliosis: Biology, Epidemiology and Control. Gray J., Kahl O., Lane R.S., Stanek G (Eds.). CAB International. – Wallingford. – 2002. – P. 149–174.

211. Gray J.S. The development and seasonal activity of the tick *Ixodes ricinus*: a vector of Lyme borreliosis / Gray J.S. // Review of medical and veterinary entomology. – 1991. – V. 79. – № 6. – P. 323–333.

212. Grigoryeva L.A. Influence of air humidity on the survival rate, lifetime, and development of *Ixodes ricinus* (L., 1758) and *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Acari: Ixodidae) / Grigoryeva L.A. // Systematic&Applied Acarolog. – 2022. – 27(11). DOI 10.11158/saa.27.11.9.

213. Grigoryeva L. Life cycle of the tick *Ixodes ricinus* (L.) (Acari: Ixodidae) in the North-West of Russia / Grigoryeva L., Shatrov A.B. // Systematic&Applied Acarolog. – 2022. – 27(3) – DOI - 10.11158/saa.27.3.11.

214. Eisen L. Vector competence studies with hard ticks and *Borrelia burgdorferi sensu lato* spirochetes: A review / Eisen L. // Ticks and Tick-borne Diseases. – 2020. – V. 11. – № 3. – P. 1–26.

215. Eisen L. Vectors of *Borrelia burgdorferi sensu lato*, in Lyme Borreliosis: Biology, Epidemiology and Control / Ed. by Gray J.S., Kahl O., Lane R.S., and Stanek G. / Eisen L., Lane R. // CAB International. – Wallingford. – 2002. – P. 91–115.

216. Estrada-Peña A. The tick *Ixodes ricinus*: distribution and climate preference in the western Palearctic / Estrada-Peña A., Veral J.M., Sanchez-Acedo C. // Medical and veterinary entomology. – 2006. – V. 20. – P. 189–197.

217. Estrada-Peña A. Climate niches of tick species in the Mediterranean region: modeling of occurrence data, distributional constraints, and impact of climate change / Estrada-Peña A., Venzal J.M. // J. Med. Entomol. – 2007. – V. 44. – P. 1130–1138.

218. Hancock P.A. Modelling the effect of temperature variation on the seasonal dynamics of *Ixodes ricinus* tick populations / Hancock P.A., Brackley R., Palmer S.C.F. // International Journal for Parasitology. – 2011. – V. 41. – P. 513–522.

219. Hartemink N.A. The basic reproduction number for complex disease systems: defining $R(0)$ for tick-borne infections / Hartemink N.A., Randolph S.E., Davis S.A., Heesterbeek J.A.P. // Am. Nat. - 2008. – 171(6). – P. 743–754. doi: 10.1086/587530.

220. Heroldova M. Growth parameters of *Borrelia burgdorferi sensu stricto* at various temperatures / Heroldova M., Nemec K., Hubalek Z. // Zent. Bl. Bakterirol. – 1998. – V. 288. – P. 451–455.

221. Heinze E. Habitat use of large ungulates in northeastern Germany in relation to forest management / Heinze E., Boch S., Fischer M., Hssenmoller D., Klenk B., Muller J. et al. // Forest ecology and management. – 2011. – V. 261. – P. 228–296.

222. Honzáková E. Development of some tick species under standard laboratory conditions / Honzáková E. // Folia Parasitologica. – 1971. – V. 118. – P. 357–363.

223. Hubalek Z. Prevalence rates of *Borrelia burgdorferi sensu lato* ticks collected in host-seeking *Ixodes ricinus* ticks in Europe / Hubalek Z., Halouzka J. // Parasitol. Res. – 1998. – V. 84. – P. 167–172.

224. Hubalek Z. Growth temperature ranges of *Borrelia burgdorferi sensu lato* strains / Hubalek Z., Halouzka J., Heroldova M. // J. Med. Microbiol. – 1998. – V. 47. – P. 929–932.

225. Hubálek Z. Host – seeking activity of Ixodid ticks in relation to weather variables / Hubálek Z., Halouzka J., Juřicová Z. // Journal of vector ecology. – 2003. – V. 28. – P. 159–165.

226. Humair P.F. *Borrelia burgdorferi* in a focus of Lyme borreliosis: epizootiologic contribution of small mammals / Humair P.F., Turrian N., Aeschlimann A., Gern L. // Folia Parasitologica. – 1993. – V. 118. – P. 65–70.

227. Hunfeld K.P. Lyme Borreliosis. Springer International Publishing / Hunfeld K.P., Gray J. – Cham. – Switzerland. – 2022. – P. 234.

228. Hvidsten D. The distribution limit of the common tick, *Ixodes ricinus*, and some associated pathogens in north-western Europe / Hvidsten D., Frafjord K., Gray J.S. et al. // Ticks and Tick-Borne Dis. – 2020. – V. 11. – № 4. Doi:10.1016/j.ttbdis.2020.101388.

229. Jaenson T.G.T. First evidence of established populations of the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) in Sweden / Jaenson T.G.T., Väriv K., Fröjdman I. et al. // Parasites & Vectors. – 2016. – V. 9 (337). – P. 1–8. DOI:10.1186/s13071-016-1658-3

230. Johnsen R. *Borrelia burgdorferi* sp. nov.: Etiologic Agent of Lyme Disease / Johnsen R., Schmid G., Hyde F., Steigerwalt A., Brenner D.J. // Int. Journal of Systematic bacteriology. – 1984. – V. 52. – P. 496–497.

231. Kahl O. The biology of *Ixodes ricinus* with emphasis on its ecology / Kahl O., Gray J.S. // Ticks and Tick-borne Diseases. – 2023. – V. 14. – P. 102–114.

232. Khorchani M., Garcia M. Average annual and seasonal land surface temperature, Spanish peninsular / Khorchani M., Mar-Hernandez N., Vicente-Serrano S.M., Azolin-Molina C., Garcia M. // Journal of Maps. – 2018. – V. 14. – № 2. – P. 465–457.

233. Konnai S. Establishment of a laboratory colony of taiga tick *Ixodes persulcatus* for tick-borne pathogen transmission studies / Konnai S., Saito Y., Nishikado H., Yamada S., Imamura S. et al. // Japanese journal of veterinary research. – 2008. – V. 55. – № 2–3. – P. 85–92.

234. Korenberg E.I. Seasonal population dynamics of *Ixodes* tick and tick-borne encephalitis virus / Korenberg E.I. // Experimental and applied acarology. – 2000. – V. 24. – P. 665–681.

235. Korenberg Ed. Impact of climate change on ticks and tick-borne infections in Russia / Korenberg Ed. // Climate, Ticks and Disease. Ed. Nuttal. P. – CAB International. – 2021. – P. 438–443.

236. Korenberg E.I. Ecology of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in Russia // Lyme Borreliosis: Biology, Epidemiology and Control / Korenberg E.I., Gorelova N.B., Kovalevskii Yu.V. // Gray J.S., Kahl O., Lane R.S. and Stanek G. (Eds.). CAB International. – Wallingford. – 2002. – P. 175–200.

237. Korenberg E.I. A model for relationships among the tick-born encephalitis virus, its main vectors, and hosts / Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V. // Advance in Disease Vector Research. New York - Springer Verlag. – 1994. – V. 10. – P. 65–92.

238. Korenberg E.I. The prevalence of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* ticks in zone of their sympatry / Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V., Levin M.L., Shchyogolova T.V. // Folia Parasitologica. – 2001. – V. 48. – P. 63–68.

239. Korenberg E.I. Analysis of the long-term dynamics of tick-born encephalitis (TBE) and ixodid tick-born borrelioses (ITBB) morbidity in Russia / Korenberg E.I., Likhacheva T. // International journal of medical microbiology. – 2006. – V. 296. – P. 54–58.

240. Kuehn B.M. CDC estimates 300000 US cases of Lyme disease annually / Kuehn B.M. // JAMA. – 2013. – 310(11) DOI: 10.1001/ jama.2013.278331.

241. Kulha N. Does environmental adaptation or dispersal history explain the geographical distribution of *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* ticks in Finland ? / Kulha N., Ruokolainen K., Vesterinen E.J., Lamppu M., Klemola T., Sormunen J.J. // Ecology and Evolution. – 2022. – 12(12). e9538.

242. Macleod J. The bionomics of *Ixodes ricinus* L., the “sheep tick” in Scotland / Macleod J. // Parasitology. – 1932. – V. 24. – № 3. – P. 382–400.

243. Margos G. Population genetics, phylogeny and evolution *Borrelia burgdorferi sensu lato* / Margos G., Volmer S.A., Ogden N.H., Fish D. // Infection, Genetics and Evolution. – 2011. – V. 11. – P. 1545–1563.

244. Medlock J. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* tick in Europe / Medlock J., Hansford K.M., Bormane A., Derdacova M., Estrada-Pena A. et al. // Parasites&Vectors. – 2013. – V. 1 (6). – P. 1–11.
<http://www.parasiteasandvectors.com/content/6/1/1>

245. Li S. A multi-level analysis of the relationship between environmental factors and questing *Ixodes ricinus* dynamics in Belgium / Li S., Heyman P., Cocher C., Simons L., Vanwambeke S.O. // *Parasites&Vectors*. – 2012. – № 5. – V. 149. – P. 1–11. DOI:10.1186/1756-3305-5-149

246. Nefedova V. Studies on the transmission of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in the taiga tick *Ixodes persulcatus* / Nefedova V., Korenberg E., Gorelova N., Kovalevskii Y. // *Folia Parasitologica*. – 2004. – V. 51. – C. 67–71.

247. Ogden N.H. Natural Lyme diseases cycles maintained via sheep by co-feeding tick / Ogden N.H., Nuttall P.A., Randolph S.P. // *Parasitology*. - 1997. - V. 115. - P. 591–599.

248. Ostfeld R.S. Lyme disease. The ecology of a complex system / Ostfeld R.S. – Oxford university press. – 2012. – P. 216.

249. Pérez D. Seasonality of *Ixodes ricinus* ticks on vegetation and on rodents and *Borrelia burgdorferi sensu lato* genospecies diversity in two lyme borreliosis – endemic areas in Switzerland / Pérez D., Kneubühler Y., Rais O., Gern L. // *Vector Borne Zoonotic Dis.* – 2012. –V. 12. – P. 633–644.

250. Pokladníková H. Evaluation of soil temperatures at agroclimatological station Pohořelice / Pokladníková H., Rožnovský J., Středa T. // *Soil and Water Research*. – 2008. – V. 3. – № 4. – P. 223–230.

251. Porretta D. Effects of global changes on the climatic niche of the tick *Ixodes ricinus* inferred by species distribution modeling / Porretta D., Mastrantonio V., Amendolia S. et al. // *Paras.&Vectors*. – 2013. – V. 6 (271). – P. 1–8. DOI: 10.1186/1756-3305-6-271

252. Randolph S.E. Ticks and tick-borne disease systems in space and from Space / Randolph S.E. // *Advances Parasitology*. – 2000. – V. 47. – P. 217–243.

253. Randolph S.E. Tick: ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors / Randolph S.E. // *Parasitology*. – 2004. – V. 129. S 1. – P. 37–65. Doi:10.1017/S0031182004004925

254. Rego R.O.M. Populatuon bottlenecks during the infections cycle Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* / Rego R.O.M., Bector A., Stefka J., Rosa P.A. // PloS ONE. – 2014. – 9(6). – P. 1–21. DOI:10.1371/journal.pone.0101009
255. Rollend L. Transovarial transmission of *Borrelia* spirochetes: a summary of the literature and recent observations / Rollend L., Fish D., Childs J.E. // Ticks and Tick-borne Diseases. – 2013. – № 4. – P. 46–51.
256. Stanek G. *Borrelia* transfer by ticks during their life cycle. Studies on laboratory animals / Stanek G., Burger I., Hirschl A. // Zbl. Bakteriол., Microbiol, and Hyg. – 1986. – Bd. A. 263. – № 1–2. – P. 29–33.
257. Soleng A. Distribution of *Ixodes ricinus* ticks and prevalence of tick-borne encephalitis virus among questing ticks in the arctic circle region of northern Norway / Soleng A., Edgar K.S., Paulsen K.M. et al. // Ticks and Tick-Borne Dis. – 2018. – V. 9. – P. 97–103.
258. Sun Yi. Ability of *Ixodes persulcatus*, *Haemaphysalis concinna* and *Dermacentor Silvarum* ticks to acquire and transstadially transmit *Borrelia garinii* / Sun Yi., Xu R. // Experimental and applied acarology. – 2003. – V. 31. – P. 151–160.
259. Sykes R.A. An estimate of Lyme borreliosis in- cidence in Western Europe / Sykes R.A., Makiello P. // J. Public Health (Oxf). – 2017. – 39(1). – P. 74– 81.
260. Talleklint L. Transmission of *Borrelia burgdorferi* s.l. from mammal reservoirs of the primary vector of Lyme borreliosis, *Ixodes ricinus*, in Sweden / Talleklint L., Jaenson T. G.T. // J. Med. Entomol. – 1994. – Vol. 31. – P. 880–886.
261. Telford S. Human behaviour trumps entomological rick / Telford S // Climate. Ticks and Disease. Ed. Nutttall P. – CAB International. – 2022. – P. 276–282.
262. Tokarevich N.K. The impact of climate change on the expansion of *Ixodes persulcatus* habitat and the incidence of tick-borne encephalitis in the north of European Russia / Tokarevich N.K., Tronin A.A., Blinova O.V. et al. // Glob. Health Act. – 2011. – № 4. – P. 8448–8459.
263. Tronin A.A. Abundance of *Ixodes persulcatus* tick in Komi Republic as a function of an air temperature / Tronin A.A., Tokarevich N.K., Gnativ B.R. // Russ. J. Infect. Imm. – 2019. – V. 9. – № 5–6. – P. 811–816.

264. Veinovic G. Comparison of growth of *Borrelia afzelii*, *Borrelia garini* and *Borrelia burgdorferi sensu stricto* at five different temperatures / Veinovic G., Ruric-Sabljić E., Strle F., Cerar T. // PLoS One. – 2016. – V. 11. – № 6. – P. 1–12. DOI: 10.1371/journal.pone.0157706.

265. Vogelgesand J.R. Long-term monitoring of the seasonal density of questing ixoid ticks in Vienna (Austria): setup and first results / Vogelgesand J.R., Walter M., Kahl O., Rubel F., Brugger K. // Experimental and Applied Acarology. – 2020. – Vol. 81. – P. 409–420.

266. Uusitalo R. Predicting habitat suitability for *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* ticks in Finland / Uusitalo R., Siljander M., Lindén A. et al. // Parasites & Vectors. – 2022. – № 15. <https://doi.org/10.1186/s13071-022-05410-8>.

267. Uspensky I. Tick-borne encephalitis prevention through vector control in Russia: An historical review / Uspensky I. // Review of Medical and Veterinary Entomology. – 1996. – Vol. 84. – № 10. – P. 679–689.

268. Uspensky I. The taiga *Ixodes persulcatus* (Acarina: Ixodidae), the main vectors of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in Eurasia / Uspensky I. // Lyme disease. – SMCR – 2016. – P. 1–16. <http://www.Smgebooks.Com>.

269. Cerný V. Vyznam keru pro prezivai nasatych samic klistce obecneho (*Ixodes ricinus* L.) / Cerný V. // Vet. Cas. – 1959. – Vol. 8. – P. 455–460.

270. Blunck H. Die Entwicklung von *Dytiscus marginatus* L. vom Ei bis zur Imago / Blunck H. // Zeitschr. Wiss. Zoologie. – 1923. – Bd. 121. – S. 279–321.

271. Bodenheimer F.S. Ueber die Voraussage der Generationenzahl von Insekten. Die Bedeutung des Klimas für die landwirtschaftliche Entomologie / Bodenheimer F.S. // Z. Angew. Entomol. – 1926. – Bd. 12. – S. 91–122.

272. Pretzmann G. Studien zur Ökologie von *Ixodes ricinus* in einem Endemiegebiet der Frühsommermeningoencephalites (FSME) in Bezirk Neukirchen (Niederösterreich) / Pretzmann G., Loew J., Radda A. // Z. Morph. Okol. Tiere. – 1964. – Bd. 54. – S. 393–413.