

Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав  
потребителей и благополучия человека  
ФБУН «Омский научно-исследовательский институт  
природно-очаговых инфекций»

**В. В. Якименко, М. Г. Малькова, С. Н. Шпынов**

# **ИКСОДОВЫЕ КЛЕЩИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

**ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ,  
ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**



ООО «Издательский центр «Омский научный вестник»»

Омск 2013

УДК 595.42 (571.1)

ББК 28.691.8

Я 45

*Рекомендовано к изданию решением ученого совета  
ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций»  
Роспотребнадзора (протокол № 4 от 16.05.2013 г.).*

*Рецензенты*

*Богданов Игорь Иванович* – доктор биологических наук, профессор, г. Омск

*Данчинова Галина Анатольевна* – доктор биологических наук, г. Иркутск

**Я 45 Якименко, В. В.**

**Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования** / В. В. Якименко, М. Г. Малькова, С. Н. Шпынов. – Омск: ООО ИЦ «Омский научный вестник», 2013. – 240 с. Ил. 5 л.

ISBN 978-5-91306-051-8

В основу монографии положены данные собственных многолетних исследований авторов (1981–2012 гг.), архивные данные лабораторий зоонозных и арбовирусных инфекций ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора за 1960–1990 гг., Центров гигиены и эпидемиологии в Томской, Новосибирской, Курганской, Тюменской областях, Ханты-Мансийском автономном округе, Республике Алтай, данные литературы, материалы ежегодных отчетов. Особый акцент сделан на методах изучения и дифференциальной диагностики видов в условиях совместного обитания в Западной Сибири, а также на тактике лабораторного культивирования иксодовых клещей. Отдельный раздел посвящён методам молекулярной диагностики иксодид. Книга снабжена цветными иллюстрациями, картами, фотографиями и таблицами дифференциальной диагностики видов иксодовых клещей, обитающих на территории Западной Сибири.

Предназначена для зоологов (паразитологов, акарологов) и эпидемиологов, а также для студентов и аспирантов биологических и медицинских вузов, интересующихся вопросами медицинской паразитологии.

УДК 595.42 (571.1)

ББК 28.691.8

ISBN 978-5-91306-051-8

© В. В. Якименко, М. Г. Малькова,  
С. Н. Шпынов, 2013

© ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций», 2013

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	5
1. КРАТКАЯ БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ .....	10
2. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ .....	20
2.1. Жизненные циклы, типы паразитизма и фауна иксодовых кле- щей Западной Сибири .....	21
2.1.1. Жизненные циклы .....	21
2.1.2. Типы паразитизма .....	22
2.1.3. Фауна иксодовых клещей Западной Сибири .....	25
2.2. Экология иксодовых клещей Западной Сибири .....	32
2.2.1. Клещи с пастбищно-подстерегающим типом паразитизма .....	32
2.2.2. Клещи с гнездово-норным типом паразитизма .....	73
2.2.3. Клещи со смешанным типом паразитизма .....	82
2.2.4. Роль биоритмов в динамике численности иксодовых клещей .....	85
3. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ .....	96
3.1. Методы полевых исследований .....	97
3.1.1. Выбор контрольных территорий .....	97
3.1.2. Учёт численности и сбор имаго пастбищных иксодовых клещей .....	99
3.1.3. Учёт численности и сбор преимагинальных фаз развития иксодовых клещей .....	121
3.1.3.1. Отлов мелких млекопитающих и птиц .....	123
3.1.3.2. Очёс и прижизненный осмотр животных .....	124
3.1.4. Оценка численности иксодовых клещей .....	127
3.2. Методы лабораторных исследований иксодовых клещей .....	131
3.2.1. Хранение и транспортировка сборов .....	131
3.2.2. Подготовка клещей к вирусологическим и молекулярно- биологическим исследованиям .....	133
3.2.3. Лабораторное культивирование клещей .....	137
3.2.3.1. Основные приёмы работы с убежищными члени- стоногими .....	137
3.2.3.2. Разведение иксодовых клещей в лабораторных условиях .....	144
3.2.4. Определение физиологического возраста иксодовых клещей .....	162
4. СИСТЕМАТИКА И МЕТОДЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ (ФЕНОТИПИЧЕСКИХ) И МОЛЕКУ- ЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИХ (ГЕНЕТИЧЕСКИХ) МЕТОДОВ .....	175
4.1. Дифференциальная диагностика иксодовых клещей на основе морфологических признаков .....	175

4.2. Дифференциальная диагностика иксодовых клещей с применением молекулярно-биологических методов: . . . . .	179
4.2.1. Применение молекулярно-биологических методов и молекулярных маркеров при изучении систематики и филогении иксодовых клещей . . . . .	179
4.2.2. Методика проведения молекулярно-биологических исследований для дифференциальной диагностики иксодовых клещей . . . . .	193
<b>Приложение 1. ТАБЛИЦЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ</b>	197
ТАБЛИЦА 1. Отличительные признаки родов иксодовых клещей . . . . .	197
ТАБЛИЦА 2. Дифференциальная диагностика клещей р. <i>Ixodes</i> : <i>Ixodes persulcatus</i> и <i>Ixodes pavlovskyi</i> . . . . .	198
ТАБЛИЦА 3. Дифференциальная диагностика клещей р. <i>Ixodes</i> : <i>Ixodes persulcatus</i> и <i>Ixodes ricinus</i> . . . . .	199
ТАБЛИЦА 4. Дифференциальная диагностика гнездово-норовых клещей рода <i>Ixodes</i> . . . . .	200
ТАБЛИЦА 5. Дифференциальная диагностика клещей р. <i>Dermacentor</i> . . . . .	201
ТАБЛИЦА 6. Дифференциальная диагностика клещей р. <i>Haemaphysalis</i> (имаго) . . . . .	203
ТАБЛИЦА 7. Дифференциальная диагностика клещей р. <i>Haemaphysalis</i> (личинки, нимфы) . . . . .	204
<b>Приложение 2. ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ</b>	205
Рис. 1. Схема строения тела иксодовых клещей . . . . .	205
Рис. 2. Дифференциальная диагностика родов иксодовых клещей (имаго) . . . . .	206
Рис. 3. Дифференциальная диагностика родов иксодовых клещей (личинки и нимфы) . . . . .	207
Рис. 4. Самки <i>Ixodes persulcatus</i> и <i>Ixodes pavlovskyi</i> . . . . .	207
Рис. 5. Имаго клещей рода <i>Ixodes</i> (самки): дифференциальная диагностика . . . . .	208
Рис. 6. Дифференциальная диагностика имаго клещей рода <i>Ixodes</i> (самцы) . . . . .	210
Рис. 7. Дифференциальная диагностика преимагинальных фаз развития клещей рода <i>Ixodes</i> (личинки) . . . . .	212
Рис. 8. Дифференциальная диагностика преимагинальных фаз развития клещей рода <i>Ixodes</i> (нимфы) . . . . .	214
Рис. 9. Дифференциальная диагностика имаго клещей рода <i>Dermacentor</i> . . . . .	216
Рис. 10. Дифференциальная диагностика преимагинальных фаз развития клещей рода <i>Dermacentor</i> . . . . .	218
Рис. 11. Дифференциальная диагностика клещей рода <i>Haemaphysalis</i> . . . . .	220
Список использованной литературы . . . . .	221

## ВВЕДЕНИЕ

Известно, что иксодовые клещи являются переносчиками и резервуарами возбудителей многих природно-очаговых заболеваний, часто выделяемых в группу так называемых «клещевых инфекций». Из инфекций, связанных с иксодовыми клещами, на территории России и сопредельных государств наибольшее медико-ветеринарное значение имеют клещевой энцефалит (КЭ), иксодовые клещевые боррелиозы (ИКБ), омская геморрагическая лихорадка (ОГЛ), анаплазмозы (в т. ч. гранулоцитарный анаплазмоз человека, ГАЧ), эрлихиозы (в т. ч. моноцитарный эрлихиоз человека, МЭЧ), крымская геморрагическая лихорадка (КГЛ), риккетсиозы, туляремия, бабезиозы. При этом эпидемически наиболее значимы иксодовые клещи, входящие в экологическую группу пастбищных (или пастбищно-подстерегающих) паразитов, которые способны активно нападать на человека. Из клещей фауны Сибири это: таёжный клещ (*Ixodes persulcatus* P. Sch. 1930), *Ixodes pavlovskyi* Rom., 1946, луговой клещ (*Dermacentor reticulatus* Fabr., 1894), степной клещ (*Dermacentor marginatus* Shulz., 1776), лесостепной клещ (*Dermacentor silvarum* Olenov, 1931), *Dermacentor nuttalli* Olenov, 1929, *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844. Важное значение в поддержании природных очагов многих инфекций имеют гнездово-норовые клещи и клещи со смешанным (гнездово-пастбищным) типами паразитизма (прежде всего *Ixodes trianguliceps* Bir. 1895; *Ixodes apronophorus* P. Sch., 1924), чем определяется их эпизоотическое значение. Все эти группы иксодовых клещей рассматриваются в данной книге.

Несмотря на достаточно длительный период изучения иксодовых клещей в Западной Сибири и других регионах России, перед исследователями часто возникают вопросы методического характера. Это касается не только методов сбора материала и интерпретации полученных результатов экологических и медико-биологических исследований, но и изучения характера распространения, оценки уровня численности клещей,

составления долговременных прогнозов численности эпидемически значимых видов, что по существу сводится к корректности оценки направленности их популяционных циклов. Постоянно возникают вопросы: на какой фазе популяционного цикла (подъём — спад, пик — депрессия) проводится конкретное исследование; какие методические приёмы учёта численности более корректны; какова протяжённость требуемых учётных маршрутов при данном уровне численности клещей; как интерпретировать регистрируемый уровень численности (высокий — низкий) и к какой категории обилия отнести тот или иной вид (массовый, многочисленный, обычный, малочисленный или редкий) и другие.

При проведении специальных исследований (вирусологических, бактериологических, молекулярно-генетических) возникают также вопросы по правильному хранению, предварительной обработке клещей и методикам подготовки их к исследованиям. В ряде исследований клещей (и не только иксодовых) необходимо сохранять живыми, получать их потомство и (или) культивировать их в лабораторных условиях на протяжении длительного времени. Для решения этих задач необходимо знать особенности экологии и физиологии клещей, а также владеть техникой их лабораторного культивирования (разведения).

В практической деятельности медицинской и санитарно-эпидемиологической службы периодически возникает проблема дифференциации видов клещей на основе классических (морфологических) критериев. В таких случаях на помощь могут прийти молекулярно-генетические исследования. Данное направление активно развивается в последнее время. В предлагаемой читателю книге отражены основные методические подходы к использованию этих методов и приведены примеры их применения для дифференциации отдельных видов или систематических групп иксодовых клещей.

Таким образом, при подготовке рукописи данной книги авторы руководствовались необходимостью систематизировать

имеющиеся методические и технические приёмы работы с иксодовыми клещами в полевых и лабораторных условиях, отчасти пригодные для работы с клещами других систематических групп (аргасовыми, гамазовыми). Приведённая информация по основным методическим подходам к изучению иксодовых клещей Западной Сибири, региональным особенностям их экологии, а также богатый иллюстративный материал (рисунки, фотографии, карты распространения, таблицы) позволят читателю самостоятельно организовать любой из аспектов полевого и (или) лабораторного изучения иксодид.

Иллюстрации изготовлены на основе рисунков из монографий Н. А. Филипповой (1977; 1997), методического пособия «Иксодовые клещи: полевые исследования и дифференциальная диагностика: методическое пособие по учёту численности, сбору и определению иксодовых клещей в полевых условиях» (2011) и фотографий, выполненных В. В. Якименко.

При составлении карт прошлого и современного распространения иксодовых клещей использовались работы многих авторов (Фёдоров Ю. В., 1958; Попов, 1962; Нефёдов, Бурковский, 1962; Сапегина, 1962; 1972; 1980; Сапегина, Равкин, 1969; Коклягина, 1963; 1967; Фёдоров В. Г., 1963; 1970; Вершинина, 1964; Беззубова, 1965; Логиновский, 1965; Малюшина, 1963; 1966; 1983; Алифанов, 1965; Нецкий и др., 1966; Столбов, 1966; Столбов и др., 1966; Дроздова, 1967; Давыдова, Лукин, 1969; Чигирик и др., 1969; 1972; Ковалевский и др., 1970; Иванов, 1971; Горбунов, 1976; Иголкин, 1978; Бусыгин и др., 1987; 1988; Богданов и др., 1990; Богданов, 1999; 2000; 2001; 2004; 2005; Романенко, 2004; 2009 б; Иванова, 2009; Щучинова, Малькова, 2012), материалы ежегодных отчётов и архивные материалы Центров гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора в Новосибирской, Курганской, Тюменской областях, Ханты-Мансийском автономном округе (ХМАО – Югра) и Республике Алтай, архивные материалы лабораторий зоонозных и арбовирусных инфекций ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора за 1960–1990 гг. (сборы клещей

в разные годы проводили м.н.с. В. И. Алифанов; канд. биол. наук, с.н.с. М. М. Шутеев; канд. мед. наук, с.н.с. Г. А. Тищенко, н.с. А. К. Танцев, д-р биол. наук, с.н.с. И. И. Богданов, н.с. А. В. Вахрушев) и данные собственных многолетних (1981–2012 гг.) полевых исследований авторов.

Авторы выражают глубокую благодарность за участие в сборе и первичной обработке полевого материала канд. биол. наук *В. В. Панову* (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск), н.с. *А. К. Танцеву* и м.н.с. *А. Г. Василенко* (ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора). Мы также очень признательны за предоставленную возможность использовать при написании данной книги материалы по учётам численности иксодовых клещей:

– ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области» (главный врач *Л. К. Иванова*; зав. отделом эпидемиологии *Л. И. Козловский*; биологи *А. Ю. Скороходова*, *Ю. А. Юрченко*, *Е. Г. Агафонова*);

– Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Курганской области (зам. руководителя *С. Е. Калугина*);

– ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Курганской области» (главный врач *В. В. Кургеев*; зам. главного врача *Е. В. Пригородова*; *Л. В. Перминов*);

– ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии по ХМАО-Югра» (эпидемиологи *Н. М. Файдулина*, *Н. Ф. Арсланова*, зоолог *И. Н. Пустовалов*);

– Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Республике Алтай (руководитель управления *Л. В. Щучинов*; главный специалист-эксперт отдела эпидемиологического надзора *Л. Д. Щучинова*).

Отдельная благодарность зоологу эпидотдела ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии по Тюменской области» канд. биол. наук *А. П. Зуевскому* за переданные нам (с согласия руководства) архивные материалы за 1962–2007 гг.

Авторский коллектив:

*Якименко Валерий Викторович* – д-р биол. наук, заведующий лабораторией арбовирусных инфекций отдела природно-очаговых вирусных инфекций ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора (введение, главы 2.2, 3.1, 3.2, подготовка иллюстративного материала);

*Малькова Марина Георгиевна* – д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории арбовирусных инфекций отдела природно-очаговых вирусных инфекций ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора (главы 1, 2.1, 2.2, 3.1, 3.2, 4.1);

*Шпынов Станислав Николаевич* – д-р мед. наук, ученый секретарь ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора (глава 4.2).

# 1. КРАТКАЯ БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Западная Сибирь занимает обширное пространство между Уральским хребтом на западе и Енисеем на востоке, Карским морем на севере, Казахским мелкосопочником на юге и Алтайскими горами на юго-востоке (Западная Сибирь . . . ., 1963).

Около 85 % площади Западной Сибири занимает **Западно-Сибирская равнина**. Это наиболее обжитая и освоенная (особенно на юге) часть Сибири. В России в её пределах располагаются Тюменская, Курганская, Омская, Новосибирская, Томская области и Алтайский край. Одной из характерных особенностей Западно-Сибирской равнины является строго широтное расположение природных географических зон, которые здесь очень правильно сменяются одна другой в направлении с севера на юг. Основными элементами рельефа являются широкие и относительно плоские междуречья и речные долины. На долю междуречных пространств приходится большая часть площади Западно-Сибирской равнины, поэтому именно они определяют общий облик её рельефа.

Согласно классическому ландшафтному делению, территория Западной Сибири включает пять зон: тундру, лесотундру, лесную зону, лесостепь и степь (Западная Сибирь . . . ., 1963). В рамках данной монографии мы кратко остановимся на лесной, лесостепной и степной зонах, характеризующихся широким распространением иксодовых клещей и природных очагов инфекций, связанных с ними. Из последних наибольшее эпидемическое значение в краевой инфекционной патологии населения имеют клещевой энцефалит и иксодовые клещевые боррелиозы.

В пределах каждой ландшафтной зоны и подзоны выделяют самостоятельные биогеографические единицы – *провинции* (цв. I, рис. 1). Каждая провинция имеет свои физико-

географические особенности, которые в значительной мере определяют весь комплекс экологических факторов, в том числе микроклиматические условия для развития иксодовых клещей и их прокормителей.

**Лесная зона.** Наиболее характерными особенностями лесной зоны Западной Сибири являются сильная заболоченность её территории и равнинность. Леса занимают около 40 % общей площади зоны, остальная часть представлена болотами и сельскохозяйственными угодьями. В составе лесной зоны выделяют подзоны *северной, средней, южной тайги* и *подтайги* (подзона осиново-берёзовых, или мелколиственных листопадных, лесов). Иксодовые клещи встречаются, начиная с подзоны средней тайги (см. цв. I, рис. 1).

В подзоне средней тайги, в пределах рассматриваемой территории выделяют провинции:

1) **Кондинское левобережье (9)** – бассейны левых притоков рек Конды, Пелыма и Тавды, с востока ограничена долинами Иртыша и Оби (включает северную часть Кондинского района ХМАО-Югра). Характеризуется гривисто-западинным рельефом, обилием озёр, соров и болот, островными сосновыми лесами с примесью ели, кедра и пихты.

2) **Приобская провинция (10)** занимает центральные участки Западно-Сибирской равнины, пересекаемые средним течением р. Оби и низовьями крупных её притоков. Правобережная часть провинции (правобережье Оби пределах Сургутского и Нижневартовского районов ХМАО-Югра и Александровского района Томской области) представлена холмистой равниной с обширными зарослями сосновых, елово-пихтово-кедровых и сосново-лиственничных лесов на склонах холмов. Левобережная часть (Кондинский и Октябрьский районы ХМАО-Югра) отличается большей равнинностью, для неё характерны смешанные сильно заболоченные елово-пихтово-кедровые леса, сосновые боры, на месте гарей и вырубок – берёзово-осиновые леса.

3) **Вах-Тымская провинция (11)** занимает обширную территорию между Обью и Енисеем. Включает южную часть Нижневартовского района ХМАО–Югра и правобережные части Александровского, Каргасокского и Парабельского районов Томской области. Сильно заболоченная равнина с широкими речными долинами. Заболоченные елово-пихтово-кедровые леса чередуются с чистыми сосновыми борами и вторичными берёзовыми и осиновыми лесами.

В подзоне южной тайги выделяют пять провинций:

1) **Приуральская провинция (12)** – ограничена восточным склоном Уральского хребта и долинами рек Тавды и Тобола. В пределах Западной Сибири находится крайняя юго-восточная часть провинции, включающая северные части Нижнетавдинского и Ярковского районов Тюменской области. Характеризуется обширными таёжными массивами (сосново-елово-пихтовыми), переходящими на юге в берёзово-осиновые леса; озёр мало, наиболее заболочена территория в бассейне Тавды.

2) **Кондо-Тавдинская провинция (13)** – занимает Кондо-Тавдинское понижение (к югу от р. Конды, между Иртышом и Тавдой); включает левобережные части Тобольского и Уватского районов Тюменской области. Равнинная, сильно заболоченная территория, богатая заросшими озёрами («сорами»), хвойными лесными массивами урманного типа и чистыми березняками.

3) **Тоболо-Иртышская провинция (14)** – занимает Тоболо-Иртышское междуречье, включая соответствующие части Тюменской (в пределах Тобольского, Вагайского и Ярковского районов) и Омской (Усть-Ишимский, Тевризский, северная часть Большеуковского, правобережные части Знаменского и Тарского районов, северная часть Седельниковского района) областей. Смешанная тайга (вторичные берёзово-осиновые леса с участками хвойников), сосновые боры, обширные поймы рек. Наиболее заселённая территория Западно-Сибирской равнины.

4) ***Васюганье (15)*** – наиболее заболоченная часть Сибири, занимающая Обь-Иртышское междуречье к северу от Барабинской низменности. Включает территории Тюменской (части Тобольского и Уватского районов на правобережье Иртыша) и Томской областей (левобережье Оби: Каргасокский, Парабельский, Чаинский, Бакчарский, Шегарский районы, западные части Молчановского и Колпашевского районов). Типичными насаждениями васюганской тайги являются елово-кедрово-пихтовые и сосновые леса с участками березняков и осинников на старых гарях. Болота занимают более 70 % площади провинции и представлены рядами и гальями (гипновые и сфагновые болота).

5) ***Кеть-Чулымская провинция (16)*** – включает восточные районы Томской области, расположенные на правобережье Оби (Колпашевский, Парабельский, Молчановский, Верхнекетский, Тегульдетский районы, а также северная часть Асиновского района). Холмистая равнина с гривами, пихтово-елово-сосновой тайгой с крупными массивами чистых кедровники и сосновых боров, вторичными берёзово-осиновыми лесами или чистыми березняками.

В подтайге выделяют четыре провинции:

1) ***Затобольская провинция (17)*** – левобережье Тобола, включает Тюменский, Исетский, часть Ялуторовского районов Тюменской области, а также Курганскую область. Плосковсхолмлённая равнина с болотами, озёрами с зыбунами и рядами по берегам, на водораздельных участках – берёзовые и осиновые леса (иногда с примесью липы), чистые сосняки, островные елово-пихтовые леса.

2) ***Ишимская провинция (18)*** – занимает междуречье Тобола и Иртыша в пределах Тюменской (Ялуторовский, Ярковский, Ишимский, Заводоуковский, Голышмановский, Аромашевский, Вагайский, Сорокинский, Аббатский, Викуловский районы) и Омской (Большеуковский, левобережная часть Знаменского и Тарского районов, Колосовский, северные части Крутинского, Тюкалинского и Большереченского районов)

областей. Территория характеризуется однообразными природными условиями, большой заболоченностью (наряду со сфагновыми появляются тростниковые и осоково-травяные болота) и разобщённостью лесных насаждений.

3) **Барабинская провинция (19)** – «северная Бараба», занимает часть Обь-Иртышского междуречья (часть бассейна р. Тары, верховья рек Тартаса и Оми, междуречье Шегарки и Оби). Включает восточные районы Омской (правобережная южная часть Тарского, южная часть Седельниковского, Муромцевский районы) и значительную часть Новосибирской (Кыштовский, Северный, Куйбышевский, Колыванский районы, северные части Усть-Таркского, Венгеровского, Убинского, Каргатского и Чулымского районов) областей. Рельеф гривистый, с понижениями. Ярко выражено чередование высокоствольных осиново-берёзовых (часто островных) лесов с гипновыми и осоковыми болотами. Характерно наличие значительных по площади осоково-тростниковых займищ, приуроченных к западинам.

4) **Заобская провинция (20)** занимает незначительную площадь на правобережье Оби, в которую входят часть междуречий Оби, Томи и Чулыма (Томская область: Молчановский, Кривошеинский, Томский, Асиновский, Зырянский, район). В природном отношении занимает переходное положение между Западно-Сибирской равниной и Алтае-Саянскими горами. Рельеф сильно всхолмлён. Древесная растительность представлена сомкнутыми высокоствольными ельниками, редкостойными березняками паркового типа, окультуренными кедровниками.

**Лесостепная зона.** Простирается от предгорий Урала до предгорий Салаира. Для лесостепи Западной Сибири характерно сочетание осиново-берёзовых колков со степными участками, обилие болот (особенно в Обь-Иртышском междуречье) и сильная засоленность территории. В равнинной части лесостепная зона подразделяется на *подзоны северной и южной лесостепи*, в составе которых выделяют три провинции:

1) **Тобольская лесостепь (21)** – в пределы Западной Сибири входит лишь северо-восточная часть этой провинции, относящаяся к Тюменской области (междуречье рр. Исеть и Тобол – западная часть Упоровского и южная Ялуторовского районов). Плоская заболоченная равнина; древесная растительность представлена сосновыми лесами с берёзой и осиной или чистыми сосновыми борами.

2) **Ишимская лесостепь (22)** – занимает большую часть западносибирской лесостепи от Тобола до Иртыша, включает юг Тюменской области (северная лесостепь: южные части Заводоуковского, Омутинского, Голышмановского, Ишимского районов, а также Армизонский, Сладковский, Бердюжский, Казанский районы) и западные районы Омской области (северная лесостепь: Называевский, Крутинский, Тюкалинский, Саргатский, южная часть Большереченского и северная часть Любинского районов; южная лесостепь: южная часть Любинского района, Москаленский, Исилькульский, Марьяновский, Щербакульский, Азовский, Таврический, Павлоградский районы; северные части Нововаршавского и Черлакского районов). Характерна небольшая расчленённость и гривно-озёрный (или гривно-ложбинный) характер рельефа. Западины заболоченные, с множеством крупных солёных озёр, расположенных либо в ложбинах (Тобол-Ишимское междуречье), либо в озёрных низинах (Ишим-Иртышское междуречье). Много пойменных и суходольных лугов. Для междуречий северной части Ишимской лесостепи характерны займища и болота.

3) **Барабинская лесостепь, или Бараба (23)** располагается в Обь-Иртышском междуречье в пределах восточной части Омской области (северная лесостепь: Нижнеомский, Горьковский районы; южная лесостепь: Калачинский, Кормиловский, районы, северная часть Оконешниковского) и большей части Новосибирской области («Центральная Бараба»: южные части Усть-Таркского, Венгеровского, Убинского, Каргатского, Чулымского и Коченевского районов, Татарский, Чановский, Барабинский районы). Обводнёность территории

выше, чем в Ишимской лесостепи, много озёр и болот, рек с притоками (Омь, Каргат, Чулым, Карасук). Озёра мелководные, на севере пресные, на юге – минерализованные. Большая часть Барабинской лесостепи сильно заболочена (25–35 %) и засолена и представляет собой займищно-лугово-солончаковую лесостепь. Большие площади заняты разнотравными лугами.

Лесостепные приобские территории по левобережью и правобережью Оби в пределах юго-восточной части Новосибирской области и северо-восточной части Алтайского края входят в состав **Приобской провинции (24)** лесостепной зоны Западной Сибири. Эта провинция характеризуется более всхолмлённым (особенно в восточной части) рельефом, хорошим обводнением (за счёт Оби и её многочисленных притоков) и более влажным, по сравнению с остальной лесостепью, климатом. Большие площади её заняты сосновыми ленточными борами и островными лиственными или смешанными лесами (берёзовыми и осиновыми или берёзовыми с сосной).

**Степная зона** в пределах Западной Сибири представлена подзоной *разнотравно-дерновинно-злаковых*, или *разнотравно-типчаково-ковыльных степей*. Характеризуется почти полным отсутствием древесной растительности и меньшим, по сравнению с лесостепью, разнообразием видов трав. Мелкие, сильно разреженные берёзовые колки сохранились лишь местами, занимая, в общей сложности, не более 2,5 % всей площади зоны. В некоторых районах до 5 % территории занято лесозащитными полосами. Большая часть западносибирских и североказахстанских разнотравно-типчаково-ковыльных степей распахана. В пределах степной зоны Западной Сибири выделяют две провинции:

1) **Прииртышская степь (25)** занимает небольшую территорию Ишим-Иртышского междуречья, прилегающую к Иртышу (южная часть Омской области: Русско-Полянский, Одесский, Полтавский районы, южная часть Нововаршавского района); основная её часть входит в пределы Казахстана. В настоящее время типичные ковыльные и злаково-типчаковые

степи почти полностью распаханы (на долю пашен приходится около 90 % площади); в северной части провинции встречаются небольшие участки разреженных берёзовых колков и ивовых кустов.

2) **Кулундинская степь (26)** занимает территорию Обь-Иртышского междуречья южнее Барабы, включая изолированный юго-восточный участок Омской области (граница Оконешниковского и Черлакского районов), юго-западные районы Новосибирской области и Алтайского края. Западная часть провинции на границе Омской и Новосибирской (Карасукский, Краснозерский, Баганский районы) областей характеризуется большим количеством озёрных котловин и понижений, вытянутых по направлению к Иртышу, и относится к *подзоне сухих степей*. Большинство озёр Кулундинской степи солёные или горько-солёные.

В пределы Западной Сибири входит также часть **Алтае-Саянской горной страны**, включающая горы Алтая, Салаира и западные склоны Кузнецкого Алатау (Западная Сибирь ..., 1963).

Северо-западную окраину этой страны занимает **Салаирский кряж (31)**. Западная часть его граничит с лесостепью Западно-Сибирской равнины и относится к Новосибирской области (Тогучинский, Маслянинский районы); восточная примыкает к лесостепи **Кузнецкой котловины (32)** и относится к Кемеровской области. Салаирский кряж имеет значение климатического барьера, хотя рельеф Салаира отличается сравнительно плоскими сглаженными формами и редким расчленением. В его пределах берут начало многие реки, принадлежащие к бассейну Оби. По его восточному склону стекают притоки р. Ини, а реки западного склона относятся к системам рр. Бердь и Чумыш. По характеру климата Салаир резко отличается от территорий, лежащих к западу и востоку от него. Растительный покров Салаирского кряжа представлен двумя основными типами лесов: черневыми пихтово-осиновыми лесами с высокотравьем и подлеском из рябины, черёмухи, жёлтой

акации, калины, красной смородины и других кустарников (черневая тайга) и разнотравными берёзово-лиственнично-сосновыми парковыми лесами. По террасам рек распространены массивы сосновых боров, в долинах рек – елово-пихтовые заболоченные леса. В переходной полосе предгорий вдоль восточного склона Салаира развиты берёзовые и осиново-берёзовые леса лесостепного типа, остепнённые суходольные луга, а на южных склонах появляются фрагменты степной растительности.

**Алтай** – самое западное звено горных поднятий юга Сибири. На северо-западе он примыкает к Западно-Сибирской равнине, на западе к Центрально-Казахстанскому мелкосопочнику, а со всех остальных сторон непосредственно связан с горными районами. В южной части Алтая хребты протягиваются преимущественно в широтном направлении; осевую линию составляют Южно-Чуйский и Катунский хребты. В северной части Алтая направление хребтов меняется, приближаясь к меридианальному. Водоразделом между Катунью и системой Чулышман – Бия служат Курайский, Айгулакский, Сумультинский хребты и хребет Иолго. К западу от Катунь расположены Семинский, Чергинский, Ануйский и Башчелакский хребты. Для современного рельефа Алтая характерно сочетание горных хребтов с обширными, со всех сторон окруженными горами, слабовсхолмлёнными пространствами, представляющими собой межгорные котловины (Чуйская, Курайская, Уймонская, Канская, Улаганская) и плоскогорья (Чулышманское и Укок).

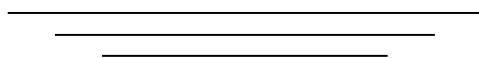
Растительный покров Алтая отличается большой сложностью и богатством состава. Здесь ясно проявляется вертикальная поясность: хорошо выражены степной, лесной и альпийский пояса.

*Степи* представлены большим количеством формаций. Опустыненные степи занимают большие площади на юго-востоке Алтая (в Чуйской степи); формации настоящих степей характерны для долин рек и островных степей центральной части Алтая, луговые степи наиболее широко

распространены в предгорьях. В настоящее время большие площади степей распаханы.

Более половины территории Алтая занимают леса. На северо-востоке и западе горной страны, в районах повышенного увлажнения, наиболее широко развита формация *черневой тайги* и её производных – берёзово-осиновые и осиновые леса. В этих же районах на верхних частях склонов развиты кедровые и пихтово-кедровые леса. На остальной территории Алтая темнохвойные леса или занимают верхние склоны (кедровые леса), или образуют прирусловые заросли по долинам рек (ельники), на основной же части склонов абсолютно доминируют лиственничные леса (как парковые с травяным покровом, так и леса с различно выраженным кустарниковым подлеском). В зависимости от географического положения горных хребтов верхняя граница леса проходит на высоте от 1700 до 2000 м над ур. м. На большей части территории Алтая её образует кедр, а на юго-востоке – лиственница. Нижняя граница леса на севере и западе Алтая проходит на высоте 300–500 м над ур. м.

В пределах лесного и степного поясов на более увлажнённых участках или на месте уничтоженного леса возникает луговая растительность, относящаяся к остепнённым, настоящим или лесным суходольным и низинным заболоченным лугам. Наибольшие площади первичных лугов связаны с высокогорным поясом (субальпийские луга).



## 2. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Единый взгляд на место и таксономический ранг клещей среди других групп паукообразных животных (Arachnida) отсутствует. В настоящее время большинство акарологов признает существование трёх отрядов клещеобразных животных, которых часто объединяют в подкласс Acari (Krantz, 1978; Evans, 1992; Walter et al., 1996; Walter, Proctor, 1999):

1) Opilioacariformes – клещи-сенокосцы (известно около 20 видов);

2) Acariformes – акариформные клещи (известно более 30 тыс. видов);

3) Parasitiformes – паразитиформные клещи (более 10 тыс. видов).

Ю.С. Балашов (2009), а вслед за ним и мы придерживаемся данной макросистемы. Иксодовые клещи относятся к отряду Parasitiformes; подотряду Metastigmata (Ixodides); надсемейству Ixodoidea; семейству Ixodidae. По последним данным систематики, в семействе Ixodidae выделяют несколько подсемейств (Балашов, 2009). Из них с млекопитающими и птицами связаны представители четырёх подсемейств: Ixodinae (включает один род *Ixodes*); Amblyomminae (род *Amblyomma*), Haemaphysalinae (род *Haemaphysalis*), Rhipicephalinae (включает пять родов – *Rhipicephalus*, *Boophilus*, *Dermacentor*, *Anomalohimalaya*, *Hyalomma*).

Все иксодиды являются высокоспециализированными паразитами наземных позвоночных животных, в первую очередь млекопитающих и птиц. Согласно классификации Ю.С. Балашова (1982), иксодовые клещи принадлежат к экологической группе временных паразитов с длительным питанием.

## 2.1. Жизненные циклы, типы паразитизма и фауна иксодовых клещей Западной Сибири

### 2.1.1. Жизненные циклы

Жизненный цикл иксодовых клещей складывается из фаз яйца, личинки, нимфы и имаго. Все активные фазы (личинка, нимфа, имаго) являются кровососущими. Они питаются однократно. Каждое питание, в зависимости от видовой принадлежности, климатических условий, сезонных особенностей и ряда других показателей, занимает несколько суток (как правило, 3–6 сут. – у личинок и нимф и 3–12 сут. – у самок) и сопровождается многократным увеличением размеров тела (Балашов, 1998). Иногда сроки питания самок увеличиваются до 14–22 дней (Богданов, 2004). Питание обеспечивает линьку на следующую фазу развития или яйцекладку. Величина кладки существенно варьирует у разных видов (от 800–1000 до 10–20 тыс. яиц) и зависит от полноты напитывания самки, т. е. от количества поглощённой крови (Балашов, 1998).

По числу сменяемых хозяев и месту линьки жизненные циклы клещей подразделяются на одно- двух- и трёххозяиные:

- однохозяиный цикл – на теле одного хозяина завершаются три питания и две линьки (нападают голодные личинки и отпадают только напитавшиеся самки);
- двуххозяиный цикл – на теле первого хозяина завершаются два питания и одна линька (нападают голодные личинки, которые, напитавшись, здесь же линяют на нимфу; последняя питается и после насыщения отпадает), в почве сытая нимфа линяет на имаго; на теле второго хозяина завершается только один цикл питания (нападают голодные имаго, которые после насыщения отпадают в подстилку);
- трёххозяиный цикл – каждая фаза развития клещей (личинка, нимфа, имаго) питается на теле «своего»

хозяина и после завершения питания отпадает во внешнюю среду, проходя дальнейшее развитие в почве, растительной подстилке или норах (гнездах) хозяев.

Первые два типа жизненных циклов характерны преимущественно для клещей, паразитирующих на копытных (рр. *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Boophilus*). Трёххозяинный цикл развития характерен для большинства видов иксодовых клещей, в частности для всех иксодид Западной Сибири.

### 2.1.2. Типы паразитизма

У иксодовых клещей различают два основных типа жизненных форм, или два типа паразитизма, отличающихся по месту встречи голодной особи клеща с хозяином и месту её отпадения после насыщения (Балашов, 1967; 1998): пастбищные (пастбищно-подстерегающий тип паразитизма) и гнездово-норовые клещи (гнездово-норный, или убежищный тип паразитизма).

Большинство иксодовых клещей Западной Сибири относится к группе пастбищных клещей, у которых голодные особи нападают на хозяев вне убежищ, подстерегая их среди растительности. Личинки и нимфы большинства видов пастбищных иксодид (представители родов *Ixodes*, *Dermacentor*, *Haemaphysalis*) питаются на мелких млекопитающих и (или) птицах, экологически связанных с приземным ярусом, а взрослые клещи (самки, самцы) паразитируют на млекопитающих и (или) птицах среднего и крупного размера. Самцы пастбищных клещей р. *Ixodes* – факультативные гематофаги (способны питаться кровью, но могут и не питаться вообще), самцы клещей других родов – облигатные гематофаги (питание кровью необходимо для сперматогенеза и спаривания). У клещей р. *Ixodes* встреча полов и оплодотворение происходит как на растительности, так и на теле хозяина; у клещей рр. *Dermacentor*, *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus* – только на теле хозяина. Среди

пастбищных иксодовых клещей встречаются все варианты жизненных циклов (одно-, двух- и трёххозяинные).

Места локализации имаго, личинок и нимф на теле хозяев отличаются: на теле млекопитающих обычные места локализации имаго – шея, грудь, голова, область лопаток, подмышечные впадины передних ног, реже – пах; личинок – уши, кожа вокруг глаз и носа; нимф – голова, шея, реже – грудь, подмышечные впадины; на теле птиц все фазы развития клещей обычно локализуются на птерилиях (участки кожи, покрытые контурными перьями) головы и шеи; личинки – преимущественно около глаз.

У гнездово-норовых клещей голодные особи нападают на хозяев-прокормителей в норах и гнёздах, где и протекает их дальнейшее развитие. Все фазы развития паразитируют на мелких или средних млекопитающих (грызуны, насекомоядные, хищные), или птицах. Самцы гнездово-норовых иксодид на хозяевах практически не встречаются, им свойственна афагия; встреча полов и оплодотворение происходит в убежищах или гнёздах хозяев. Обычные места локализации имаго на теле млекопитающих – голова, шея, бока, область лопаток; личинок и нимф – уши, участки кожи вокруг глаз и носа; у птиц все фазы локализуются преимущественно в области головы и шеи. Все гнездово-норовые клещи по типу развития являются трёххозяинными.

Для некоторых видов иксодовых клещей нет однозначной трактовки типа паразитизма. К таким видам относится, в частности, *Ixodes trianguliceps*. Это наиболее древний представитель Ixodidae в Западной Сибири – реликт третичной (или более древней) фауны (Померанцев, 1948). Для него характерно обитание в лесной подстилке, слабая связь с травяным ярусом и способность к гнездово-норовому типу паразитирования. На основании данных о реликтовом происхождении этого вида И.И. Богданов еще в 60-х годах прошлого столетия высказал мнение, что жизненную схему *I. trianguliceps* следует считать исходной для остальных представителей семейства Ixodidae,

у которых на её основе сформировались либо пастбищно-подстерегающий, либо гнездово-норовый типы паразитизма (Богданов, 1962). Н.А. Филиппова (2011) считает, что *I. trianguliceps* имеет примитивный пастбищный паразитизм, характеризующийся «таксономическими, паразито-хозяйными, биотопическими и зоогеографическими связями, носящими архаические черты» (с. 170). По мнению других авторов (Высоцкая, 1951; Никитина, 1960; цит. по: [Давыдова, Лукин, 1969]; Балашов, 1997), а также по данным наших наблюдений, *I. trianguliceps* в своём жизненном цикле сочетает черты пастбищно-постерегающего и убежищного паразитизма и может быть отнесён к группе клещей со смешанным типом паразитизма (по классификации Н.А. Филипповой (2011) – «пастбищно-норный»): жизнь всех активных фаз развития этих клещей проходит в приземном ярусе растительности (не выше 10 см) и связана с мелкими млекопитающими (грызунами и насекомоядными) и, вероятно, с их гнёздами. Самцы клещей этого вида отмечались нами преимущественно в гнёздах, на теле хозяина регистрируются крайне редко; самки, личинки и нимфы встречаются как на теле зверьков, так и в их гнёздах.

Как и все паразитические организмы, иксодовые клещи делятся на три основные группы по степени специфичности связи с хозяином (Балашов, 1982): моногостальные – узко специализированы к паразитированию на одном виде хозяина; олигогостальные – тесно связаны с систематически или экологически близкими видами хозяев-прокормителей, относящихся, как правило, к одному, реже двум, родам; полигостальные – имеют широкий круг хозяев, иногда филогенетически очень далёких друг от друга.

Большинство видов иксодовых клещей являются полигостальными, некоторые – олигогостальными (преимущественно гнездово-норовые клещи, а также пастбищные с двуххозяиным циклом развития) и лишь единичные виды (также из экологической группы убежищных членистоногих) – моногостальные.

### 2.1.3. Фауна иксодовых клещей Западной Сибири

Мировая фауна сем. Ixodidae насчитывает более 700 видов в составе 12–13 родов; из них на территории России встречается около 60 видов в составе пяти родов (Балашов, 1998). В Западной Сибири, в её географических границах (от Урала до Енисея и на юг до Алтая и Казахского мелкосопочника), отмечают 12 видов, для которых доказано существование местных популяций (табл. 1).

Кроме них отмечают еще 16–17 видов, экзотических по отношению к местной фауне – их единичные находки носят случайный, большей частью заносной характер (Гибет, Никифоров, 1959; Попов, 1962; Беззубова, 1965; Сапегина, Равкин, 1969; Давыдова, Лукин, 1969; Малюшина, 1966; 1967; 1983; Федоров, 1963, 1970; Нецкий и др., 1966; Столбов и др., 1966; Коклягина, 1967; Алифанов и др., 1970; 1973; 1974; Иванов, 1971; Богданов, 1999; 2003; 2008; Богданов и др., 2010; Романенко, 2004; 2009а; Романенко, Чекалина, 2004; Ливанова и др., 2011; Природно-очаговые инфекции ..., 2012). И.И. Богданов (2008) систематизировал находки этих видов и проанализировал возможные пути их заноса в Западную Сибирь.

*Ixodes ricinus* L., 1758 (европейский лесной клещ) – широко распространенный европейский вид, с трёххозяинным циклом развития и пастбищно-подстерегающим типом паразитирования (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Известны единичные находки на востоке Курганской области (Макушинский район; Гибет, Никифоров, 1959) и на севере Омской области (Тарский район; Федоров, 1963). В последнем случае были найдены все фазы развития клещей этого вида, что позволяет предположить возможность (в случае заноса, например, со скотом) формирования временных микропопуляций, существующих весьма непродолжительное время.

*Ixodes redicorzevi* Olenov, 1927 – распространён в юго-восточной Европе, Средней Азии, на Ближнем Востоке; трёххозяинный паразит грызунов и насекомыхядных, реже птиц, со

Таблица 1

### Иксодовые клещи Западной Сибири: видовой состав и распространение (собственные и литературные данные)

№ п/п	Название видов клещей	Тип паразитизма	Административная территория <sup>1</sup>					
			1	2	3	4	5	6
1.	<i>Ixodes persulcatus</i> P. Sch. 1930 – таёжный клещ	пастбищно-подстерегающий	+	+	+	+	+	+
2.	<i>Ixodes pavlovskyi</i> Pom., 1946	пастбищно-подстерегающий	–	–	+	+	+	+
3.	<i>Ixodes trianguliceps</i> Bir. 1895	смешанный («пастбищно-норный»)	+	+	+	+	+	+
4.	<i>Ixodes apronophorus</i> P. Sch., 1924	гнездово-норный	+	+	+	+	+	+
5.	<i>Ixodes crenulatus</i> Koch, 1844	гнездово-норный	(+)	+	+	+	+	+
6.	<i>Ixodes lividus</i> Koch, 1894	гнездово-норный	+	+	+	+	н.д.	н.д.
7.	<i>Dermacentor reticulatus</i> Fabr., 1894 – луговой клещ	пастбищно-подстерегающий	+	+	+	+	+	+
8.	<i>Dermacentor marginatus</i> Shulz., 1776 – степной клещ	пастбищно-подстерегающий	+	+	+	–	+	+
9.	<i>Dermacentor silvarum</i> Olenov, 1931 – лесостепной клещ	пастбищно-подстерегающий	–	–	+	+	+	+
10.	<i>Dermacentor nuttalli</i> Olenov, 1929	пастбищно-подстерегающий	–	–	–	–	–	+
11.	<i>Haemaphysalis concinna</i> Koch, 1844	пастбищно-подстерегающий	–	–	–	(+)	+	+
12.	<i>Haemaphysalis pospelovaeshstromae</i> Hoog., 1966	пастбищно-подстерегающий	–	–	–	–	–	+

**Примечания:**

<sup>1</sup>Административные территории: 1 – Тюменская область (включая территорию ХМАО); 2 – Омская область; 3 – Новосибирская область; 4 – Томская область; 5 – Алтайский край; 6 – Республика Алтай;

«+» точно установленное обитание вида на территории; «–» вид на территории отсутствует; «(+)-» находки требуют уточнения; н.д. – нет данных (по: Федоров Ю.В., 1958; Попов, 1962; Коклягина, 1963; 1967; Беззубова, 1965; Дроздова, 1967; Давыдова, Лукин, 1969; Малюшина, 1967; 1983; Алифанов и др., 1970; Иванов, 1971; Сапегина, 1972; Богданов, 1999; 2000; 2001; 2005; Богданов и др., 2010; Романенко, Чекалина, 2004; Романенко, 2009а; Ливанова и др., 2011; Малькова и др., 2012; Природно-очаговые инфекции ..., 2012).

смешанным (гнездово-норовый / пастбищно-подстерегающий) типом паразитизма (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Найдена одна самка в Новокузнецком районе Кемеровской области

(Попов, 1952). Вероятно, имел место занос птицей с мест зимовки. Впоследствии не обнаруживался.

*Ixodes laguri* Olenov, 1929 – широко распространён на юге Европы, в Казахстане, Центральной Азии. Гнездово-норовый паразит грызунов (связан с гнёздами степной пеструшки и некоторых других степных видов грызунов) с трёххозяинным циклом развития (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Единичные находки известны на юге Омской области (Одесский и Черлакский районы; Фёдоров, 1963) и на юге Алтайского края (Рубцовский район; Коклягина, 1963; 1967). Вероятно, эта территория является самой северной частью видового ареала *I. laguri*.

*Ixodes frontalis* Panz., 1798 – распространён в Северной Африке, Западной и Центральной Европе, на юго-западе России, и в Туркмении; трёххозяинный паразит с пастбищно-подстерегающим типом паразитирования; все фазы развития питаются на птицах, (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). В Западной Сибири единичные находки этого вида известны на воробьинообразных птицах в северной лесостепи Новосибирской (Рузский, 1929) и Курганской (Филиппова, 1977) областей (занос с перелётными птицами).

*Ixodes vespertilionis* Koch, 1844 – Средняя и Южная Европа, Ближний и Средний Восток, юго-запад России, Кавказ, Средняя Азия, Китай, Корея, Япония (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Специфический гнездово-норовый паразит летучих мышей (Chiroptera). Несколько экземпляров этого вида обнаружено М.Д. Рузским (1929) в северной лесостепи Новосибирской области (Барабинский район) на летучих мышах (вид не указан). Впоследствии не обнаруживался. В 1989–1992 гг. нами проводилось выборочное акарологическое обследование летучих мышей в Тарском районе Омской области (двухцветный кожан *Vespertilio murinus* L., единично – северный кожанок *Eptesicus nilssoni* Keys. et Blas) и в Маслянинском районе Новосибирской области (ночницы водяная *Myotis daubentoni* Kuhl. и прудовая *Myotis dasycneme* Voie). Иксодовые клещи

обнаружены не были. Поскольку паразитологическое обследование летучих мышей в Западной Сибири проводится лишь от случая к случаю, нельзя исключать возможность существования местных популяций этого вида, которые могут быть выявлены при проведении систематических исследований паразитофауны рукокрылых. На такую вероятность указывают единичные находки этого вида иксодид на летучих мышах Южного и Среднего Урала (Орлова, 2013).

*Ixodes berlesei* Vir., 1895 – Кавказ, горы Средней Азии, Казахстана, Южной Сибири, Непал; гнездово-норовый паразит птиц, гнездящихся на скалах (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Найден М.Д. Рузским (1929) в северной лесостепи Новосибирской области (Барабинский район), вид хозяина не указан. По данным И.И. Богданова (2008), несколько сытых личинок находили также в гнезде городской ласточки (*Delichon urbica* L.) на скалах по левому берегу Енисея вблизи Дивногорска (Красноярский край).

*Ixodes kazakstani* Olenov et Sorokoumov, 1934 – обитатель тугайных и долинных широколиственных лесов и пойм рек Казахстана и Киргизии в предгорьях и низкогорьях (вертикальный диапазон распространения от 500 до 1650 м над ур. м.); трёххозяинный, с пастбищно-постерегающим типом паразитирования (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Хозяевами имаго служат заяц-толай (*Lepus tolai* Pall.) и фазан (*Phasianus colchicus* L.), преимагинальные фазы прокармливаются на мышевидных грызунах (мыши, сони, хомячки), обитающих в биотопах, свойственных данному виду (Филиппова, 1977). По данным И.И. Богданова (2008), в 1960-е годы несколько экземпляров имаго *I. kazakstani* было поймано на флаг с растительности в Алтайском крае (Рубцовский район, пойма р. Алей).

*Haemaphysalis parva* Neum., 1897 – южная Европа (в том числе юг Европейской части России), Кавказ, Турция, Ближний Восток, Иран, Туркмения, Таджикистан; трёххозяинный паразит с пастбищно-постерегающим типом паразитирования, имеющий широкий круг прокормителей среди млекопитающих

и птиц (Филиппова, 1977; Колонин, 1981). Единичная находка нимфы отмечена на птице (вид не указан) в окр. г. Омска (Фёдоров, 1963).

*Haemaphysalis japonica douglassi* Nut. et Warb., 1915 – Китай, Корея, в России – Дальний Восток; трёххозяинный паразит с пастбищно-подстерегающим типом паразитирования (Колонин, 1978; Филиппова, 1997). Паразитирует преимущественно на крупных и средних млекопитающих, на мышевидных грызунах и мелких насекомоядных встречается редко. Одна самка найдена среди клещей, собранных со скота в предгорной лесостепи Алтая (Бийский район Алтайского края; Алифанов и др., 1970); очевидно, был занос сытой нимфы.

*Haemaphysalis punctata* Can. et Fanz., 1877 – почти вся Европа (включая юг Европейской части России), предгорья и низкогорья Средней Азии и Казахстана, север Африки, Кавказ, Иран, Турция; трёххозяинный паразит млекопитающих (имаго и преимагинальные фазы) и птиц (преимущественно преимагинальные фазы); тип паразитирования пастбищно-подстерегающий (Колонин, 1978; Филиппова, 1997). В незначительном количестве найден в предгорной лесостепи Алтая (Бийский, Поспелихинский, Рубцовский, Змеиногорский районы Алтайского края; Алифанов и др., 1970). Данная территория находится вблизи крайнего северо-восточного участка ареала вида в предгорьях Западного и Южного Алтая.

*Dermacentor niveus* Neum., 1897 – распространение приурочено к поймам больших и малых рек аридных территорий от Кавказа до Монголии и Тибета, включая Среднюю Азию, Южный Казахстан, юг Европейской части России; трёххозяинный паразит крупных (имаго) и мелких (нимфы, личинки) млекопитающих с пастбищно-подстерегающим типом паразитирования (Колонин, 1984; Филиппова, 1997). Тяготеет к биотопам с повышенным увлажнением (тугайные леса, кустарниковые заросли и пойменные луга аридной зоны). В прошлом единично отмечался в Новосибирской области: Барабинский (Рузский, 1946) и Тогучинский (одна самка снята с человека; Федоров,

1963) районы. Но, И.И. Богданов (2008), учитывая морфологическую близость данного вида к обычному здесь *D. marginatus*, полное несоответствие мест находок типичным для этого вида местообитаниям, и крайне малую вероятность заноса, считает эти находки ошибкой определения.

***Rhipicephalus sanguineus*** Latr., 1806 (иногда его называют «собачий клещ») – специфический паразит домашней собаки (*Canis familiaris* L.), имеющий очень широкое распространение от Южной Европы на восток до Японии (включая юг Европейской части России, Казахстан и Среднюю Азию), а также вся Африка, тропическая Азия, Австралия, Америка (от юга Канады до Аргентины); находки за пределами ареала почти всегда связаны с завозом на собаках. Трёххозяинный, пастбищно-подстерегающий. Кроме собак встречается на ряде видов крупных и мелких млекопитающих, но собаки служат прокормителями всех стадий развития (Колонин, 1984; Филиппова, 1997). В Западной Сибири отмечен М.Д. Рузским (1929) на кроликах, живущих в полудиком состоянии на территории курорта «Карачи» (Новосибирская область), а также В.Г. Фёдоровым (1963) на собаке в г. Омске (самка и самец).

***Rhipicephalus turanicus*** Rom., 1940 – вид, близкий к предыдущему, но связан преимущественно с крупными млекопитающими. Южная Европа, юго-запад Европейской части России, Кавказ, Средняя Азия, Казахстан, Северная Африка (Колонин, 1984). Одна самка найдена В.Г. Фёдоровым (1963) в Тюменской области (Аббатский район) на скоте (очевидно, завоз со скотом).

***Rhipicephalus schulzei*** Olenov, 1931 – типичный обитатель пустынь, полупустынь и сухих степей от Ирана до западного Китая, включая Казахстан и Среднюю Азию. Гнездовноровый паразит грызунов (преимущественно сусликов р. *Spermophilus*). Обнаружен в прилегающих районах Северного Казахстана (Жмаева, Пчелкина, 1964). Очевидно, северная граница ареала проходит вблизи южной границы Западно-Сибирской низменности, а местами, возможно, заходит за неё.

*Rhipicephalus bursa* Can. et Fan. 1877 – Южная Европа, включая юг Европейской части России, Ближний Восток, Кавказ, Средняя Азия, Северная Африка. Двуххозяинный, пастбищно-подстерегающий (по классификации Н.А. Филипповой (2011) – «пастбищно-стойловый») паразит крупного рогатого скота (Колонин, 1984; Филиппова, 1997). Единственная находка в регионе известна из северной лесостепи Курганской области на корове (Кочетков, 1935). Занос со скотом.

*Hyalomma scupense* Sch., 1918 – Южная Европа, включая Европейскую часть России на север до Саратовской и Оренбургской областей, Кавказ, Казахстан, Средняя Азия, Западный Китай. Однохозяинный, пастбищно-подстерегающий («пастбищно-стойловый») паразит крупного рогатого скота (Колонин, 1983). Известен случай массового завоза клещей *Hl. scupense* с партией лошадей из Тянь-Шаня в г. Томск в 1944 г., а также в Новосибирскую область (Попов, 1962).

*Hyalomma marginatum* Koch, 1844 – Южная Европа, включая юг Европейской части России, Кавказ, Западный Казахстан. Двуххозяинный, пастбищно-подстерегающий паразит. В отличие от других клещей р. *Hyalomma*, преимагинальные стадии *Hl. marginatum* питаются на птицах и грызунах, а имаго – на копытных (Колонин, 1983). По данным И.И. Богданова (2008), известны находки одной личинки и четырёх нимф на птицах в предгорьях Северо-Восточного Алтая (очевидно, занос птицами с мест зимовок).

Все указанные находки экзотических для Западной Сибири видов иксодовых клещей И.И. Богданов (2008) объединил в четыре группы:

1) виды, границы ареалов которых проходят в непосредственной близости от нашего региона (пастбищные *I. kazakstani* и *H. punctata*; гнездово-норовые *I. laguri* и *Rh. schulzei*);

2) виды, для которых возможно существование локальных местных популяций, но хозяева их на территории Западной Сибири либо редки, либо мало изучены (гнездово-норовые *I. berlesei* и *I. vespertilionis*);

3) виды, занос которых возможен с домашними и сельскохозяйственными животными (пастбищные *I. ricinus*, *H. Japonica douglassi*, *Rh. sanguineus*, *Rh. turanicus*, *Rh. bursa*, *Hl. scupense*);

4) виды, занос которых возможен с птицами (клещ со смешанным типом паразитизма *I. redicorzevi* и пастбищные *I. frontalis*, *H. parva*, *Hl. marginatum*).

## 2.2. Экология иксодовых клещей Западной Сибири

### 2.2.1. Клещи с пастбищно-подстерегающим типом паразитизма

Как указывалось выше (табл. 1), большинство иксодид Западной Сибири имеют пастбищный (пастбищно-подстерегающий) тип паразитизма: таёжный *Ixodes persulcatus*, *I. pavlovskyi*, луговой *Dermacentor reticulatus*, степной *D. marginatus*, лесостепной *D. silvarum*, *D. nuttalli* и *Haemaphysalis concinna*. Все они активно нападают на человека и являются переносчиками возбудителей многих природно-очаговых инфекций. Основными переносчиками возбудителей вирусных (КЭ, ОГЛ) и бактериальных (ИКБ, риккетсиозов, туляремии) природно-очаговых инфекций в Западной Сибири служат клещи трёх видов – таёжный, луговой и степной, имеющие в регионе наиболее широкое распространение.

**Таёжный клещ (*Ixodes persulcatus* P. Sch., 1930).** Самый широко распространённый вид иксодовых клещей в Западной Сибири. В равнинной части ареал его охватывает среднюю, южную тайгу, подтайгу и северную лесостепь, по поймам крупных рек возможен занос клещей птицами в южную лесостепь и степную зону; в горных районах (Салаирский кряж, Кузнецкий Алатау, Алтай) он населяет предгорную лесостепь и весь горно-лесной пояс вплоть до государственной границы России. Наиболее благоприятными условиями для

распространения таёжного клеща в равнинной части Западной Сибири обладают южная тайга и подтайга (особенно смешанные средневозрастные леса), в горной части региона – сосново-берёзовые леса и низкогорная черневая тайга (Нецкий и др., 1966; Иголкин и др., 1972; Иголкин, 1978; Сапегина, 1980; Таёжный клещ ..., 1985; Богданов, 2004; цв. II, рис. 2, а, б, г; цв. III, рис. 3, г).

Северная граница ареала таёжного клеща в регионе проходит по северу Томской области и территории ХМАО–Югра. В середине XX в. она достигала долины р. Конда между Уральским хребтом и р. Обь; в долине Оби ниже устья Иртыша доходила до  $63^{\circ}47'$  с.ш.; в пойме р. Вах (правый приток Оби) – до  $61^{\circ}15'$  с.ш. Вдоль Оби выше устья Иртыша таёжный клещ регистрировался локально на левобережье, на границе Сургутского и Нижневартовского районов ХМАО, в окр. п. Александровское и в долине р. Тым Томской области. При этом вид отсутствовал в районе Сургута и Нижневартовска, а также на левобережье в пределах Октябрьского района ХМАО (Малюшина, 1963; 1969; Нецкий и др., 1966; Белан и др., 1970; Иголкин, 1978; Таёжный клещ ..., 1985). По данным Е.П. Малюшиной (1969), в северной части Октябрьского района ХМАО распространение таёжного клеща было спорадическим, а численность очень неустойчивой, клещи отмечались единично и лишь на увлажнённых участках смешанных лесов. В Кондинском районе на водоразделах рек Сосьвы, Рюриха и Ейтьи таёжный клещ отсутствовал, но южнее (по р. Конда – окр. пос. Ягодное и Мало-Новое) его в незначительных количествах отмечали на крупном рогатом скоте.

В современный период отмечены некоторые изменения характера распространения таёжного клеща и смещение северной границы его ареала в регионе (рис. 1). На территории ХМАО вблизи северных пределов распространения вид встречается неравномерно, в местообитаниях разного типа регистрируются значительные (от 6 до 80 экз./км) колебания его численности. В годы пиков на локальных (припойменных)

территориях Ханты-Мансийского, Октябрьского и Нефтеюганского районов она достигает 150–270 экз./км (данные ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии по ХМАО-Югра»).

В целом наибольшие плотность распределения и обилие таёжного клеща в ХМАО отмечаются на припойменных территориях левобережья Оби вниз до устья Иртыша (от г. Нижневартовска до г. Ханты-Мансийска), а также в лево- и правобережной пойме Оби ниже устья Иртыша (севернее г. Ханты-Мансийска до линии пос. Ягурьях – пос. Кедровый, и в окрестностях пос. Большой Атлым Октябрьского района). В Зауральской части округа таёжный клещ регулярно отмечается в лесах вдоль долины р. Конда: по данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии по ХМАО-Югра», наиболее заселена клещами Леушинская возвышенность в юго-западной части Кондинского района – окрестности посёлков Междуреченский, Леуши и Ягодный (численность до 70–150 экз./км). На территории Советского района ХМАО в припойменных местообитаниях рек и ручьев и в лесах прибрежной части болот численность *I. persulcatus* не превышает 1 экз./км (Малькова и др., 2012 а, б; см. рис. 1).

Распространение вида вне поймы на правом берегу Оби выше устья р. Иртыш идёт, видимо, двумя путями (Якименко и др., 2010; Малькова и др., 2011). Первый – по искусственным местообитаниям, микроклиматические условия которых обеспечивают возможность метаморфоза клещей (заброшенные лежнёвки, отсыпки законсервированных скважин, вероятно – отсыпки магистральных нефте- и газопроводов), где его численность составляет менее 1 экз./км. Здесь таёжный клещ встречается вплоть до 62-го км трассы Нижневартовск – Радужное (61°27' с.ш.), севернее возможен его занос птицами. Второй путь – по поймам правых притоков р. Обь: по рекам Аган и Тромъеган вид зарегистрирован в пределах 61°47' – 62°10' с.ш. (см. рис. 1).

Таким образом, в современный период северная граница ареала таёжного клеща на территории ХМАО несколько смес-

тилась – вид стал широко встречаться вдоль левобережья Оби ниже устья Иртыша (в пределах Ханты-Мансийского и Октябрьского районов), в удалённых от поймы Оби коренных и вторичных местообитаниях (Октябрьский, Советский районы) и на правобережье Оби в пределах Ханты-Мансийского, Сургутского и Нижневартовского районов между устьем Иртыша и Вах. В целом, в пределах подзоны средней тайги таёжный клещ распространён мозаично, наиболее благоприятные для него местообитания приурочены к поймам и припойменным биотопам (коренные и вторичные леса; см. цв. IV рис. 4, б). Современный характер распространения вида на севере Томской области требует уточнения.

Южная граница ареала таёжного клеща в Западной Сибири весьма извилиста и в настоящее время требует уточнения, прежде всего – в восточной части региона. В равнинной части ранее её проводили по северной лесостепи Курганской, Омской и Новосибирской областей (Алифанов, Нецкий, 1954; Беззубова, 1965; Логиновский, 1965; Богданов, 1968; Давыдова, Лукин, 1969).

По уточнённым данным, до 1980 г. на юго-западе Западной Сибири таёжный клещ имел широкое распространение южнее основного ареала, образуя выступ в юго-восточном (от Уральского хребта) направлении и достигая в долине р. Тобол примерно  $55^{\circ}$  с.ш. (рис. 2). Южнее (в Курганской области) и восточнее (на границе Тюменской и Курганской областей) данного выступа существовали, по-видимому, автономные территории обитания вида. В Тюменской области между основным ареалом таёжного клеща и его южным фрагментом существовал разрыв, сохраняющийся и в настоящее время (см. рис. 1, 2). Южная граница основного ареала *I. persulcatus* в Тобол-Ишимском и Ишим-Иртышском междуречьях в этот же период проходила по  $56^{\circ}30'$  с.ш. с выступом по долине р. Ишим до  $55^{\circ}30'$  с.ш. В Обь-Иртышском междуречье вид был распространён примерно до  $56^{\circ}$  с.ш., за исключением отдельных территорий на правобережье Иртыша (Нижнеомский район

Омской области) и правобережного Приобья Новосибирской области (Искитимский, Мошковский, Маслянинский районы), где он встречался южнее (см. рис. 2).

В Новосибирской области в эти годы таёжный клещ отмечался преимущественно в лесных северных и восточных предгорных районах, и практически не регистрировался в Барабинской лесостепи – лишь очень локально в северной лесостепи, в больших густых колках и рядах по пойме Тартаса (Беззубова, 1965; Давыдова, Лукин, 1969). Самые южные точки его находок в Барабе известны из окрестностей оз. Карачи (Рузский, 1946) – примерно на уровне  $55^{\circ}20'$  с.ш., в 1960–1970-х годах он отмечался в районе с. Сартаково Коченевского района (Давыдова, Лукин, 1969) – около  $55^{\circ}$  с.ш. (см. рис. 2: точки единичных находок *I. persulcatus* за пределами основного ареала). Кроме северных районов области зоной практически повсеместного распространения таёжного клеща было всё правобережное Приобье – максимальная численность его регистрировалась в предгорной тайге Тогучинского и Маслянинского районов (Давыдова, Лукин, 1969). Единично он отмечался в ленточных сосновых борах по террасам обоих берегов Оби в пределах Ордынского района (см. рис. 2).

В Алтайском крае в 1950–1965 гг. *I. persulcatus* был распространён в лесостепной зоне (от правобережья Оби до границы с Кемеровской областью) по берёзовым колкам в западных районах зоны, в лесных подтаёжных массивах Присаляирья, а также в предгорьях Алтая на юге края (см. рис. 1). Единично отмечался в степной зоне – в берёзовых колках с высоким травостоем и по боровым лентам на увлажнённых участках (Коклягина, 1963; 1967).

В Республике Алтай известен в лесной зоне низкогорий и среднегорий на территории Майминского, Шебалинского, Турочакского, Онгудайского, Усть-Канского и Усть-Коксинского районов (Любушкина, Югова, 1963; Дроздова, 1967; Ковалевский и др., 1970). Самая южная точка находок таёжного клеща отмечена в окр. с. Мульта Усть-Коксинского

района (Коклягина, 1963; 1967). Ю.В. Дроздова (1967) указывает этот вид как наиболее распространённый среди иксодид лесных ландшафтов северо-восточного Алтая, В.М. Любушкина и Л.А. Югова (1963) отмечали, что таёжный клещ «встречается во всех аймаках [Горно-Алтайской автономной] области, за исключением Кош-Агачского» (с. 33).

Анализ обобщённых данных по распространению таёжного клеща в Западной Сибири в период с середины 1980-х гг. по настоящее время позволяет говорить о том, что в равнинной части региона произошло некоторое смещение южных границ ареала вида, тогда как в правобережном Приобье, Алтайском крае и Республике Алтай характер распространения таёжного клеща, очевидно, сохранился.

Так, в 1985–1987 гг. *I. persulcatus* регистрировался в ленточных борах Крутихинского (окр. с. Крутиха и Заковряшино; численность до 5,8 экз./км) и Усть-Пристанского (окр. с. Клепиково: Клепиковский и Верхне-Обской боры; численность 0,4 экз./км) районах Алтайского края (архивные данные лаборатории зоонозных инфекций ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора; см. рис. 1). В эти же годы вид был отмечен в приобских борах и низкогорьях салаирской тайги, в северной части лесостепных предгорий Салаира, а также локально по ленточным борам левобережья Оби вдоль рек Барнаулка и Касмала – численность 8,7–16,0 экз./км (Бусыгин и др., 1987; 1988; Богданов и др., 1990).

В Республике Алтай таёжный клещ по-прежнему населяет горную лесостепь и горные леса разного типа (как минимум – до 2000 м над ур.м.; см. цв. III, рис. 3, г) и встречается во всех районах, кроме Кош-Агачского; наиболее многочислен в Майминском, Чойском, Турочакском, Чемальском, Шебалинском и Усть-Коксинском районах (численность до 150–200 экз. на флаго/час), единичен в Онгудайском, Усть-Канском и Улаганском районах (Щучинова, Малькова, 2012; Природно-очаговые инфекции ....., 2012).

В равнинной части, как отмечалось выше, мы наблюдаем в этот период постепенное смещение к югу южных границ распространения таёжного клеща (см. рис. 1, 2). Приводимые далее данные несколько дополняют опубликованные нами ранее (Малькова и др., 2012 б).

На юго-западе региона территория постоянного обитания таёжного клеща (юго-восточный выступ в Курганской и Тюменской областях) расширилась до границы Тюменской и Омской областей, при этом южная граница обитания вида в Тюменской области несколько отодвинулась к северу (примерно до  $57^{\circ}20'$  с.ш.). На территории Курганской области зона распространения *I. persulcatus* расширилась к югу, в том числе увеличились «изолированные» от основного ареала участки. На южных приграничных территориях Омской (Называевский район) и Тюменской (Сладковский район) областей появилась изолированная от основного ареала территория обитания таёжного клеща, являющаяся, вероятно, продолжением североказахстанской группировки вида. На левобережье Иртыша в Омской области таёжный клещ стал регулярно встречаться к югу до  $55^{\circ}40'$  с.ш. (южная часть Тюкалинского и северная – Саргатского районов). На правобережье Иртыша он в настоящее время населяет прииртышские лога вплоть до  $55^{\circ}25'$  с.ш. (Горьковский район), а с 1992 г. сформировались постоянные группировки вида в рекреационной зоне г. Омска (около  $55^{\circ}$  с.ш.), в отдельные годы – с относительно высокой численностью (до  $15,3$  экз./км). Его доля среди иксодид данной территории в 1988–1992 гг. составляла в среднем  $0,7 \pm 0,2$  %, в 1996–2000 гг. она возросла в среднем до  $20,9 \pm 0,9$  %, в 2001–2011 гг. – до  $29,6 \pm 1,1$  %.

В западной части Новосибирской области (северная лесостепь) южная граница основного ареала *I. persulcatus* проходит в настоящее время примерно по  $55^{\circ}40'$  с.ш. Находки его здесь мы регистрировали в 1991–1993 гг. и 2010 г. в локальных местообитаниях на границе Усть-Таркского и Венгеровского районов (опушки берёзово-осиновых колков в окр. озёр Б. Гагауч и

Кругленькое); в 2010 г. доля его в населении иксодид составила в среднем  $6,2 \pm 0,9$  %.

По данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области», в 2012 г. таёжный клещ был зарегистрирован в районах его традиционного распространения: в «Барабе» – Северный район (численность 3,0–10,0 экз./км); на приобских территориях левобережья Оби – Колыванский (Кудряшовский бор; 42,0 экз./км), Ордынский (пойма р. Орда; 3,0 экз./км) районы; в Приобье (правобережье) – Болотнинский (5,0–9,3 экз./км), Новосибирский (сельский; 20,0–22,0 экз./км), Мошковский (1,0–4,0 экз./км), Искитимский (6,2–11,2 экз./км), Тогучинский (24,0–45,0 экз./км), Маслянинский (37,3 экз./км), Сузунский (6,1 экз./км), Черепановский (22,7 экз./км) районы, а также в черте г. Бердск (12,5 экз./км) и г. Новосибирска (городские парки, скверы, рощи, кладбища; численность 1,5–7,5 экз./км). По нашим данным (2011 г., Тогучинский р-н), его численность в лесостепи и смешанных лесах предгорий Салаира достигала 66,3–82,5 экз./км, в черневой тайге Салаира – до 10,5 экз./км.

Отмеченные нами устойчивые изменения границ распространения таёжного клеща в равнинной части Западной Сибири к югу от основного ареала связаны, скорее всего, с разными видами антропоического преобразования ландшафта. Так, в рекреационной зоне г. Омска устойчивые популяционные группировки вида сформировались на участках искусственных посадок хвойных пород с преобладанием ели, которые к середине 1990-х гг. достигли возрастов, формирующих травостой лесного типа. Это и обеспечило более стабильный и высокий режим влажности, благоприятный для существования всех фаз развития таёжного клеща на этих влагодефицитных территориях.

Изменения границ распространения вида на изолированных участках юга Курганской области связаны, очевидно, с теми же факторами. Кроме того, расширение южного «языка» основного ареала таёжного клеща вглубь лесостепной зоны на территории Курганской (Варгашинский, Мокроусовский

районы) и Тюменской (Упоровский, Ялуторовский, Заводоуковский районы) областей определяется распространением растительных формаций подтаёжного типа (цв. II, рис. 2, в; цв. III, рис. 3, а); в пределах этих типов местообитаний *I. persulcatus* абсолютно доминирует в населении пастбищных иксодид (92,7–100 %) и достигает высокой численности (местами более 60 экз./км). В типичных лесостепных ландшафтах на данной территории он биотопически связан с берёзово-осиновыми и берёзовыми колками и болотами лесостепного типа (цв. II, рис. 2, г) и численность его здесь низка (от 0,2 до 4,2 экз./км), а доля в населении не превышает 10 % (наши данные; 2012 г.).

Изменение характера территориального распределения *I. persulcatus* в Барабинской лесостепи Новосибирской области связано, скорее всего, с прекращением на значительной части облесённой территории лесохозяйственных мероприятий на фоне формирования зрелых и перестойных растительных сообществ.

Анализ собственных и архивных данных за достаточно продолжительный период наблюдений (1960–2012 гг.) свидетельствует также об изменении качественного состава фауны иксодовых клещей на отдельных территориях:

1. Ишимская лесостепь: в 1960-х гг. в подзоне северной лесостепи Омской области таёжный клещ был малочислен и занимал в населении пастбищных иксодид не более 5–6 %, но уже в 1970–1980-х гг. он стал здесь фоновым видом – на его долю в сборах приходилось в среднем около 60 % (Богданов, Шутеев, 1981); такая ситуация в области сохранилась и до настоящего времени – в период с 1992 по 2007 гг. на долю таёжного клеща в населении иксодовых клещей в разные годы приходилось от 30,1 до 100 % (в среднем  $67,4 \pm 1,2$  %) при относительной численности от 2,2 до 22,2 экз./км (средняя многолетняя 6,6 экз./км).

2. Барабинская лесостепь: в северной лесостепи Новосибирской области вплоть до начала 1990-х гг. вид реги-

стрировался единично (численность менее 1 экз./км), однако после 2000 г. его статус в населении пастбищных иксодовых клещей на локальных территориях Усть-Таркского и Венгеровского районов изменился; в отдельные годы доля таёжного клеща в разных типах местообитаний может варьировать от 7,1 % (при численности 1,7–3,5 экз./км) до 35,1% (численность до 10 экз./км), составляя в среднем соответственно  $6,2 \pm 0,9$  % и 4,3 экз./км.

3. Изменился статус *I. persulcatus* на локальных территориях в пределах рекреационных зон Томска и Новосибирска. В частности, в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка, где ещё в 1980-х гг. таёжный клещ занимал устойчивое доминирующее положение (Сапегина и др., 1985; Добротворский, 1992), в настоящее время он составляет не более 23 % фауны иксодовых клещей разных типов биотопов, уступив первенство экологически близкому виду *Ixodes pavlovskyi*. При этом характер его биотопического распределения не изменился, а уровень численности в общих с *I. pavlovskyi* местообитаниях сопоставим с уровнем 1980-х гг. (Ливанова и др., 2011; Малькова и др., 2011; 2012). В целом ситуация, сложившаяся в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка, показывает, что почти за 30-летний период наблюдений (начиная с 1980-х годов) колебания численности таёжного клеща, несмотря на изменение его места в общей структуре доминирования на этой территории, не превышают двух-трёхкратных значений, тогда как в аналогичных типах местообитаний на других территориях (независимо от их удалённости от Академгородка) отмечались резкие (10–20-кратные и более) годовые и биотопические колебания численности.

В городских парках г. Томска таёжный клещ в настоящее время практически полностью вытеснен *I. pavlovskyi*, на долю которого в сборах приходится до 93,0–100 %. Однако такая ситуация наблюдается лишь на незначительных по площади локальных участках правобережного Приобья и долины р. Томь, подвергающихся рекреационной нагрузке. За пределами этих

территорий роль таёжного клеща в общей структуре населения иксодовых клещей остаётся на прежнем уровне – на большей части видового ареала в Западной Сибири он абсолютно доминирует среди пастбищных иксодид почти во всех типах пригодных местообитаний северной лесостепи и лесной зоны, а численность его в 10–20 и более раз выше, что подтверждается как литературными (Романенко, 2007; 2009 а; Ливанова и др., 2011), так и нашими данными.

Так, по данным наших учётов, в 2011–2012 гг. на территории Новосибирского Академгородка и в его окрестностях на долю *I. persulcatus* в населении иксодид приходилось в среднем  $13,5 \pm 1,2$  %, а его суммарная относительная численность варьировала по годам от 1,8 до 3,4 экз./км (средняя 2,4 экз./км). В эти же периоды в 10–15 км к югу от Академгородка относительная численность таёжного клеща в зрелых сосновых борах по берегу Бердского залива (устье р. Шадриха) составляла в среднем 41,8 экз./км, а доля в отловах  $95,6 \pm 1,1$  %; в окр. сёл Плотниково и Реутово (граница Новосибирского и Тогучинского районов; удаление 60–70 км на северо-восток) в 2012 г. на долю таёжного клеща в осиново-берёзовых лесах приходилось  $52,7 \pm 4,4$  % при численности 13,9 экз./км; на удалении до 120 км (в разных точках Тогучинского района в 2011 г. население пастбищных иксодид было представлено практически повсеместно только таёжным клещом (99,6 – 100 % в сборах), а численность его в разных типах местообитаний варьировала от 8,2 до 114,0 экз./км, составив в среднем по территории 21,1 экз./км. Сходный характер биотопического распределения и близкие показатели обилия *I. persulcatus* наблюдались в 2009–2010 гг. и в Омской области (удаление на 500–600 км на запад: Муромцевский, Знаменский районы), где пастбищные клещи р. *Ixodes* представлены только таёжным клещом (численность его составляла от 20,0–25,3 экз./км в зрелых сосняках до 29,4–52,2 экз./км в березняках разного возраста).

**Сравнительная экология пастбищных иксодовых клещей Западной Сибири  
(собственные и литературные данные)\***

Вид клеща	Ландшафтная зона**	Прокормители фаз развития		Сроки активности фаз развития			Зимующая фаза
		имаго	личинки, нимфы	имаго	личинки	нимфы	
<i>Ixodes persulcatus</i> (таёжный клещ)	Средняя, <b>южная тайга, подтайга, северная лесостепь.</b>	Крупные и средние млекопитающие (копытные, хищные, зайцеобразные), с/х и домашние животные, реже гнездящиеся на земле птицы.	Мелкие млекопитающие, (землеройки, полёвки), ежи, для нимф дополнительно зайцы; редко – наземно гнездящиеся птицы.	С середины апреля до середины августа; <b>максимум активности:</b> 2–3 декады мая (лесостепь) – конец июня (лесная зона)***.	С конца апреля – начала мая до сентября; <b>максимум активности:</b> с начала июня до начала июля.	С середины мая до начала сентября; <b>максимум активности:</b> июль.	Голодные имаго, голодные и сытые личинки и нимфы; <b>полный цикл развития:</b> 3–4 года.
<i>Ixodes pavlovskyi</i>	Южная тайга и подтайга правобережного Приобья, лесостепные предгорья; <b>низкогорные и таёжные леса и предгорья Алтая; локально-рекреационные зоны городов.</b>	Преимущественно птицы; на млекопитающих – очень редко.	Мелкие млекопитающие, (землеройки, полёвки), ежи, зайцы, птицы.	С середины апреля до середины августа; <b>максимум активности:</b> 2–3 декады мая (лесостепь) - конец июня (лесная зона)***	Конец апреля – конец сентября; <b>максимум активности:</b> июнь (на млекопитающих) – июль (на птицах)		Личинки и нимфы; <b>полный цикл развития:</b> 1–2 года (от 319 до 392 дней).

Вид клеща	Ландшафтная зона <sup>**</sup>	Прокормители фаз развития		Сроки активности фаз развития			Зимующая фаза
		имаго	личинки, нимфы	имаго	личинки	нимфы	
<i>Dermacentor reticulatus</i> (луговой клещ)	Северная и южная лесостепь, степь	Крупные млекопитающие, преимущественно копытные (в т. ч. с/х животные), а также ежи, зайцы. Птицы – крайне редко. Нападают на человека.	Мелкие млекопитающие, преимущественно мышевидные грызуны, а также ежи.	Два периода активности: <i>весенний</i> (с середины апреля до середины июня; <b>пик</b> : 3 декада апреля–2–3 декады мая) и <i>осенний</i> (с середины августа до начала октября; <b>пик</b> : 3 декада августа–1 декада сентября) <sup>***</sup> .	С конца апреля до начала октября; <b>максимум активности</b> : 3 декада июня – 2 декада августа.	С начала июля до середины сентября; <b>максимум активности</b> : 3 декада – 1 декада августа	Имаго (иногда зимует на теле хозяина); <b>полный цикл развития</b> составляет 110–115 сут.
<i>Dermacentor marginatus</i> (степной клещ)	Северная и южная лесостепь, степь.	Крупные млекопитающие, преимущественно с/х животные, а также ежи, зайцы. Птицы - крайне редко.	Мелкие млекопитающие, преимущественно мышевидные грызуны, а также ежи.	<i>Весной</i> – с конца марта до конца мая; <b>пик весенней численности</b> : 2–3 декады апреля –1 декада мая. <b>Осенний период активности</b> : конец августа – начало сентября; <b>пик</b> выражен слабо <sup>***</sup> .	С начала июня по начала августа; <b>максимум</b> : 1–2 декады июля.	С конца июня до начала сентября; <b>максимум</b> : 2–3 декады июля.	Имаго; часто зимует на теле хозяина; <b>полный цикл развития</b> составляет 49–128 суток.

Продолжение табл. 2

Вид клеща	Ландшафтная зона**	Прокормители фаз развития		Сроки активности фаз развития			Зимующая фаза
		имаго	личинки, нимфы	имаго	личинки	нимфы	
<i>Dermacentor silvarum</i> (лесостепной клещ)	Предгорная лесостепь; нигде не доминирует.	Крупные дикие и домашние млекопитающие.	Мышевидные грызуны, землеройки и бурундуки; роль птиц незначительна.	Весной – с апреля до середины июня; пик весенней численности: 3 декада апреля – 1 декада мая. Осенью – с 1–2 декад августа до середины сентября; пик осенней численности: 3 декада августа – 1 декада сентября.	С начала июня до середины августа; максимум активности: 3 декада июля	С конца июля до середины августа; максимум активности: 1–2 декады августа.	Имаго, может зимовать на теле хозяина; полный цикл развития составляет 84–141 суток.
<i>Dermacentor nuttalli</i>	Ачинская лесостепь, Горная Шория, горные степи Алтая.	Дикие и домашние копытные, реже хищники и зайцы.	Длиннохвостый суслик, алтайская пищуха, реже мышевидные грызуны.	Весной: 2 декада марта – 1 декада июня; весенний пик численности 2 декада апреля – 1 декада мая. Осенью: начало сентября - конец октября; осенний пик численности не выражен.	2 декада мая – 1 декада августа; максимум активности – 1–2 декады июня.	1 декада июля– 1 декада сентября; максимум активности – 1 декада августа.	Большая часть имаго зимует на теле хозяина. Полный цикл развития от 39 до 161 суток.

Вид клеща	Ландшафтная зона**	Прокормители фаз развития		Сроки активности фаз развития			Зимующая фаза
		имаго	личинки, нимфы	имаго	личинки	нимфы	
<i>Haemaphysalis concinna</i>	Предгорная лесостепь Алтайского края; южная часть лесостепи Кузнецкой котловины; «боровая степь» Северного Казахстана.	Крупные млекопитающие.	Птицы; нимфы (реже личинки) могут нападать на человека.	2 декада апреля – 3 декада июня; пики численности: 2–3 декады мая; 2–3 декады июня	3 декады мая – конец августа; максимальное обилие – конец июня	3 декады мая – конец августа; максимальное обилие – конец июня.	Все стадии; самцы зимуют на копытных, остальные фазы – в подстилке. Полный цикл развития – 2–3 года.

Примечания: \* – по: [Алифанов, 1965; Давыдова, Лукин, 1969; Сапегина, 1972; Филиппова, 1977, 1997; Богданов, 2003, 2004; 2005]; \*\* – **полужирным шрифтом** выделена зона доминирования (оптимум ареала); \*\*\* – оптимальные сроки проведения учётов численности имаго см. раздел 3.1.2.

По данным Н.Н. Ливановой с соавторами (2011), в 2009–2010 гг. численность *I. persulcatus* на территории Академгородка варьировала от 0 до 6,0 экз./км, в разных точках Новосибирского и Тогучинского районов – от 4,0 до 19,0 экз./км.

**Экология.** Таёжный клещ активизируется в природе ранней весной, чаще в середине апреля, иногда в конце марта. Первые клещи появляются на проталинах и опушках, когда в глубине леса ещё лежит снег. Период максимальной численности имаго в лесостепи приходится обычно на вторую-третью декады мая, в лесной зоне – на конец июня (табл. 2). Сроки начала активности клещей существенно варьируют в зависимости от погодных условий сезона. В аномально тёплые или холодные сезоны сроки начала, пика и завершения сезонной активности, как правило, смещаются.

На Приобских территориях Новосибирской области сезонная активизация таёжного клеща происходит обычно в первой-второй декадах апреля, а пик сезонной активности имаго на данной территории приходится на конец второй – третью декаду мая. Для таёжного клеща в условиях лесостепного Приобья выявлена сложная цикличность годовой динамики численности (Добротворский, 1992): отмечены колебания обилия с периодом три-четыре года, происходящие на фоне более длительных циклов, продолжительностью 7–10 лет. В частности, на территории лесопарковой зоны Новосибирского Академгородка трёх-, четырёхлетние циклы в динамике численности имаго *I. persulcatus* выражены слабее многолетних, что, по мнению автора, может быть связано с многолетними колебаниями увлажнённости территорий.

В Томской области (широта г. Томска и южнее) первые клещи появляются между 25 марта и 28 апреля, чаще во второй декаде апреля, а пик сезонной активности регистрируется во второй-третьей декаде мая, в отдельные годы он смещается на июнь (данные отчетов ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Томской области»).

Общая продолжительность периода активности *I. persulcatus* в условиях Западной Сибири варьирует от 154 до 185 дней (Богданов, 2004).

Круг хозяев таёжного клеща обширен как в систематическом, так и в экологическом отношении. В целом по ареалу он насчитывает около 200 видов млекопитающих и более 120 видов птиц, случайными хозяевами могут служить рептилии и амфибии (Филиппова, 1977; Таёжный клещ ..., 1985). В Западной Сибири найден на 174 видах хозяев, среди которых 64 вида млекопитающих, 105 видов птиц, один вид амфибий и четыре вида рептилий (Богданов, 2004). Имаго питаются обычно на крупных и средних диких млекопитающих (копытных, хищных, зайцеобразных), домашних и сельскохозяйственных животных, реже – на птицах, гнездящихся и (или) собирающих корм на земле или в нижних ярусах кустарников. Самки питаются 7–10, реже до 14–22 дней; самцы являются факультативными гематофагами и при попадании на тело прокормителя могут присасываться и периодически поглощать свежую кровь (участвуя, наряду с самками, в передаче возбудителей). Голодные особи могут жить два-три года. Встреча полов *I. persulcatus* и спаривание происходит как до попадания на хозяев (на растительности), так и в период питания. При попадании на одежду человека клещ ползёт вверх и присасывается на открытом участке кожи (на этой особенности его поведения основаны известные способы индивидуальной защиты). При этом самки могут присасываться практически на любой части тела человека, наиболее часто – в подмышечной области.

Личинки выплывают к концу лета и, не активизируясь, уходят на зимовку. Активизируются следующей весной, как правило – с начала мая (в северной лесостепи при благоприятных условиях – в последней декаде апреля); период максимальной активности личинок – с начала июня до начала июля (см. табл. 2). Голодные личинки могут жить до двух лет. Основными прокормителями личинок являются мелкие млекопитающие (землеройки, полёвки), в меньшей степени птицы;

в годы депрессии численности мелких млекопитающих личинки могут питаться на ящерицах. Питание длится от 1–2 до 3–4 суток, после чего личинка отпадает и линяет на нимфу.

Нимфы также редко активизируются в сезон рождения, чаще уходят на зимовку в голодном состоянии. Активизируются на следующее лето, обычно с середины мая по начало сентября; период максимальной активности нимф – июль (см. табл. 2). Голодные нимфы, как и личинки, могут жить до двух лет. Основные прокормители – мелкие млекопитающие, ежи, зайцы, мелкие куньи, а также птицы, имеющие экологические связи с приземным ярусом леса. Питание нимф длится до 4–7 суток, линька на имаго происходит обычно в конце лета, и отродившиеся клещи в массе активизируются лишь следующей весной.

В связи с тем, что для линьки на следующую фазу развития личинкам и нимфам не обязательно полное напитывание (достаточно трети возможного объёма), сроки питания этих фаз в естественных условиях могут быть короче указанных (до 2 сут.). В целом, полный цикл развития таёжного клеща в условиях Западной Сибири (на примере Омской и Новосибирской областей) занимает 3–4 года (см. табл. 2).

***Ixodes pavlovskyi* Rom., 1946.** Известен только в России и Восточном Казахстане. В России ареал состоит из двух частей: западная включает юго-восточную часть Западной Сибири и Южную Сибирь, восточная – Дальний Восток. До конца 1970-х годов самые западные точки ареала *I. pavlovskyi* отмечались на Алтае (наиболее западная точка находки – г. Рубцовск Алтайского края; 51°32' с.ш.) и примыкающих к нему горах Южной Сибири, отрогах Салаирского Кряжа и Кузнецкого Алатау (Сапегина, Равкин, 1969; Сапегина, 1972; Филиппова и др., 1970; Филиппова, 1977; Чигирик и др., 1972; 1974; Богданов, 2004; см. рис. 2). Северная граница распространения *I. pavlovskyi* в регионе в 1960-е гг. проходила в окр. пос. Мирный Тогучинского района Новосибирской области (54°38' с.ш.; Богданов, 2004).

В 1985 г. *I. pavlovskiyi* был единично отмечен в Курьинском районе Алтайского края (низкогорная тайга в окр. с. Колывань). Есть также информация о регистрации клещей этого вида в 1975–1985 гг. в степной зоне Алтайского края (численность 5,1 экз./км); в 1970–1978 гг. – в предгорной лесостепи Кемеровской области (численность 25,7 экз./км; Бусыгин и др., 1987; 1988). В 1960–1970-х гг. *I. pavlovskiyi* регистрировался также в ряде районов Горно-Алтайской автономной области (ныне Республики Алтай): Майминском (окр. пос. Карасук, Усть-Муны), Усть-Канском (окр. пос. Усть-Кумир) и Шебалинском (окр. пос. Черга) районах – эти находки существенно расширяли данные о распространении вида на Алтае (Ковалевский и др., 1970). В настоящее время *I. pavlovskiyi* единично регистрируется на территории Майминского, Чойского и Турочакского районов (Щучинова, Малькова, 2012; см. рис. 2).

Как указывалось выше, в настоящее время границы ареала *I. pavlovskiyi* в Западной Сибири существенно расширились, в результате чего он стал фоновым (наравне с *I. persulcatus*) в населении иксодовых клещей некоторых территорий Томской и Новосибирской областей. Так, в городских парках г. Томска и лесных массивах естественного и искусственного происхождения на окраинах города *I. pavlovskiyi* встречается совместно с таёжным клещом (регистрация этого вида ведётся с 2002 г.), и численность его значительно (иногда в десятки раз) превышает аналогичные показатели последнего: доля *I. pavlovskiyi* в населении иксодид варьирует по годам от 42,9 до 100 %, а численность в отдельных типах местообитаний достигает 18,5–29,9 экз./км (при этом максимальная численность таёжного клеща не превышает 2,9–3,3 экз./км; Романенко, 2004; 2009 а, б).

В Новосибирске и его окрестностях (Академгородок и прилегающие территории) *I. pavlovskiyi* в последние годы тоже отмечается как массовый (ситуация отслеживается с 2009 г., поскольку до 2007–2008 гг. все иксодовые клещи с этой территории регистрировались как *I. persulcatus*). В настоящее время

он занимает в населении пастбищных иксодид более 70–80 %, достигая в отдельных типах местообитаний численности 22,5–35,0 экз./км (Ливанова и др., 2011; Малькова и др., 2011; 2012 а, б).

В 2011–2012 гг. *I. pavlovskyi* нами обнаружен не только на территории Академгородка и его ближайших окрестностей (сосновые боры, территория Сибирского Ботанического сада, пойма р. Зырянка, район Каинской Заимки), но и на значительном удалении от них на юг (15–30 км) и на северо-восток (60–70 км): в сосновых и осиново-берёзовых лесах по берегу Бердского залива (устье р. Шадриха; 2011–2012 гг.) – доля в сборах  $4,4 \pm 1,0$  %; численность 1,9 экз./км; в осиново-берёзовых колках вдоль Бердского шоссе в окр. с. Маяк Искитимского района (2012 г.) – соответственно  $8,8 \pm 3,7$  % и 1,4 экз./км; в берёзовых и осиново-берёзовых лесах вдоль р. Иня между с. Плотниково и Репьёво (граница Новосибирского и Тогучинского районов; 2012 г.) – соответственно  $30,2 \pm 3,0$  % и 7,3 экз./км.

Причины изменений структуры населения пастбищных иксодовых клещей в сторону абсолютного преобладания *I. pavlovskyi* в рекреационных зонах г. Новосибирска и г. Томска, произошедшие, очевидно, в конце 1990-х годов, пока не ясны. По мнению Н. Н. Ливановой с соавт. (2011), своеобразным «пусковым» механизмом, приведшим к увеличению доли вида на данных территориях, послужили, с одной стороны, многолетние акарицидные обработки, подорвавшие численность таёжного клеща, с другой – нарастание атропогенного пресса и, соответственно, увеличение рекреационной нагрузки, что привело к заметному снижению численности крупных и средних млекопитающих, служащих основными прокормителями имаго таёжного клеща. Вместе с тем в лесопарковой зоне Академгородка авторы отмечают восстановление после 1980-х годов сообществ птиц, в том числе лесных видов, являющихся основными прокормителями имаго *I. pavlovskyi*, а также благоприятный гидротермический режим, что позволило

виду не только выжить на этой территории, но и достичь высокого обилия (Ливанова и др., 2011).

На наш взгляд, важную роль в закреплении *I. pavlovskyi* на данных территориях сыграло то обстоятельство, что период метаморфоза у клещей этого вида почти в три раза короче, чем у таёжного клеща: развитие от яйца до имаго занимает у него, в среднем, около года (от 319 до 392 дней), тогда как у *I. persulcatus* в условиях юга Западной Сибири – не менее трёх лет (Сапегина, 1972; Таёжный клещ ....., 1985). При этом, как отмечалось выше, численность и характер распределения таёжного клеща (по крайней мере в окрестностях Новосибирского Академгородка) за последние 25–30 лет практически не изменились.

По данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области», в апреле-мае 2012 г. *I. pavlovskyi* был зарегистрирован на территории пяти районов области – Болотинском (окр. г. Болотное; численность 2,1 экз./км), Колыванском (Кудряшовский бор; 31,0 экз./км), Новосибирском (Заельцовский бор; с. Мочище; 53,0 экз./км), Сузунском (р.п. Сузун; 1,5 экз./км), Искитимском (окр. с. Бурмистрово; 2,5 экз./км), а также в г. Бердск (территория БЭМЗ; 6,7 экз./км) и различных районах г. Новосибирска (см. рис. 2). В черте г. Новосибирска численность *I. pavlovskyi* варьирует в широких пределах – от 1,0 до 21,5 экз./км; максимальные показатели отмечены в Октябрьском (Инюшенский бор; 21,5 экз./км), Первомайском (п. Южный; 11,0 экз./км) и Советском (окр. п. Н. Ельцовка; 10,5 экз./км) районах города. Указание на обнаружение 1 экз. *I. pavlovskyi* в Чулымском районе (окр. с. Базово близ границы с Ордынским районом) считаем ошибкой определения, возможно, это занос таёжного клеща.

**Экология.** По литературным данным, в Сибири *I. pavlovskyi* наиболее приурочен к черневой тайге, лесостепным предгорьям с осиновыми и берёзово-осиновыми колками; зона доминирования приходится на низкогорные таёжные леса и предгорья Алтая; биотопически наиболее приурочен к лес-

ным местообитаниям (Филиппова, 1977; Богданов, 2004). В окрестностях Новосибирского Академгородка максимальной численности достигает в берёзовых лесах с примесью хвойных (цв. IV, рис. 5).

Ранее считалось, что на человека *I. pavlovskyi* практически не нападает. Отмечались лишь единичные случаи присасывания клещей этого вида к человеку (Филиппова, 1977). В современный период, в связи с изменением роли *I. pavlovskyi* в структуре населения пастбищных иксодид, регистрируются регулярные случаи укусов им людей. Так, в Томской области на долю *I. pavlovskyi* среди клещей, снятых с людей, приходится от 13,6 (на удалении до 20 км от областного центра) до 33,3 % (в черте г. Томска; Романенко, Кондратьева, 2011). В настоящее время активно изучается эпидемическая роль *I. pavlovskyi* в природных очагах трансмиссивных вирусных (КЭ, лихорадка Западного Нила) и бактериальных (ИКБ) инфекций (Москвитина и др., 2008; Иванова, 2009; Korenberg et al., 2010).

Круг хозяев *I. pavlovskyi* обширен; в Западной Сибири он насчитывает 41 вид, среди которых 22 вида птиц и 19 видов млекопитающих (см. табл. 2). У имаго отчётливо выражена трофическая специализация к птицам, на млекопитающих они встречаются крайне редко (*отличие от таёжного клеща*). Преимагинальные фазы (личинки и нимфы) паразитируют как на птицах, так и на млекопитающих (мелких и средних), но нимфы отличаются большей орнитофильностью (Сапегина и др., 1970).

Сезонный ход активности *I. pavlovskyi* сходен с таковым у таёжного клеща (см. табл. 2): пик численности имаго – вторая-третья декады мая, личинок и нимф – июнь (на млекопитающих) – июль (на птицах). Преимагинальные фазы обоих видов в зоне совместного обитания (правобережное Приобье, юго-западная часть Алтайского края и северо-восточный Алтай) могут встречаться на хозяевах одновременно и нередко совместно (Филиппова, 1977; Богданов, 2004). Как указывалось

выше, полный цикл развития *I. pavlovskiy* в условиях Западной Сибири составляет 319–392 дня (Сапегина, 1972).

**Луговой клещ (*Dermacentor reticulatus* Fabr., 1894;** ранее был известен как *Dermacentor pictus* Herm., 1804). По данным И.Л. Кулик и Н.С. Винокуровой (1983 а) на Урале и в Западной Сибири северная граница ареала лугового клеща ранее (1950–1960-е гг.) практически совпадала с северной границей берёзово-осиновых лесов (подтайги). Г.И. Нецкий с соавторами (1966) указывали пределы распространения вида в регионе между 59°40' и 50°37' с.ш. В 1940–1960-е гг. зонами оптимума его ареала здесь считались подтайга (доля в населении иксодид составляла до 95,8 %) и северная лесостепь (до 76,7 %); по пойме р. Иртыш он проникал дальше на север вплоть до Усть-Ишимского района Омской области (южная тайга), занимая в населении иксодид до 1,7 %; в степной зоне доля *D. reticulatus* в эти же годы не превышала 3 % (Нецкий и др., 1966; Алифанов и др., 1970; Алифанов, Нецкий, 1954; Богданов, 1968). В Тюменской области до 1970-х годов луговой клещ встречался в подзоне северной лесостепи, подтайге, отмечены заходы в южную тайгу; северная граница его ареала проходила по 58° с.ш. (Столбов и др., 1966; Белан и др., 1970). И.И. Богданов (2003) указывает следующие пределы распространения лугового клеща в Западной Сибири в 1960–1980 гг.: 58°30' с.ш. в Зауралье; 57°30' с.ш. в Обь-Иртышском междуречье; на правобережье Оби на север до 56°28' с.ш., на восток – до Кузнецкого Алатау; по поймам Иртыша и Оби – до 58° с.ш. (рис. 3).

В восточной части ареала распространение *D. reticulatus* в эти же годы совпадало с распространением луговых степей и берёзово-осиновых лесов в предгорьях Алтая, Салаирского кряжа и Кузнецкого Алатау. Крайние восточные в Западной Сибири точки его находок были отмечены в Мариинском районе Кемеровской области (Чигирик, Плешивцева-Ерошкина, 1969). По мнению М.С. Давыдовой и А.М. Лукина (1969), горные системы Салаира и Кузнецкого Алатау служат восточной границей его ареала. В Алтайском крае был широко распро-

странён в западной, юго-западной и центральной степи, в лесостепной зоне, а также в западном и северо-восточном Алтае (Коклягина, 1963; 1967; Дроздова, 1967; см. рис. 3).

В конце 50-х – начале 60-х годов XX века луговой клещ повсеместно регистрировался в качестве широко распространённого и массового вида в Новосибирской области. Наиболее северные точки его обнаружения здесь были зарегистрированы в подзонах южной тайги и подтайги – окр. с. Новотроицкое и Крутиха Кыштовского района, Шмаково и Балман Михайловского (в настоящее время Куйбышевского) района, Королёвка и Усть-Тоя Пихтовского (в настоящее время Колыванского) района. Южная граница сплошного распространения лугового клеща в области проходила в этот период по линии д. Богословка, оз. Кротовая ляга и Хорошее Карасукского района (Беззубова, 1965; Давыдова, Лукин, 1969; см. рис. 3).

В 60–70-х гг. прошлого века произошли существенные изменения в характере распространения лугового клеща в равнинной части Западной Сибири, которые сохранились и до настоящего времени.

Так, в Омской области луговой клещ перестал встречаться в зональных местообитаниях подтайги, о чём свидетельствует отсутствие регистрации имаго и преимагинальных фаз развития *D. reticulatus* на обширной территории подзоны в течение 1985–2000 гг., а северная граница его ареала сместилась к югу и проходит в настоящее время по границе северной лесостепи и подтайги (см. рис. 3). В подтайгу он проникает лишь по пойме Иртыша и вторичным осиново-берёзовым лесам в зоне интенсивного сельскохозяйственного использования земель (Богданов и др., 2010; Малькова и др., 2011; 2012 а). Аналогичная ситуация отмечалась в Тюменской и большей части лесной зоны Новосибирской области.

Причиной «ухода» лугового клеща из лесной зоны могло служить совпадение серии неблагоприятных климатических и антропогенных факторов. С одной стороны, в 1965–1970 гг. проводились активные противоклещевые обработки лесов,

с другой – в 1960-е гг. на территории Сибири отмечались сильнейшие засухи (1962–1965 гг.), сменившиеся периодом очень суровых зим (1965–1969 гг.; Сазонов, 1991). Совокупность этих факторов привела к повсеместному смещению границ распространения лугового клеща на 100–200 км к югу от прежних мест обитания. Кроме того, в этот же период произошло существенное изменение структуры населения грызунов в пограничных районах лесной и лесостепной зон. Известно, что до 1960-х гг. основным прокормителем преимагинальных фаз развития лугового клеща на этой территории была узкочерепная полёвка (*Microtus gregalis* Pall.). В зональных местообитаниях северной лесостепи Омской области она была в этот период весьма многочисленна, а в лесную зону проникала по пойме Иртыша и агроценозам в окрестностях населённых пунктов (Млекопитающие ..., 2003; Соколова, 2004). К середине 1970-х годов граница распространения узкочерепной полёвки в области сместилась в южные районы (преимущественно в южную лесостепь и степь), а основными прокормителями личинок и нимф лугового клеща в северной лесостепи стали красная полёвка (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.).

В современный период *D. reticulatus* в Омской области повсеместно наибольшего обилия достигает в северной лесостепи (цв. V, рис. 6, а). Абсолютная численность его во время весеннего пика активности в годы подъёма и пика численности может достигать высоких показателей (более 150 экз./км); во время осеннего пика активности она, как минимум, вдвое ниже весенней. В северной лесостепи, в местах совместного обитания лугового и таёжного клещей, динамика их численности проходит в противофазе, размах величины обилия данных видов и их предельные значения в современный период достигают сопоставимых величин (Матущенко и др., 2004).

В лесостепной зоне Тюменской и Курганской областей (Ишимская лесостепь) луговой клещ также занимает доминирующее положение; в отдельные годы численность его на меж-

колючих и приозёрных лугах достигает 20–45 экз./км. По данным учётов, проведённых энтомологами ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Курганской области» (сборы определены М.Г. Мальковой), в апреле-мае 2012 г. в северной лесостепи (Звериноголовском, Куртамышском, Притобольном и Половинском районах) луговой клещ абсолютно доминировал в населении пастбищных иксодид – на его долю в сборах из различных районов приходилось от 64,9 до 100 %, а численность составляла в среднем по территории 22,7 экз./км (показатель численности варьировал от 8,9 в Половинском районе до 50,4 экз./км в Куртамышском). В южной лесостепи (Целинный район) численность его была существенно ниже (3,2 экз./км), а доля в сборах составляла  $11,0 \pm 1,1$  %.

В Новосибирской области луговой клещ по-прежнему широко распространён в лесостепной (цв. V, рис.6, б) и степной зонах, а также отмечается на отдельных территориях лесной зоны: по данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области» в мае 2012 г. этот вид был обнаружен в сборах иксодовых клещей из Кыштовского района – в окр. р.п. Кыштовка, сёл Большереченское и Черновка. Это самые северные в области точки обнаружения вида (см. рис. 3).

В Барабинской лесостепи луговой клещ доминирует в фауне пастбищных иксодид. По обобщённым данным наших учётов (2001, 2010 гг.) и учётов, проведённых энтомологами ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области» (2012 г.), доля *D. reticulatus* в сборах из различных районов северной лесостепи варьировала от  $51,3 \pm 2,2$  % до  $63,4 \pm 3,9$  %, а суммарная относительная численность – от 5,3 до 37,1 экз./км (в отдельные годы в некоторых типах местообитаний она доходила до 71,2 экз./км); в южной лесостепи (по данным 2012 г.) доля в сборах составила  $74,3 \pm 4,3$  % при относительной численности 37,3 экз./км. Согласно архивным данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области», размах многолетних показателей численности лугового клеща в Барабинской лесостепи (без указания подзон)

в 1983–1992 гг. составлял от 1,6 до 106,9 экз. на флаго/час (средняя многолетняя 14,2 экз. на флаго/час).

В Кулундинской степи весной 2012 г. луговой клещ также абсолютно доминировал в населении иксодид (доля в сборах  $90,0 \pm 3,9$  %; численность 18,0 экз./км). Согласно архивным данным, в 1985–1994 гг. размах многолетних колебаний численности *D. reticulatus* варьировал от 14,6 до 164,4 экз. на флаго/час (средняя многолетняя 56,8 экз. на флаго/час).

На левобережных приобских территориях области вид характеризуется локальным распространением: в Ордынском районе встречается единично, (по данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области», в мае 2012 г. численность его была 1,0–1,5 экз./км); в Новосибирском сельском районе *D. reticulatus* был отмечен лишь в черте г. Обь (численность 16,5 экз./км). В отдельных районах правобережного Приобья (Сузунский, Черепановский, Искитимский – данные наши и ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области») на долю лугового клеща в сборах пастбищных иксодид в мае 2012 г. приходилось от 26,9 до 66,7 % (в среднем  $40,2 \pm 3,4$  %); относительная численность варьировала от 3,6 до 6,9 экз./км (в среднем по территории 3,9 экз./км). В отдельных местообитаниях он является содоминантом таёжного клеща (Сузунский, Черепановский районы). Единично отмечен нами в Академгородке (численность 0,2–0,25 экз./км), на территории Кусковской лесной дачи (Тогучинский район) – 0,36 экз./км; а также в окр. с. Плотниково на границе Новосибирского и Тогучинского районов (численность 1,4–2,0 экз./км). По многолетним архивным данным, в 1987–1994 гг. численность *D. reticulatus* в Приобской зоне Новосибирской области варьировала от 2,0 до 99,6 экз. на флаго/час (в среднем 33,9 экз. на флаго/час).

С 2005 г. луговой клещ регулярно, но в незначительном количестве регистрируется в одном из лесопарков на окраине г. Томска (лесопарк «Кладбище Южное»); доля его в общих

сборах пастбищных иксодид составляет 1,4–2,9 %, а численность 0,32–0,43 экз./км (Романенко, 2009б; Иванова, 2009).

Мы не располагаем данными по современному распространению лугового клеща в Алтайском крае. В 1985–1987 гг. этот вид был отмечен в Крутихинском (окр. с. Заковряшино), Бурлинском (окр. сёл Бурла, Алексеевка), Усть-Пристанском (окр. с. Клепиково; архивные данные ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых болезней» Роспотребнадзора), а также в Курьинском районе (окр. с. Колывань) и на ограниченном участке левобережья Оби по ленточным борам вдоль рек Барнаулка и Касмала (район не указан; Бусыгин и др., 1987; Богданов и др., 1990). В 2012 г. *D. reticulatus* обнаружен нами в Угловском районе (доля в сборах  $74,3 \pm 2,3$  %; численность 13,3 экз./км; цв. V, рис. 6, в).

В Республике Алтай луговой клещ в настоящее время зарегистрирован преимущественно в Майминском районе, единично отмечен в Чемальском и Шебалинском районах (Щучинова, Малькова, 2012; см. рис. 3).

**Экология.** Биотопическое распределение лугового клеща в условиях разных ландшафтных подзон несколько отличается: в северной лесостепи он наиболее приурочен к межколочным лугам и опушкам берёзовых колков и ленточных лесов, в меньшем количестве населяет внутрикочечные пространства; в южной лесостепи распространён практически повсеместно по опушкам берёзовых колков, обочинам дорог и луговинам, в степной зоне тяготеет к разреженным берёзовым колкам и лесополосам; в лесостепи правобережного Приобья – опушки смешанных и лиственных лесов, поляны и просеки; в предгорной лесостепи – долины рек и остепнённые участки (см. цв. V, рис. 6, а–г).

Хозяевами-прокормителями лугового клеща на всех фазах его развития являются преимущественно млекопитающие (в Западной Сибири – 55 видов); личинок и нимф прокармливают мелкие млекопитающие, имаго – крупные, в основном копытные (домашние и дикие). Находки на птицах очень редки и

носят случайный характер (см. табл. 1). Как приспособление к питанию имаго на крупных животных – обитателях открытых пространств, у клещей этого вида выработался ряд адаптаций:

- подстерегание хозяина группами из нескольких особей, что позволяет большому количеству клещей использовать одну особь хозяина;
- своеобразная подстерегающая поза: в отличие от таёжного клеща, навстречу приближающемуся хозяину они вытягивают не одну, а три пары ног.

Луговой клещ активизируется ранней весной (апрель-май). Максимальная численность имаго при ранней и теплой весне регистрируется в конце апреля, при затяжной весне – в середине (конце) мая. В начале июня численность имаго резко падает, в июле они почти не встречаются, находясь в состоянии летней имагинальной диапаузы. В середине августа начинается второй подъём численности с максимумом в разные годы в конце августа – начале сентября, отдельные клещи встречаются до середины октября (Богданов, 2003; см. табл. 1).

Имаго зимуют, как правило, голодными, но для лугового клеща характерна также зимовка на теле крупных домашних и диких млекопитающих (коровы, лошади, зайцы, косули) в голодном или слегка напивавшемся состоянии. Весной они быстро докармливаются и дают кладки в более ранние сроки, чем клещи, зимовавшие в голодном состоянии в подстилке. В отличие от таёжного клеща, у которого спаривание бывает как на хозяине, так и вне его, спаривание лугового клеща происходит обычно на теле хозяина (Попов, 1962; Филиппова, 1997). Для самцов клещей *p. Dermacentor* питание кровью обязательно для завершения сперматогенеза, при этом количество крови значительно меньше, чем поглощаемое самкой, что не является препятствием для эффективной передачи возбудителей трансмиссивных инфекций при кровососании. Напивавшаяся самка лугового клеща откладывает до 6000 яиц.

Личинки активны с конца апреля до начала октября; в массе появляются в июне (максимум их активности приходится на третью декаду июня – вторую декаду августа). Кормятся обычно 3–4 дня и быстро линяют на нимфу. Нимфы активны с начала июля до середины сентября; максимум их активности отмечается в июле (третья декада июля – первая декада августа), сроки прокормления – те же, что и у личинок (см. табл. 2). Голодные личинки и нимфы зимой погибают (сроки жизни голодных особей 25–50 суток). В целом, весь цикл развития лугового клеща завершается в течение одного весенне-летнего сезона; в условиях Западной Сибири он занимает 110–115 суток (Богданов, 2003).

**Степной клещ (*Dermacentor marginatus* Shulz., 1776).** Ранее был наиболее характерен для лесостепной и степной зон Западной Сибири (цв. VI, рис. 7). С востока его распространение ограничено предгорьями Салаира и Алтаем (рис. 4). В 1950–1970-х гг. на его долю в фауне иксодид северной лесостепи равнинной части Западной Сибири приходилось в среднем 8 %, в южной лесостепи – 64 %, в степи – до 94 % (Попов, 1962; Алифанов и др., 1970; 1974). Но в Тюменской области вид отмечался в северной лесостепи и подтайге вплоть до 56°20' с.ш. (Столбов и др., 1966; Белан и др., 1970). Г.И. Нецкий с соавторами (1966) указывали северный предел распространения степного клеща на уровне 57°10' с.ш. с оптимумом ареала в южной лесостепи и степи. И.И. Богданов (2003) указывает следующие пределы распространения степного клеща в Западной Сибири в 1960–1980 гг.: 57° с.ш. в Зауралье; 55°80' – 57°10' с.ш. в междуречье Ишима и Иртыша; 55°30' – 55°40' с.ш. – в междуречье Иртыша и Оби.

По данным И.Л. Кулик и Н.С. Винокуровой (1982), в 1950–1970-х гг. северная граница ареала степного клеща достигала по Тоболу 57° с.ш. Восточная граница ареала шла несколько восточнее р. Томи до Прокопьевска Кемеровской области, по восточным предгорьям Салаира поднималась к северо-востоку до Оби, образуя «язык» в юго-восточном

направлении. Далее по западным предгорьям Салаира опускалась к югу до низовий Катунь, по северным предгорьям Алтая шла на запад на территорию Республики Казахстан, где близ Усть-Каменогорска подходила к Иртышу, вдоль Иртыша спускалась к югу (восточнее озера Зайсан) до казахско-китайской границы (Кулик, Винокурова, 1982).

В Новосибирской и Омской областях *D. marginatus* в 1950–1960-х гг. был одним из массовых, особенно в южной лесостепи и степи (см. рис. 4). В Омской области самые северные его находки отмечались в Тюкалинском районе (северная лесостепь; Алифанов, 1954; 1965). В Новосибирской области северная граница распространения степного клеща в этот период проходила примерно на уровне Транссибирской магистрали (Давыдова, Лукин, 1969). Наиболее северные его находки были известны из окр. с. Усть-Тарка и с. Чаны, а также оз. Мохнатое Куйбышевского района (см. рис. 4); в восточной части области (Приобье) авторы указывали на находки в сборах переходных форм и гибридов от скрещивания *D. marginatus* с близким видом *I. silvarum* и высказывали предположение о наличии здесь зоны гибридизации этих видов.

На Алтае в 1950–1970-е гг. ареал степного клеща занимал всю степную и лесостепную зоны, а также западный и северный Алтай, в самой восточной и юго-восточной части края не встречался. Южную границу распространения вида на этой территории проводили в окр. с. Барановка Змеиногорского района Алтайского края (см. рис. 4). Наиболее многочислен он был в западной равнинной части края (зона степей) и в южной лесостепи (Коклягина, 1963; 1967; Богданов и др., 1990).

Мы не располагаем данными по современному распространению степного клеща в Алтайском крае. В 1975–1985 гг. вид указан в степи (численность 3,3 экз./км) и предгорной лесостепи (14,2 экз./км) Алтайского края (Бусыгин и др., 1988). В 1985–1987 гг. степной клещ был отмечен при очёсах мелких млекопитающих в Крутихинском (окр. с. Заковряшино), Бурлинском (окр. с. Бурла) и Усть-Пристанском (окр. с. Клепиково)

районах (архивные данные ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых болезней» Роспотребнадзора), а также на ограниченном участке левобережья Оби по ленточным борам вдоль рек Барнаулка и Касмала (район не указан; Богданов и др., 1990). В 2012 г. *D. marginatus* отмечен нами при учётах численности-пастбищных иксодид на юге края: на территории Угловского (доля в сборах  $22,0 \pm 2,2$  %; численность 3,4 экз./км ) и на границе Змеиногорского и Краснощёковского районов (доля в сборах  $26,0 \pm 5,0$  %; численность 1,0 экз./км; см. рис. 4; цв. VI, рис. 7, г). Все эти находки «укладываются» в территорию распространения степного клеща в Алтайском крае, указанную для него ранее (см. выше), и косвенно свидетельствуют о стабильном характере его распространения здесь. На территории Республики Алтай в настоящее время зарегистрирован практически повсеместно (кроме Турочакского, Улаганского и Кош-Агачского районов), но единично (Щучинова, Малькова, 2012; см. рис. 4).

Современная граница распространения степного клеща в равнинной части Западной Сибири несколько видоизменилась. В Барабинской лесостепи Новосибирской области степной клещ распространён мозаично, самые северные точки его находок относятся к территории Усть-Таркского и Венгеровского районов (наши данные; см. рис. 4). Сведения об обнаружении *D. marginatus* на севере области в Кыштовском районе (данные ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области») считаем ошибкой определения. В северной лесостепи доля его в населении пастбищных иксодид в 2001–2012 гг. составляла 35,4–39,7 %, а численность варьировала в среднем от 3,1 до 27,3 экз./км; в отдельные годы в локальных местообитаниях на границе Усть-Таркского и Венгеровского районов численность достигала 49,2 экз./км.

В южной лесостепи (данные 2012 г., ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области») доля в сборах составляла 25,7 %, а численность варьировала по точкам сбора от 0,8 до 2,6 экз./км (средняя 1,7 экз./км). На участках совместного

обитания с луговым клещом служит его содоминантом, при этом изменения численности обоих видов происходят синхронно, в одной фазе. В годы подъёма и пика численности показатели обилия степного и лугового клещей достигают равноценных значений (10–20 экз./км).

В Ишимской лесостепи распространение степного клеща также носит мозаичный характер. В северной лесостепи Омской области *D. marginatus* встречается спорадически либо в пойме Иртыша (приблизительно до 55°30' с.ш.), где на его долю в населении пастбищных иксодид приходится не более 3 %, либо на локальных луго-полевых участках антропогенного происхождения вне поймы (цв. VI, рис. 7, в), где в отдельные годы бывает многочислен (май 2010–2011 гг.: доля в сборах 61,2–77,8 % при относительной численности 18,5–21,1 экз./км). В естественных местообитаниях на юге Ишимской провинции северной лесостепи (территории Омской и Тюменской областей) численность его варьирует от 2,4 до 8,7 экз./км (цв. VI, рис. 7, а, б).

В степной зоне Западной Сибири в последние годы стал редок. В зональных местообитаниях Прииртышской степи (Ишим-Иртышское междуречье; Омская, Тюменская области) практически не встречается, в незначительном количестве регистрируется в окрестностях населённых пунктов. В Кулундинской степи распространён достаточно широко, но везде малочислен (по архивным данным за 1982–1994 гг. размах многолетних колебаний численности варьирует от 0,1–0,2 до 15,8 экз. на флаго/час; в среднем 3,2 экз. на флаго/час), в условиях совместного обитания с луговым клещом уступает последнему в численности в 10–70 раз. На правобережье Оби (данные наши и ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Новосибирской области»; 2012 г.) встречается преимущественно на приобских территориях Ордынского (численность 1,9 экз./км), Сузунского (0,2 экз./км) и Искитимского (1,7 экз./км) районов, либо вблизи сельхозугодий около насе-

лённых пунктов (Черепановский район, Сушзавод – 2,3 экз./км).

В лесостепной зоне Зауральской части Западно-Сибирской равнины (Курганская область) в приграничных с Казахстаном районах встречается практически повсеместно по пригодным биотопам и в целом популяция вида здесь находится в состоянии относительного благополучия. По данным учётов, проведённых сотрудниками ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Курганской области» в апреле-мае и сентябре 2012 г. (сборы определены М.Г. Мальковой), степной клещ был наиболее многочислен в Целинном районе (окрестности населённых пунктов в долине р. Чёрная), абсолютно доминируя в сборах (от 61,2 до 94,7 % по разным точкам сбора; в среднем по району  $89,0 \pm 1,1$  %; численность варьирует по точкам сбора от 7,2 до 78,8 экз./км, в среднем по району 25,7 экз./км); в Звериноголовском, Притобольном и Половинском районах служит содоминантом лугового клеща (доля в сборах 20,0–33,6 %, численность варьирует по районам от 2,2 до 17,4 экз./км).

Отмечено изменение роли степного клеща в структуре населения иксодид лесостепной и степной зон. Если в 1950–1960 гг. наиболее благоприятные условия для его обитания складывались в степной зоне, где он абсолютно доминировал в населении пастбищных иксодовых клещей (Алифанов и др., 1970), то в современный период этот вид наиболее благополучен в лесостепи, а собственно степная популяция вида в пределах российской территории Западной Сибири фактически деградировала – локальные эфемерные группировки его регистрируются в отдельные сезоны в незначительных по площади коренных биоценозах степи и во вторичных степных ландшафтах, сформировавшихся на местах деятельности человека (агроценозах). Устойчивые сообщества степного клеща сохранились лишь в окрестностях населённых пунктов в местах выпаса скота, а также на участках целинной степи Северного Казахстана. Численность его везде нестабильна, даже в типичных станциях многолетние колебания достигают 60-кратных величин

(Гурбо, 1984; Богданов, 2003; Богданов и др., 2010; Малькова и др., 2012 а).

**Экология.** Жизненная схема очень похожа на таковую лугового клеща, но степной клещ активизируется обычно раньше – часто уже в середине апреля бывает максимум активности имаго этого вида (см. табл. 2). По сравнению с луговым клещом, степной клещ более адаптирован к обитанию в условиях дефицита влаги и в местах совместного обитания с *D. reticulatus* занимает более сухие и открытые станции: в северной части ареала – суходольные луга, южнее – опушки колков, мелкие разреженные колки, хорошо прогреваемые межколочные поляны, сохранившиеся участки ковыльно-разнотравной степи; в поймах рек – возвышенные участки, в предгорьях Алтая – южные склоны гор и поймы рек (Богданов, 2003) (см. цв. VI, рис. 7).

Круг хозяев степного клеща в Западной Сибири включает млекопитающих 40 видов (Богданов, 2003). Имаго прокармливаются, в основном, на сельскохозяйственных животных и зайцах, личинки и нимфы – на мышевидных грызунах (см. табл. 2). На позвоночных из других систематических групп (птицы, ящерицы) появляются редко (Филиппова, 1997). Самка питается на хозяине от 7 до 20 суток, после чего откладывает от 4000 до 8000 яиц. Развитие происходит за один год (в условиях Западной Сибири длительность всего цикла развития – от 49 до 128 суток), осенний пик численности, в отличие от лугового клеща, выражен слабо и появляется не каждый год. Зимовка имаго на теле крупных животных у степного клеща отмечается чаще, чем у лугового. Активность личинок наблюдается с начала июня по начала августа; максимум – первая-вторая декады июля; активность нимф – с конца июня до начала сентября с максимумом во второй половине июля (вторая-третья декады; см. табл. 2).

**Лесостепной клещ (*Dermacentor silvarum* Olenov, 1931).** По данным И.Л. Кулик и Н.С. Винокуровой (1983 б), ареал лесостепного клеща в России разорван и представлен несколь-

кими участками: двумя большими (прибайкальско-дальневосточным и западносибирским) и рядом более мелких, изолированных (на территории Тывы, Бурятии и Читинской области, Якутии-Саха).

В Западной Сибири этот вид отмечается преимущественно к востоку от Оби, отдельные локальные популяции его приурочены к лесостепным предгорьям Салаира, Алтая, Кузнецкой котловине (Филиппова, 1997). Ранее считалось, что западная граница ареала вида в Сибири проходит по Новосибирской области; крайние западные точки его находок здесь относились к левобережным и правобережным приобским территориям (см. рис. 3) – окр. сел Колывань, Ордынское, Филиппово Ордынского района, Тугай Искитимского района, ст. Инская близ Новосибирска (Давыдова, Лукин, 1969). На север встречен по левобережью Оби примерно до широты г. Томска (Иголкин, 1978). На Алтае в 1950–1965 гг. был отмечен в восточных и юго-восточных районах Алтайского края (лесостепь и предгорья Алтая; северная граница распространения *D. silvarum* здесь – с. Тогул Целинного района) и далее – в Северо-Восточном и Западном Алтае; самая южная точка – с. Усть-Кокса (Коклягина, 1963; 1967; Дроздова, 1967). В 1985 г. отмечен в окр. пос. Колывань Курьинского района Алтайского края (Бусыгин и др., 1987).

Современный характер распространения *D. silvarum* в регионе требует уточнения. Указанные ранее (Фёдоров, 1963; Кулик, Винокурова, 1983б) находки этого вида в равнинной лесостепи Обь-Иртышского междуречья (окрестности г. Омска) следует считать ошибочными. По нашим данным, лесостепной клещ локально встречается в предгорной лесостепи правобережного Приобья (Искитимский район Новосибирской области – окр. с. Мысы; численность до 6,3 экз./км) и единично – на юго-западе Алтайского края («боровая степь» Угловского и Краснощековского районов – 0,3–1,7 экз./км; цв. VII, рис. 8, а–в). В Республике Алтай обнаружен практически во всех районах, в частности в Кош-Агачском (см. рис. 3), где ранее из

пастбищных иксодид регистрировался только *D. nuttalli* (Щучинова, Малькова, 2012; Природно-очаговые инфекции ....., 2012).

**Экология.** В отличие от лугового и степного клещей, не избегает лесов, биотопически тяготеет к лесным разреженным колкам на склонах, сухим участкам пойм, низкогорным степям (см. табл. 2). Ход сезонной активности *D. silvarum* схож с таковым у лугового и степного клещей, численность его достаточно стабильна. Нигде не доминирует, в отдельные сезоны его весенняя численность на локальных участках может достигать 45,8 экз./км (Богданов, 2003). Как и все клещи рода *Dermacentor*, паразитирует преимущественно на млекопитающих. В Западной Сибири зарегистрирован на 44 видах: хозяевами имаго служат крупные дикие и домашние млекопитающие, прокормителями преимагинальных фаз развития являются мышевидные грызуны, землеройки и бурундуки; роль птиц незначительна (Филиппова, 1997; Богданов, 2003).

*Dermacentor nuttalli* **Olenev, 1929** отличается от других иксодид с пастбищным типом паразитирования по характеру ареала, фенологии, кругу хозяев и по ряду других особенностей его экологии. Основная часть видового ареала *D. nuttalli* расположена в Центральной Азии (Колонин, 1984), на территории России встречается лишь в юго-восточной её части на изолированных территориях (Алтай, долина Енисея от верховьев до широты Красноярска и Канска, Забайкалье), на которых он не образует сплошного ареала, а встречается в виде «пятен» высокой численности (Филиппова, 1997). На территориях Восточной Сибири и в Монголии его часто называют «степным клещом» (Данчинова, 2006; Данчинова и др., 2007).

В Западной Сибири встречается в Ачинской лесостепи (Меринов, 1964), в ряде остепнённых котловин Горного Алтая и на плоскогорьях, заходя на остепнённые склоны окружающих горных хребтов (Нецкий и др., 1966; Горбунов, 1976; Богданов и др., 1990). По данным А.Т. Коклягиной (1967), это единственный вид иксодид, который отмечался в Горном Алтае

вплоть до Кош-Агача; автор также указывает на находку *D. nuttalli* в 1947 г. на территории Смоленского района Алтайского края.

Современные находки вида в регионе известны только на территории Республики Алтай (Щучинова, Малькова, 2012; Природно-очаговые инфекции ....., 2012): он приурочен к щебнистой высокогорной полупустыне, остепнённым горным склонам и долинам рек в пределах Кош-Агачского, Улаганского, Чемальского, Онгудайского, Усть-Канского и Усть-Коксинского районов; см. рис. 4). Современных данных по характеру распространения *D. nuttalli* на востоке ареала (в Ачинской лесостепи Красноярского края) нет; известно лишь, что клещи этого вида широко распространены на территории Красноярского края и являются массовыми, наряду с *I. persulcatus* и *H. concinna* (Хазова, 2007).

**Экология.** В отличие от других сибирских представителей рода, *D. nuttalli* приурочен к малоснежным, сухим степям Центральной Азии и высокогорий Алтая, Саян и некоторых других горных систем. Они населяют открытые участки, покрытые редкой и низкой травой, зачастую с каменистой, потрескавшейся почвой, со щебнистыми россыпями; часто концентрируются вблизи мест прогона и пастьбы скота и у поселений длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) – основного прокормителя преимагинальных стадий. При чередовании остепнённых и лесистых участков (Ачинская лесостепь, склоны гор разной экспозиции на Алтае) стадии *D. nuttalli* находятся в непосредственной близости от стадий таежного клеща (Меринов, 1964). Круг хозяев включает 29 видов млекопитающих; имаго паразитируют на диких и домашних копытных, реже на хищниках и зайцах, преимагинальные стадии – на длиннохвостом суслике, алтайской пищухе (*Ohotona altaica* Pall.), реже на мышевидных грызунах (отличие от других представителей рода *Dermacentor*, для которых основными прокормителями личинок и нимф служат мелкие мышевидные грызуны; Богданов, 2001; 2003).

Имаго *D. nuttalli* встречаются в природе с момента схода снежного покрова (см. табл. 2), причём, на склонах южной экспозиции они могут появиться тогда, когда на других склонах ещё залегают нормальный снежный покров. Максимальной численности достигают к середине апреля – началу мая, но сроки эти сильно зависят от особенностей погоды конкретного сезона. Клещи подстерегают хозяев, сидя на отдельных длинных травинках, часто далеко отстоящих друг от друга, на высоте 10–25 см над почвой, зачастую на такой травинке сидит несколько (до 10) особей клещей. Клещи, не встретившие хозяина, уходят на зимовку; осенний пик численности, характерный для других сибирских представителей рода, у *D. nuttalli* не выражен. Характерной чертой экологии *D. nuttalli* служит способность имаго зимовать на теле крупных копытных в голодном или слегка напивавшемся состоянии (Богданов, 2001). Максимум личинок – в начале июля, нимф – в начале августа (см. табл. 2). Голодные личинки и нимфы часто концентрируются у входов нор сусликов и некоторых других грызунов, возможно, какая-то часть их в этих норах перезимовывает.

***Haemaphysalis concinna* Koch, 1844** – самый северный представитель рода *Haemaphysalis*, основная масса видов которого обитает во влажных тропиках и субтропиках (Колонин, 1978; Lebedeva, Korenberg, 1981). В Западной Сибири встречается лишь на юге и юго-востоке региона, не образуя сплошного ареала (см. рис. 2). Ранее здесь выделяли три основных территории, где клещи этого вида достигали значительной численности и составляли заметный процент в иксодовой фауне (Попов, 1962; Коклягина, 1963; 1967; Чигирик, Плешивцева-Ерошкина, 1969; Горбунов, 1976; Богданов, 2005): предгорная лесостепь Алтайского края (между Приобскими борами на западе, тайгой Салаира на востоке и тайгой Северного Алтая на юге); южная часть лесостепи Кузнецкой котловины (Томь-Кондомский предгорный район) и так называемая «боровая степь» на крайнем юге региона (на стыке границ Павлодарской и Семипалатинской областей Республики Казахстан).

По данным А.Т. Коклягиной (1963; 1967), *H. concinna* отмечался единично в центральной степи и лесостепи Алтайского края, а также в предгорных районах Алтая; Ю.В. Дроздова (1967) отмечала его в северо-восточном Алтае – предгорных лесостепных районах (Солтонский и Красногорский районы Алтайского края), мелколиственных предгорьях и светлохвойно-мелколиственных низкогорных лесах в долинах р. Бии и её крупных притоков и по берегам Телецкого озера (Турочакский и, очевидно, Чойский районы Республики Алтай). В 1985 г. *H. concinna* обнаружен при очёсах мелких млекопитающих из окр. с. Клепиково Усть-Пристанского района Алтайского края (архивные данные ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора). И.И. Богданов с соавторами (1990) указывают на обитание этого вида в высокогорных степях долины Катуня, верховьев Чарыша, Чуйской и Курайской котловин.

В современный период обитание *H. concinna* достоверно установлено на юге Алтайского края и в Республике Алтай (см. рис. 2). В Алтайском крае был обнаружен нами в «боровой степи» Угловского района (численность около 0,7 экз./км) и в лесостепи северо-западных предгорьев Алтая (Краснощёковский и Змеиногорский районы; численность от 0,8 до 2,0 экз./км). В Республике Алтай зарегистрирован в Майминском, Чойском, Чемальском, Шебалинском и, очевидно, Онгудайском районах (Щучинова, Малькова, 2012; Природно-очаговые инфекции ..., 2012). Есть также данные об обитании *H. concinna* в г. Томске и его окрестностях (Романенко, 2009 а; Иванова, 2009) – клещей этого вида в 2008 г. обнаружили в незначительном количестве при проведении учётов численности пастбищных иксодид в лесопарке «Кладбище Южное» на окраине города. Эта точка находки *H. concinna* находится примерно на 200 км севернее известной северной границы его ареала в Западной Сибири (Романенко, 2009а). Характер распространения этого вида на территории Томской области (если это не случайный занос с птицами) требует уточнения.

**Экология.** Биотопически клещи этого вида наиболее приурочены к увлажнённым местообитаниям: в предгорной лесостепи Алтайского края *H. concinna* обитает на лугах, в зарослях кустарников, островных лесах среди лугов и полей; в предгорьях Салаира и северо-восточного Алтая – по сограм (болотистым долинам мелких речек, поросших густым кустарником и узкими полосами леса).

Круг хозяев *H. concinna* в Западной Сибири представлен 89 видами – 43 вида птиц, 45 видов млекопитающих, 1 вид рептилий (см. табл. 2). Как и для других представителей рода *Haemaphysalis*, для этого вида характерно нападение на крупных млекопитающих и людей не только имаго, но и нимф и даже личинок (Попов, 1962; Сапегина, 1972).

Имаго *H. concinna* встречаются в природе со второй декады апреля по вторую декаду июля, максимальной численности достигают в конце мая, второй пик численности – середина-конец июня (см. табл. 2). Клещи теплолюбивы и гигрофильны: наибольшую активность проявляют при +23 °С и выше (до +40 °С); влажность в местах обитания составляет 91–95 %. В подстерегающей позе часто держатся на сухих прошлогодних стеблях зонтичных и другого высокотравья, которые торчат выше уровня свежей травы на 60–70 см. Нередко на таком стебле бывает сосредоточено по несколько самок и самцов *H. concinna* (Богданов, 2005).

Личинки и нимфы встречаются в природе с конца мая до конца августа, максимального обилия достигают в конце июня (см. табл. 2). Преимагинальные стадии столь же термо- и гигрофильны, как и имаго. Зимуют все стадии развития. Зимовка, как правило, происходит в подстилке и лишь самцы, иногда в большом количестве, зимуют на копытных. В целом, для *H. concinna* характерен двух-трёхлетний цикл развития с одной диапаузой (на стадии личинки или нимфы), значительно реже развитие идёт с двумя диапаузами на обеих преимагинальных стадиях (Богданов, 2005).

***Haemaphysalis pospelovaeshtroniae* Hoog., 1966.** Основной ареал этого вида включает территории Дагестана, Кавказа (северо-восточные склоны Большого Кавказского хребта), Восточный Алтай, горы Средней Азии и Казахстана (Колонин, 1978; Филиппова, 1997). В Сибири достоверно известен только на Алтае; Н.А. Филиппова (1997) указывает его в долине р. Чулышман (бассейн Телецкого озера; Турочакский район). В 2012 г. *H. pospelovaeshtroniae* единично обнаружен нами при сборах с растительности в Шебалинском районе Республики Алтай (Щучинова, Малькова, 2012). Есть упоминания о находке *H. pospelovaeshtroniae* в Барабинском районе Новосибирской области (Рузский, 1946), но последующими исследованиями эти данные не подтвердились.

Цикл развития трёххозяинный, тип паразитирования пастбищно-подстерегающий. Вертикальный диапазон распространения – от 1000 до 3500 м над ур.м. В числе хозяев – домашние и дикие копытные, сурки (*p. Marmota*), являющиеся прокормителями имаго, а также мелкие мышевидные млекопитающие (прокормители преимагинальных фаз развития). По данным Н.А. Филипповой (1997), цикл развития клещей этого вида в условиях, например, Киргизии, длится три года: напитавшиеся весной самки откладывают яйца, из части которых за тёплый сезон вылупляются личинки, остальная часть яиц и голодные личинки уходят на зимовку. На следующий год часть личинок, напитавшихся в более ранние сроки, линяет на нимф, и на зимовку уходят голодные и сытые личинки и голодные нимфы; на третий год происходит питание нимф, часть их линяет; на зимовку уходят сытые нимфы и голодные взрослые клещи; последние приступают к питанию только в следующем (четвёртом) тёплом сезоне.

### **2.2.2. Клещи с гнездово-норным типом паразитизма**

Как указывалось выше (см. табл. 1), к этой группе относятся олигогостальные *I. apronophorus* и *I. crenulatus*, а также

моногостальный *I. lividus*. На человека клещи этой экологической группы не нападают и имеют лишь эпизоотическое значение в природных очагах некоторых инфекций: туляремии (*I. apronophorus*), клещевого энцефалита (*I. crenulatus*), лихорадки Западного Нила (*I. lividus*).

***Ixodes apronophorus* P. Sch., 1924.** Очень широко распространён в Евразии. В Западной Сибири впервые обнаружен в 1941 г. в Кемеровской области, несколько позже – в Томской, Новосибирской и Омской областях (Попов, 1962; Вершинина, 1964). Распространён преимущественно по биотопам с повышенным увлажнением в пределах лесной, лесостепной и степной зон. Г.И. Нецкий с соавторами (1966) указывал на распространение этого вида в Западной Сибири между 61<sup>0</sup> и 50<sup>0</sup>53' с.ш. (от средней тайги на севере до западного Алтая на юге). Наиболее многочислен в озёрной полосе северной лесостепи Омской и Новосибирской областей (оптимум ареала). В Омской области основные места обитания *I. apronophorus* сосредоточены на болотах Большеуковского, левобережных частей Тевризского и Усть-Ишимского районов (Богданов и др., 2010). В Новосибирской области *I. apronophorus* распространён практически повсеместно. Самая северная находка – с. Алексеевка Кыштовского района, самая южная – берег оз. Кривое Карасукского района; на востоке – близ г. Тогучина (Алифанов, 1965; Давыдова, Лукин, 1969; цв. VIII, рис. 9).

Кроме того, Н.Г. Олсуфьев (1947; цит. по: [Давыдова, Лукин, 1969]) ещё в 1940-е годы указывал его в с. Сергино Чановского района (рис. 5). В Тюменской области этот вид распространён повсеместно, но мозаично. В подтайге обычен, в пределах лесостепных территорий – от малочисленного до обычного, в южной тайге – от редкого до малочисленного. В лесную зону заходит, в основном, по поймам рек, болотам; в пойме Оби встречается до 61<sup>0</sup> с.ш. (Алифанов, 1965; Давыдова, Лукин, 1969; Иванов, 1971; 1975; Богданов, 2000; 2004).

Известно также обитание *I. apronophorus* на Алтае (см. цв. VIII, рис. 9). В 1958 г. он был отмечен на грызунах в северо-

восточной части Алтайского края (Нефёдов, Бурковский, 1962); А.Т. Коклягина (1963; 1967) указывает на обитание этого вида в степной, лесостепной зонах Алтайского края (центральная степь, лесостепь, предгорья Алтая), а также в Северном и Западном Алтае; Ю.В. Дроздова (1967) уточняет распространение *I. apronophorus* в северо-восточном Алтае: предгорные лесостепные равнины Солтонского и Красногорского районов Алтайского края; светлохвойно-мелколиственные низкогорные леса в долинах Бии и её крупных притоков (среднее, верхнее течение Бии и леса по берегам Телецкого озера). В 1985–1987 гг. преимагинальные фазы развития *I. apronophorus* были обнаружены при очёсе мелких млекопитающих в Крутихинском (с. Заковряшино), Бурлинском (с. Бурла), Усть-Пристанском (с. Клепиково) районах Алтайского края (архивные данные ФБУН «Омский НИИ природноочаговых инфекций» Роспотребнадзора). Есть также фрагментарные данные (очевидно – архивные) об обнаружении *I. apronophorus* в Турочакском, Чемальском и Онгудайском районах Республики Алтай (устная информация Л.Д. Щучиновой).

К сожалению, мы не располагаем данными о современном распространении вида в Томской и Курганской областях, а также в Алтайском крае. Известно, что в Курганской области ранее этот вид отмечался в Тоболо-Ишимском междуречье (Гибет, Никифоров, 1959).

Считаем, что в настоящее время обитание *I. apronophorus* возможно, как минимум, в северо-восточных и северо-западных районах, граничащих с Тюменской областью, а в целом – по всей территории распространения в области мелких млекопитающих водно-болотных местообитаний, в первую очередь водяной полёвки (*Arvicola amphibius* L.) – одного из основных прокормителей клещей этого вида (см. цв. VIII, рис. 9). По данным В.П. Старикова (1992), водяная полёвка в фауне Курганской области – аборигенный, достаточно широко распространённый вид. По данным ежегодных отчётов ФБУЗ «Центра гигиены и эпидемиологии» в Курганской

области, период первого десятилетия 2000-х гг. характеризовался крайне неблагоприятными для водяной полёвки природно-климатическими условиями, при котором её численность находилась в крайне низком состоянии. За 15-летний период (1996–2010 гг.) указывается на регистрацию грызунов данного вида вдоль р. Тобол в Кетовском, Белозерском, Куртамышском и Целинном районах в 2002–2003 гг. и повышенную численность в 1996 г. в Петуховском районе. Эти обстоятельства могут влиять на современный уровень численности и характер распределения *I. apronophorus* в Курганской области.

В целом, в современный период общий характер распространения *I. apronophorus* сохраняется, но доля его в населении иксодид на мелких млекопитающих равнинной лесостепи Западной Сибири стала заметно меньше.

**Экология.** Хозяевами-прокормителями *I. apronophorus* служат грызуны, насекомоядные и мелкие хищные млекопитающие – обитатели околоводных биотопов, редко птицы. В целом по ареалу зарегистрировано более 40 видов хозяев (табл. 3).

Основным хозяином в условиях Западной Сибири долгое время считалась водяная полёвка *Arvicola amphibius* L. (= *A. terrestris* L.) – в её гнездах проходят все фазы жизненного цикла *I. apronophorus*. Однако в современных условиях ведущую роль в поддержании существования этого вида играют, помимо водяной полёвки, разные виды мелких млекопитающих водно-болотных биотопов – полёвка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.), тёмная полёвка (*Microtus agrestis* L.), бурозубки (р. *Sorex*), поскольку на большей части территории численность водяной полёвки не высока, и подвержена резким колебаниям.

По наблюдениям в Омской области (Алифанов, 1965; Иванов, 1971; Иванов и др., 1971), самки и нимфы *I. apronophorus* активны с конца апреля до декабря включительно, личинки – с мая до декабря (см. табл. 3). Подъёмы численности в течение жизненного цикла *I. apronophorus* отмечаются трижды: в конце

мая – начале июня (максимальный; связан с нападением перезимовавших клещей на водяную полёвку, вернувшуюся с мест зимовок на берега озёр и болота); в конце июля – начале августа (несколько меньший; происходит нападение личинок, вылупившихся из кладок напитавшихся весной самок, а также нимф и самок, перелинявших за счёт весеннего питания предшествующих фаз); в конце августа – сентябре (самый малый: нападение личинок, отродившихся после питания самок в мае-июне, и более старших фаз, перелинявших за счёт питания, давшего второй пик).

Максимум активности имаго приходится на конец мая – начало июня; личинок и нимф – на конец июля. Зимовать может любая фаза развития, в основном в голодном состоянии. Полный цикл развития происходит за 3–4 года (Иванов, 1971, 1975; см. табл. 3).

***Ixodes crenulatus* Koch, 1844.** В Западной Сибири встречается в основном в южной лесостепи и степи, к югу от 55<sup>0</sup> с.ш.; южная граница проходит далеко за пределами региона. Зона оптимума ареала – степная зона. Впервые в регионе обнаружен в 1959 г. в Томской области; известен также из Новосибирской и Омской областей. Наиболее северные точки находок – окр. г. Томска (57<sup>0</sup> с.ш.), Знаменский и Крутинский районы Омской области (очевидно, занос); на запад – до окр. с. Сладково Тюменского района (71°44' в.д.; Давыдова, Лукин, 1969; Иголкин, 1978; Богданов 2004; Богданов и др., 2010; см. цв. VIII, рис. 9). Есть сведения об обитании *I. crenulatus* на Алтае – в Советском (с. Кокши) и Чарышском (с. Бащелак) районах Алтайского края (Коклягина, 1967), а также в Майминском, Чойском, Турочакском и Чемальском районах Республики Алтай (устная информация Л.Д. Щучиновой). Очевидно, южная и восточная границы ареала находятся за пределами Западной Сибири (см. цв. VIII, рис. 9).

**Экология.** Олигогостальный вид. В азиатской части ареала основными хозяевами-прокормителями служат сурки рода *Marmota* (с преобладанием серого сурка *Marmota baibacina*

Таблица 3

**Сравнительная экология иксодовых клещей Западной Сибири с гнездово-норовым и смешанным типами паразитизма (собственные и литературные данные)\***

Вид клеща	Ландшафтная зона**	Прокормители фаз развития		Сроки активности фаз развития			Зимующая фаза
		имаго	личинки, нимфы	имаго	личинки	нимфы	
<b>ГНЕЗДОВО-НОРОВЫЕ КЛЕЩИ</b>							
<i>Ixodes apronophorus</i>	Средняя, южная тайга, подтайга, лесостепь (оптимум ареала – <b>северная лесостепь</b> ), степная зона.	Мелкие млекопитающие водно-болотных биотопов (водяная полёвка, полёвка-экономка, темная полёвка, землеройки).		С начала апреля до декабря; <b>пик численности</b> : 3 декада мая – 1 декада июня.	С начала мая до декабря; <b>максимум активности</b> : конец июля.		Все фазы; <b>полный цикл развития</b> (в гнёздах зверьков) – от 2 до 3–4 лет.
<i>Ixodes crenulatus</i>	Южная лесостепь, <b>степь</b> .	Сурки, лисица, барсук, корсак.	Сурки, лисица, барсук, корсак; единично – на сусликах и мышевидных грызунах.	С апреля до сентября; <b>пик численности</b> : 3 декада апреля – 1 декада мая.	С мая по сентябрь; <b>максимум активности</b> : в середине июня.	С мая по сентябрь; <b>максимум активности</b> : в конце июля.	Все фазы зимуют в норах; <b>полный цикл развития</b> – 2–4 года.

Вид клеща	Ландшафтная зона**	Прокормители фаз развития		Сроки активности фаз развития			Зимующая фаза
		имаго	личинки, нимфы	имаго	личинки	нимфы	
<i>Ixodes lividus</i>	Интразональное распространение.	Береговая ласточка. Единичные находки в гнёздах полевого воробья.		С июля по сентябрь; иногда имаго зимуют и появляются с конца апреля. <b>Пик численности:</b> вторая половина июля.	С конца августа до сентября; если личинки зимуют с конца апреля до начала июня.	Конец июня – середина июля.	Личинки, иногда зимуют имаго; <b>полный цикл развития – 1 год.</b>
<b>КЛЕЩИ СО СМЕШАННЫМ ТИПОМ ПАРАЗИТИРОВАНИЯ</b>							
<i>Ixodes trianguliceps</i>	<b>Южная тайга</b> и подтайга.	Основные хозяева – лесные полёвки и бурозубки; личинки и нимфы - преимущественно на полёвках и бурозубках; имаго – на полёвках и мышах. Нападение на хозяев происходит в основном не в гнёздах, а в лесной подстилке – на её поверхности и в ходах.		С начала мая до середины октября; <b>пик численности:</b> 2 декада мая – 2 декада июня.	Круглогодичная активность; <b>максимум</b> – в августе.	Круглогодичная активность; <b>максимум</b> – в июле-августе.	Все фазы; <b>длительность цикла</b> – от 2 до 5 лет.

Примечания: \* по: [Алифанов, 1965; Малюшина, 1966; Давыдова, Лукин, 1969; Иванов, 1971, 1975; Филиппова, 1977, 1997; Богданов, 2003, 2004; 2005]; \*\* - **полужирным шрифтом** выделена зона доминирования (оптимум ареала).

Kastschenko) и обитающие в покинутых сурчинах хищники – лисица (*Vulpes vulpes* L.), корсак (*Vulpes corsac* L.), барсук (*Meles meles* L.), степной хорь (*Mustela evermanni* Less.). Преимагинальные фазы развития единично отмечались на сусликах и мышевидных грызунах. В направлении с востока ареала на запад происходит постепенная смена таксономических групп хозяев *I. crenulatus*, связанная не только с естественной географической заменой одних таксонов другими, но и, в значительной мере, с влиянием деятельности человека (Филиппова, 2011): переход полностью на хищных млекопитающих (преимущественно зимоспящих) в тех регионах, где серый сурок был истреблён (степи Крыма, Кавказа, Украины), паразитирование на видах-интродуцентах (енот-полоскун *Procyon lotor* L. в Восточной Европе), переход к паразитированию на домашней собаке в регионах, где прогрессирует сокращение численности диких хищных млекопитающих (Западная Европа).

При паразитировании на сурках сезонные ритмы развития *I. crenulatus* и хозяина согласованы с учётом того, что сурки – зимоспящие животные: каждая фаза жизненного цикла клеща паразитирует на особях определённой возрастной группы хозяина. В оптимальных условиях паразитирования на сером сурке цикл развития *I. crenulatus* занимает три года. Сезон паразитирования клещей этого вида на хищных млекопитающих более длительный, и строгой синхронизации циклов активности паразита и хозяина не наблюдается (Филиппова, 2011). В условиях Западной Сибири цикл развития *I. crenulatus* составляет 2–4 года (Богданов, 2004; см. табл. 3).

Как и у всех норных паразитов, нападение *I. crenulatus* на хозяев, кормление, развитие и зимовка происходят в норах, отличающихся большой глубиной и стабильным микроклиматом. Личинки способны к длительному голоданию, что даёт им возможность долго выживать в покинутых норах, дожидаясь заселения их новыми хозяевами. Все фазы развития активны с апреля-мая по сентябрь, пик численности имаго приходится

на третью декаду апреля – первую декаду мая, личинок – на конец июня, нимф – на конец июля (Богданов, 2000; 2004; Богданов и др., 2010; см. табл. 3).

***Ixodes lividus* Koch, 1894** (ранее был известен как *Ixodes plumbeus* Leach, 1815). Специфический паразит береговой ласточки (*Riparia riparia* L.); это единственный вид среди иксодид, для которого характерна моногостальность (Глащинская-Бабенко, 1956; Якименко и др., 1991). Как исключение, встречается на полевых воробьях (*Passer montanus* L.), заселяющих покинутые гнёзда ласточек (Тагильцев и др., 1984). Береговая ласточка в Западной Сибири распространена от южных границ региона до Южного Ямала, обитает по берегам крупных рек, в заброшенных карьерах и насыпях вблизи рек или озёр, однако *I. lividus* встречается в её гнёздах лишь до 59<sup>0</sup> с.ш., до линии Ханты-Мансийск – Напас (Якименко и др., 1991). В Западной Сибири клещи этого вида зарегистрированы в Томской, Новосибирской, Омской и Тюменской областях (Фёдоров Ю.В., 1958; Столбов, 1966; Столбов и др., 1966; Давыдова, Лукин, 1969; Якименко и др., 1991). Есть основания предполагать обитание *I. lividus* в колониях ласточек по Тоболу и его притокам на территории Курганской области (см. цв. VIII, рис. 9). По Алтайскому краю и Республике Алтай данными мы не располагаем.

**Экология.** *I. lividus* имеет одногодичный цикл развития. Адаптированной к зимовке фазой развития является личинка (см. табл. 3). После прилёта береговых ласточек личинка напитывается на взрослых птицах, накануне вылупления птенцов в гнёздах линяют на нимф; нимфы питаются на слепых неоперённых птенцах, затем линяют на имаго. Самки *I. lividus* кормятся на оперённых птенцах и взрослых птицах, самцы не питаются. Развитие яиц и вылупление личинок происходит уже после вылета слётков, и зависит от температурного режима в гнезде (Богданов и др., 2010).

### 2.2.3. Клеши со смешанным типом паразитизма

Из иксодовых клещей фауны Западной Сибири в эту группу входит только один вид – *Ixodes trianguliceps* Bir., 1895, который в своём жизненном цикле сочетает элементы пастбищно-подстерегающего и гнездово-норного паразитизма (см. раздел 2.1.2.). На человека не нападает, имеет эпизоотическое значение в природных очагах клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов, приуроченных к коренным ландшафтам лесной зоны, а также в очагах анаплазмозов и эрлихиозов (Богданов и др., 1996; Якименко и др., 1999; Нефёдова и др., 2012; Колчанова, Брагина, 2011).

*I. trianguliceps* наиболее характерен для лесной зоны Евразии, в Западной Сибири встречается только в южной тайге, где достигает максимального обилия, и подтайге (Малюшина, 1966, 1967). Г.И. Нецкий с соавторами (1966) указывали, что северная граница распространения вида в Тюменской области находится в пределах 57°35' с.ш., южная – 51°15' с.ш. Считается, что *I. trianguliceps* является реликтовой формой, проникшей в Сибирь в доледниковое время. Отмечено значительное совпадение ареалов *I. trianguliceps* и липняков, являющихся так же, как и клещи, реликтовыми формами в Западной Сибири – их ареалы расположены в пределах избыточного увлажнения и недостаточной теплообеспеченности, а также оптимального увлажнения и достаточной теплообеспеченности, а именно – в смешанной тайге и осиново-берёзовых лесах (Малюшина, 1966).

Ранее были получены данные об обитании *I. trianguliceps* в Новосибирской области (см. цв. VIII, рис. 9) – в Тогучинском (окр. г. Тогучин) и Кыштовском (окр. с. Алексеевка) районах (Давыдова, Лукин, 1969); в Алтайском крае – в Залесовском районе (Кордон), в окр. г. Барнаул, сёл Тогул и Фоминское Бийского района (Коклягина, 1967); в северо-восточном Алтае – предгорные лесостепные равнины (Восточно-Чумышский климатический район Заобской лесостепной зоны) Алтайского

края; светлохвойно-мелколиственные низкогорные леса в долинах Бии и её крупных притоков (среднее, верхнее течение Бии и берега Телецкого озера); черневое низкогорье; темнохвойнотаёжное среднегорье на высоте от 900 до 1800 м (Нефёдов, Бурковский, 1962; Дроздова, 1967).

В современный период *I. trianguliceps* по-прежнему имеет локально-мозаичное распространение в лесной зоне Западной Сибири – в равнинной подтайге и южной тайге (Якименко и др., 2002), а также, вероятно – в горной тайге Алтая. На сегодняшний день не установлено обитание клещей этого вида на северо-востоке Тюменской области (Уватский район), а также по восточным и северным берегам Большого Васюганского болота на территории Томской области (см. цв. VIII, рис. 9).

Утверждение Е.П. Малюшиной (1966) об однозначной приуроченности *I. trianguliceps* к липнякам представляется нам спорным. По данным наших исследований в Омской и Тюменской областях, клещи этого вида наиболее приурочены к лесным биотопам с достаточным уровнем увлажнённости – к коренным местообитаниям лесной зоны (темнохвойные и смешанные, преимущественно кочкарниковые, леса; липняки; осиново-берёзовые и берёзовые леса), а также ко вторичным мелколиственным лесам с хорошо развитой почвенной подстилкой. Так, в южной тайге Омской области (Тарский, Знаменский районы) *I. trianguliceps* доминирует в населении иксодид на мелких млекопитающих (преимущественно на лесных полёвках) коренных таёжных биотопов, в северной части подтайги (север Большеуковского района) встречается повсеместно, доминирует в большинстве местообитаний (кроме рямов и вырубок) – в поймах, берёзово-осиновых лесах, липняках; в южной части подтаёжной подзоны (юг Большеуковского и Тарского районов) многочислен на зверьках лишь в берёзово-осиновых лесах (Малькова, 2009). В Викуловском районе Тюменской области (подтайга; 2004 г.) в осенний период *I. trianguliceps* доминирует совместно с *I. apronophorus* в фауне иксодид на мелких млекопитающих во всех типах лесных

местообитаний (доля в населении  $32,0 \pm 1,5$  %; индекс обилия 1,39 экз./особь); в Ярковском районе (подтайга; 2006–2009 гг.) *I. trianguliceps* на протяжении всего тёплого периода года (июнь-август) в липняках и осинниках (доля в населении от 0,5 до 19,3 %; индекс обилия не выше 0,1 экз./особь) заметно уступал по обилию доминирующему здесь таёжному клещу.

**Экология.** Олигогостальный вид, все стадии его развития паразитируют на мелких млекопитающих, при этом нападение на хозяев происходит в основном не в гнёздах, а в лесной подстилке – на её поверхности и в ходах (см. табл. 3). Личинки и нимфы *I. trianguliceps* паразитируют преимущественно на бурозубках и лесных полёвках, передвигающихся в почве и подстилке; взрослые клещи чаще всего встречаются на полёвках и мышах, передвигающихся по поверхности почвы (Филиппова, 2011). На примере *I. trianguliceps* на юге Кировской области впервые для рода *Ixodes* была отмечена диапауза у самок в сытом состоянии (Суворова, 1966). Продолжительность жизни голодных самок в лабораторных условиях не превышает пяти месяцев (Бобровских, 1970).

Для личинок и нимф этого вида клещей характерна способность прерывать питание на любой стадии насыщения. Самцы не питаются и встречаются на хозяевах только свободно ползающими (осенью они концентрируются преимущественно в гнёздах). Копуляция происходит на хозяине. Имаго встречаются с мая по октябрь, пик их численности приходится на вторую декаду мая – вторую декаду июня (см. табл. 3). Преимагинальные фазы могут быть активны круглогодично, максимум активности – конец июля – август (Сапегина, 1962; Суворова, 1966; Филиппова, 1977; Богданов, 2004); в Омской области личинок и нимф *I. trianguliceps* наблюдали с мая по октябрь, в том числе и после установления снегового покрова (Богданов и др., 2010).

#### 2.2.4. Роль биоритмов в динамике численности иксодовых клещей

Жизненные циклы клещей, обитающих в разнообразных климатических зонах, и заселяющих разные биотопы значительно отличаются по общей продолжительности, по сезонности нападения на хозяев, размножения и линек. Как и у других беспозвоночных, они обеспечивают адаптацию видов к циклическим изменениям климата путём синхронизации с этими изменениями сезонных проявлений своей жизнедеятельности (Балашов, 1967). У многих видов иксодовых клещей задержка развития на любой из преимагинальных фаз вызывает растягивание жизненного цикла, в результате чего длительность одной генерации клещей может достигать трёх и более лет. Это было отмечено у *I. ricinus* в разных частях видового ареала (Алфеев, 1947; Lees, Mine, 1951; Хейсин, 1955; Бабенко, 1956), а также у сытых личинок и нимф *I. persulcatus* (Хейсин, 1955), *I. trianguliceps* (Бобровский, 1965), *I. apronophorus* (Рубина, Бабенко, 1963), *Haemaphysalis concinna* и *H. japonica* (Беляева, 1966).

При однолетних и многолетних жизненных циклах синхронизация развития клещей с сезонностью климата у многих изученных в этом отношении видов обеспечивается возникновением диапаузы – периода покоя в развитии или размножении. Впервые диапауза была обнаружена Н.И. Алфеевым (1947; 1948; 1954) у клещей *Dermacentor marginatus*, *D. reticulatus*, *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus*: было отмечено, что у клещей р. *Ixodes* она проявляется задержкой метаморфоза на питавшихся личинок и нимф, у клещей р. *Dermacentor* – остановкой овогенеза у питавшихся самок.

У иксодовых клещей различают две формы диапаузы – морфогенетическую и поведенческую. При морфогенетической диапаузе наблюдается задержка развития отложенных яиц, удлинение периода подготовки к линьке у питавшихся личинок и нимф, задержка овогенеза у самок (в последнем

случае говорят о репродуктивной диапаузе). Поведенческая диапауза проявляется в отсутствии агрессивности у голодных клещей, которые отказываются от нападения на хозяина и присасывания к нему (Балашов, 1967; Белозёров, 1981).

Имагинальная диапауза, которая может быть как поведенческой, так и репродуктивной, является одной из самых обычных сезонных адаптаций кровососущих членистоногих и, в отличие от других типов диапаузы, приурочена к взрослой стадии, на которой уже не происходит роста и поступательного развития. Поэтому имагинальная диапауза обратима: в течение жизни одной взрослой особи она может наступать и прекращаться более одного раза (Заславский, 1984). Биологический смысл этого явления заключается в упорядочении развития, при котором появление новых поколений клещей на всех фазах развития приурочено к определённым сезонам (Белозёров, 1968).

Чувствительность к фотопериодическим воздействиям характерна и для голодных личинок и нимф ряда видов клещей, у которых возникновение диапаузы определяется условиями фотопериода до и после питания, что следует учитывать при содержании их в лабораторных условиях.

Важную роль в формировании биоритмов сезонной активности иксодовых клещей на всех фазах развития играют различные внешние факторы, среди которых определяющее значение может иметь характер фотопериода (т. е. изменение продолжительности светлого и тёмного времени суток). От него, в конечном итоге, зависит наступление репродуктивной диапаузы у взрослых особей и морфогенетической – у личинок и нимф. Процесс имеет эндокринную регуляцию, стимулируемую особенностями фотопериода (Белозёров, 1981; 1988).

Регуляцию сезонных циклов, включая формирование диапаузы, определяемой фотопериодическими реакциями, называют фотопериодической индукцией, которая включает два взаимосвязанных процесса: оценку (измерение) продолжительности световой (день) и темновой (ночь) фаз и

суммирование последовательных фотопериодических циклов (длинных или коротких) до наступления эффективной величины воздействия (Сондерс, 1984). Этот тезис, разработанный на насекомых, по-видимому, применим и к паукообразным, в том числе – к клещам. Большинству видов необходимо прожить несколько последовательных световых циклов, действие которых аккумулируется на протяжении чувствительного периода или фазы развития (кумулятивный эффект воздействия). Однако число циклов, необходимых для полного проявления реакции (например, наступление диапаузы или, наоборот, реактивация), у разных видов различно. Реакция членистоногих одного вида, но разных географических популяций на суточный ритм освещённости (фотопериодизм) в той или иной части ареала неодинакова и определяется географическими особенностями светового режима территории. Как правило, наиболее выражены различия в интенсивности физиологических процессов в северных и южных популяциях широко распространённых видов.

Наряду с фотопериодической индукцией, в процессе регуляции развития членистоногих большое значение имеет температурный режим, воздействующий на биологические часы либо непосредственно, либо опосредованно, через влияние на характер фотопериодических реакций (Сондерс, 1984). Повторяющиеся (циклические) изменения температурного режима регулируют процессы развития клещей и наступление диапаузы как в сочетании с фотопериодическими воздействиями, так и без них, поскольку термоциклы сами по себе могут быть индуктивными.

Значение температурной регуляции для возникновения диапаузы хорошо иллюстрируется результатами лабораторного культивирования иксодовых клещей в условиях постоянной темноты, температуры и влажности. Несмотря на выявляемые различия в регуляции развития имаго разных видов пастбищных иксодовых клещей – от наличия фотопериодической регуляции до её полного отсутствия с генетически предопределённой схемой активизации, лабораторное содержание клещей даёт

основание говорить о холодовой активации, как о некоем универсальном механизме.

Так, содержание пастбищных клещей рр. *Ixodes* и *Dermacentor* в условиях полной темноты на протяжении всего периода жизни свидетельствует о генетической детерминированности наступления диапаузы у голодных особей в зимний период. При этом, как правило, включается режим поведенческой диапаузы, исключающий питание. У клещей р. *Dermacentor* возможно питание отдельных особей, но после завершения кормления оно всегда сопровождается задержкой овогенеза. Применение холодовой реактивации при дальнейшем содержании клещей в условиях полной темноты обеспечивает активизацию овогенеза (или выход из поведенческой диапаузы) через 2–4 месяца. Однако следует иметь в виду, что в явлении холодовой реактивации центральное место занимает ступенчатая реакция, состоящая из холодовой сенсibilизации и тепловой активации (Заславский, 1984). Это означает, что понижение температуры не ускоряет процессы, ведущие к окончанию диапаузы, а, наоборот, замедляет их, но, вместе с тем, замедляет и процессы спонтанных изменений, что, в конечном итоге, способствует длительному существованию особи в состоянии диапаузы.

Значение температуры как самостоятельного фактора, индуцирующего выход имаго из диапаузы, иллюстрируется и активацией клещей в природных условиях – непосредственные фотопериодические воздействия на диапаузирующих в подстилке клещей исключены, их реактивация осуществляется в результате изменения температурного режима (суточные термоциклы и тепловые импульсы). При этом суточные циклы температур (дневных и ночных) могут иметь различный эффект, значение температур ночного периода выше, чем дневных. Решающая роль ночной температуры в процессах реактивации, а также противоположный эффект воздействия одной и той же температуры, но в разные часы суток (день – ночь) показана для многих групп членистоногих (Заславский, 1984).

Вероятно, это является косвенным свидетельством адаптаций к ритмам активности прокормителей.

С этих позиций рассмотрим жизненные циклы некоторых видов пастбищных иксодовых клещей.

### Таёжный клещ (*Ixodes persulcatus*)

Способностью к диапаузе (и перезимовыванию) обладают голодные и сытые личинки и нимфы, а также голодные половозрелые клещи. Сытые самки и яйца не диапаузируют и могут существовать только в тёплый период года (не перезимовывают).

Для голодных личинок и нимф характерна факультативная поведенческая диапауза, предотвращающая их питание осенью. Факультативный характер диапаузы заключается в возможности активации голодных личинок и нимф не только после зимовки, но и до неё, то есть они обладают двухфазным ритмом сезонной активности (Таёжный клещ ..., 1985).

Для сытых личинок и нимф характерна факультативная морфогенетическая диапауза, характерной особенностью которой является задержка линьки. Эта диапауза регулируется на основе фотопериодических реакций, возникает при питании во второй половине лета и осенью, и характеризуется высокой прочностью – завершение морфогенеза и линька происходят после многомесячной задержки.

Для взрослых голодных клещей характерна облигатная имагинальная поведенческая диапауза, предотвращающая их питание в осенний период. Её развитие закреплено генетически и не связано с фотопериодическими реакциями, процесс прекращения диапаузы зависит от холодной реактивации.

Регуляция развития и диапаузы личинок таёжного клеща осуществляется на основе длиннодневной фотопериодической реакции (Бабенко, 1966, цит. по: [Таёжный клещ..., 1985]). Бездиапаузное развитие личинок, независимо –

голодных или сытых, возможно только при содержании личинок до и после питания в условиях длинного дня. Короткодневный фотопериод стимулирует развитие морфогенетической диапаузы, однако этот тип реакции является второстепенным. Если в ходе развития особи фотопериодический режим направленно изменяется, часто возникают особые эффекты, вызванные не коротким или длинным днём по отдельности, а именно фактом их смены и направлением их чередований (Заславский, 1984). Такой механизм развития, базирующийся на взаимодействии двух взаимно противоположных реакций (длиннодневной и короткодневной) обеспечивает закрепление тенденции к бездиапаузному развитию весной и усиливает тенденцию к формированию диапаузы осенью.

Для нимф таёжного клеща характерен более сложный двухступенчатый тип реактивации, тем не менее у сытых нимф короткий световой день стимулирует развитие морфогенетической диапаузы. Продолжительность фотопериодически чувствительной стадии у личинок и нимф таёжного клеща не различается: она начинается с вылупления (или линьки) и заканчивается либо стимуляцией личиночных процессов у питающихся клещей, либо гибелью клещей.

Овогенез и морфогенез таёжного клеща являются температуро-зависимыми процессами, поэтому они существенно ускоряются в условиях температурного оптимума (18–25 °С для овогенеза, 22–25 °С для морфогенеза). Существует некоторая вариабельность термопреферендума в разных географических популяциях клещей. Общая продолжительность развития личинок и нимф с диапаузой в природных условиях находится примерно в одних пределах, и составляет от 11 до 16 месяцев.

Развитие таёжного клеща на разных в климатическом отношении территориях идёт по трёх-, четырёх- или (и) пятигодичному циклам. Продолжительные (более трёх лет) циклы развития характерны для северных территорий, где нимфы в год своей линьки не активизируются.

Принято считать, что ежегодно активизируются только особи, перелинявшие из нимф предшествующей осенью (Бабенко, 1985, цит. по: [Таёжный клещ..., 1985], с. 274), что не является, на наш взгляд, бесспорным утверждением. Скорее всего, группировки активных клещей в период их сезонной активности включают особей разного абсолютного возраста – каждая из них в любой отрезок времени представляет собой комплекс накладывающихся друг на друга разных генераций клещей.

Следует обратить внимание, что у экологически близкого таёжному клещу вида – европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* характер развития диапаузы существенно отличается. Для него диапауза характерна для всех фаз развития – яйца (факультативная яйцевая, или эмбриональная диапауза), голодных и сытых личинок, нимф и самок, что обеспечивает возможность зимовки на любой из этих стадий (Сердюкова, 1951, цит. по: [Таёжный клещ ....., 1985]; Белозеров, 1968). Это представляет интерес с точки зрения формирования адаптаций этих двух близких видов, имеющих значительное перекрытие ареалов в Евразии, где для них характерно совместное обитание в сходных экологических условиях.

В Западной Сибири аналогичная ситуация складывается между таёжным клещом и *I. pavlovskyi*.

### *Ixodes pavlovskyi*

Данные по биологии этого вида фрагментарны. Известно, что полный цикл развития от яйца до имаго занимает от 319 до 392 дней (Сапегина, 1972), то есть развитие клеща (с учётом продолжительности неблагоприятного зимнего периода) идёт по двухгодичному циклу.

Содержание клещей этого вида в лабораторных условиях позволяет предполагать отсутствие диапаузы у голодных имаго, в результате чего эта стадия в голодном состоянии не способна переживать зимний период. Учитывая сложившуюся

ситуацию с численностью *I. pavlovskiy* в рекреационной зоне Новосибирска (Ливанова и др., 2011; Малькова и др., 2012б) и Томска (Романенко, Чекалина, 2004; Романенко, 2004; 2009 а, б), о чём говорилось выше (см. раздел 2.2.1.), можно предположить наличие морфогенетической и поведенческой диапаузы у личинок и нимф, за счёт которой клещи на этих фазах развития эффективно переживают неблагоприятный период и весной следующего года раньше переходят в активное состояние. Возрастание орнитофильности вида в процессе смены фаз развития (см. раздел 2.2.1.), наряду с благоприятным температурным режимом во время питания клещей создаёт дополнительные условия для успешного прокормления и последующего метаморфоза.

#### Луговой клещ (*Dermacentor reticulatus*)

Единственной стадией, чувствительной к фотопериодическим воздействиям, является стадия голодных имаго. Диапауза стимулируется короткодневным фотопериодом и вызывает задержку овогенеза у напитавшихся самок (Разумова, 1966). Сроки созревания яиц у самок, напитавшихся в апреле, составляют более двух месяцев, тогда как у самок, напитавшихся в мае-июне, они сокращаются до семи суток (Арзамасов, 1957).

Клещи новой генерации (потомство клещей, напитавшихся весной), появившиеся на свет в конце лета, могут активизироваться и нападать на 4–8-е сутки после линьки. Но у основной массы напитавшихся самок этой генерации наступает диапауза до весны следующего года, когда эти особи завершают овогенез и дают кладки. По-видимому, после реактивации овогенеза его продолжительность становится температурозависимым процессом. Вследствие задержки овогенеза напитавшиеся осенью самки откладывают яйца лишь в начале лета, фактически одновременно с самками, напитавшимися весной. Это явление синхронизирует сроки появления личинок в кладках самок разных генераций.

Голодные личинки и нимфы имеют ограниченную продолжительность жизни (менее 60 и 50 суток соответственно). Сытые личинки и нимфы зимний период не переживают. Таким образом, исходя из вышеизложенного, весенние группировки лугового клеща представлены перезимовавшими имаго – потомством прошлогодних генераций, а осенние – особями двух или более генераций – потомством перезимовавших самок и самок, появившихся в текущем сезоне.

В весенний период может происходить подтопление местообитаний лугового клеща паводковыми и талыми водами (Нецкий, Богданов, 1972). Клещи переживают затопление в подстилке под водой, но активизируются лишь осенью. Это отражается на величине осеннего пика активности на фоне низких показателей прокормления личинок и нимф текущего сезона. В целом, развитие клещей данного вида идёт по одногодичному циклу.

### Степной клещ (*Dermacentor marginatus*)

Чувствительной к фотопериодическим воздействиям является стадия голодных имаго, на протяжении которой происходит детерминация скрытой (потенциальной) диапаузы. В отличие от лугового клеща, она может проявляться после насыщения самок как задержкой овогенеза, так и задержкой яйцекладки. Имагинальная диапауза степного клеща по своему функциональному назначению является зимней и стимулируется короткодневной фотопериодической реакцией (Белозёров, 1968). После питания чувствительность самок к фотопериоду и температуре утрачивается, поэтому условия содержания сытых самок не сказываются на состоянии, детерминированном на стадии голодного имаго.

Наступление имагинальной диапаузы не зависит от фотопериодических условий существования личинок и нимф, так как у этих фаз развития чувствительность к фотопериоду отсутствует. В эксперименте было показано, что у самок,

находившихся до питания под воздействием длинного дня, возникала задержка овогенеза до года, независимо от фотопериодического воздействия (короткого или длинного) после питания. Критическая продолжительность дня для формирования диапаузы у самок разных географических популяций вида составляла от 14 до 19 часов. Напротив, у самок, находившихся до питания в условиях короткого дня (6–8 часов), отмечалась тенденция к бездиапаузному развитию. Такой характер реакции на фотопериод наблюдался в разных географических популяциях степного клеща в условиях умеренных (+18 °С – температура эксперимента) температур; при росте температуры до +25 °С количество самок, развивавшихся без диапаузы, сокращалось (Яшкуль, 1956). В результате этого у разных географических популяций степного клеща в процессе метаморфоза реализуются два противоположных типа реакций по воздействию на формирование диапаузы и скорость развития: тепловая и холодовая.

Такой эффект – увеличение доли диапаузирующих самок на фоне короткого (6–8 часов) дня наблюдался в популяциях *D. marginatus* из Центрального Казахстана и Среднего Поволжья (Белозёров, 1970, цит. по: [Заславский, 1984]). Для видов с подобным характером реакции на температурный режим действие температуры на формирование диапаузы и на скорость развития находится в полном противоречии, то есть наблюдается инверсия реакции, зависящая от уровня температуры среды обитания. У южных популяций в естественных условиях такой инверсии, по-видимому, не наблюдается, однако в эксперименте этот эффект проявляется (рост числа диапаузирующих самок под влиянием высокой температуры на фоне короткодневного фотопериода).

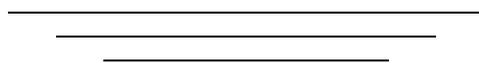
Характер фотопериодической чувствительности голодных имаго у степного клеща сохраняется более одного года существования. Важной особенностью чувствительной к фотопериоду фазы развития является обратимость фотопериодических воздействий, что обеспечивает эффективность репродукции вида на следующий сезон: пребывание голодных самок в условиях

длинного дня снимает эффект предшествующих (прошлогодних) короткодневных воздействий, и наоборот.

Таким образом, характер и скорость овогенеза у *D. marginatus* после насыщения складывается на основе стимуляции эффекта внешних воздействий на протяжении всего периода их существования до момента нападения на хозяина. Для сытых самок степного клеща характерна холодовая диапауза, при которой высокие температуры только усиливают прочность и продолжительность диапаузы, успешная реактивация овогенеза возможна только в условиях низких температур (от 2 до 4 месяцев холодовой стимуляции). Реактивация представляет собой спонтанный процесс, обеспечивающий восстановление способности к развитию (Данилевский, 1961; цит. по: [Заславский, 1984]). После реактивации нейтральные к воздействию температур на стадии диапаузы сытые самки степного клеща быстрее завершают овогенез при высоких температурах. Развитие клещей данного вида идёт по одногодичному циклу.

В целом, лабораторное содержание пастбищных иксодид разных видов показывает, что реальная структура их популяций сложнее, чем та, которая может быть спрогнозирована на основании фотопериодической регуляции развития диапаузы. В лабораторных условиях взрослые клещи *D. reticulatus*, *D. marginatus* и *I. persulcatus* сохраняют жизнеспособность до трёх сезонов (две зимовки) при содержании в условиях пониженных температур (около +10 °С). Самки более жизнеспособны, чем самцы.

В связи с этим есть основание утверждать, что популяционные группировки пастбищных иксодид включают особей не только разных генераций, но и разного абсолютного и календарного возрастов. Косвенным «индикатором» неоднородности этих группировок может быть оценка соотношения и численности клещей разных физиологических возрастов на разных этапах популяционного цикла. Однако, непосредственной связи между физиологическим и календарным (абсолютным) возрастaми, по-видимому, не существует.



### 3. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ

Основные методические подходы к работе с иксодовыми клещами в полевых и лабораторных исследованиях регламентированы методическими указаниями МУ 3.1.3012-12 «Сбор, учёт и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней» и санитарно-эпидемиологическими правилами: СП 1.3.1285-03 «Безопасность работы с микроорганизмами I–II групп патогенности (опасности)» (пп. 2.13, 2.14); СП 1.3.2322-08 «Безопасность работы с микроорганизмами III–IV групп патогенности (опасности) и возбудителями паразитарных болезней» в редакции постановлений главного государственного санитарного врача РФ от 02.06.2009 № 42, от 29.06.2011 № 86 (пп. 2.9; 2.10).

При планировании работ по учётам численности иксодовых клещей следует исходить из принятого биогеографического и ландшафтного районирования территории исследований. В частности, при организации работ на территории Западной Сибири необходимо учитывать не только традиционное деление этого региона на природные зоны и подзоны, но и провинциальные особенности каждой зоны (см. гл. 1; цв. I, рис. 1).

Основные этапы работы полевой группы на очаговой территории включают:

- *постановку цели и задач исследований;*
- *выбор контрольных территорий, пунктов и сроков наблюдений;*
- *проведение рекогносцировочных учётов на выбранных контрольных территориях с целью предварительной оценки численности клещей и определения требуемой минимальной протяженности контрольных учётных маршрутов или (при учётах на площадь) контрольных участков;*
- *проведение учётов численности имаго;*

- *проведение* отловов мелких млекопитающих и птиц, их очёс и прижизненный осмотр для *оценки численности преимагинальных фаз* развития иксодовых клещей;
- *сбор, хранение и доставку полевого материала* в полевую и (или) стационарную лабораторию;
- *определение видового состава* собранных клещей;
- *подготовку клещей к лабораторным исследованиям.*

В данной главе рассмотрены основные методы полевых (раздел 3.1) и лабораторных (раздел 3.2) исследований иксодовых клещей.

### **3.1. Методы полевых исследований иксодовых клещей**

Имаго пастбищных иксодовых клещей (самки, самцы) собирают на волокушу или флаг с растительности; преимагинальные фазы (личинки, нимфы) – при очёсе животных (мелких млекопитающих или птиц) перед их вскрытием, а также при прижизненном осмотре хозяев-прокормителей.

Гнездово-норовых иксодид собирают при очёсе или прижизненном осмотре мелких млекопитающих или птиц (личинки, нимфы, самки), либо из их гнёзд (все фазы).

#### **3.1.1. Выбор контрольных территорий**

Проведение учётов численности эпидемически значимых переносчиков и оценка уровня их инфицированности возбудителями природно-очаговых инфекций различной этиологии необходимы при планировании мероприятий по прогнозированию эпидемиологической обстановки на той или иной территории. С этой целью важно грамотно выбрать основные пункты наблюдений с учётом структуры населения, характера биотопического распределения и сезонных пиков активности иксодовых клещей и их прокормителей в различных ландшафтах Западной Сибири. При наличии данных многолетних наблюдений за динамикой численности, инфицированностью и сроками

сезонной активности клещей, для каждой конкретной территории возможно прогнозирование не только сроков их активизации, но и основных тенденций в изменении их численности и инфицированности в предстоящий сезон. Такой прогноз базируется на закономерной цикличности наблюдаемых явлений. Важными факторами, влияющими на циклические изменения численности, инфицированности и сроков сезонной активности переносчиков, являются сезонные вариации климатических изменений. Для получения более полной информации мы предлагаем использовать данные гидрометеослужбы по долгосрочному прогнозированию погодных изменений.

Учитывая многолетний опыт работы специалистов Центров гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора на различных административных территориях Западной Сибири, а также 30-летний опыт собственных исследований в этом направлении, следует признать, что наиболее эффективна тактика проведения полевых исследований на контрольных территориях (участках). При выборе контрольных участков учитывают ландшафтную специфичность территории и наличие на ней комплекса природных очагов инфекций. Количество таких участков определяется в зависимости от размеров и ландшафтного разнообразия административной территории (обычно – от двух до шести). На этих территориях должен осуществляться весь комплекс исследований, включающий учёт численности имаго и преимагинальных фаз развития клещей, а также учёт численности их прокормителей.

Каждая контрольная территория для проведения наблюдений за иксодовыми клещами должна:

- *включать естественные типы местообитаний, характерные для данной ландшафтной зоны;*
- *иметь достаточно большие размеры для проведения маршрутных учётов (см. ниже);*
- *иметь низкий уровень рекреационной нагрузки (отсутствие баз отдыха непосредственно на выбранной территории)*

*и умеренный уровень сельскохозяйственной деятельности (отсутствие крупных пастбищ и сплошной распашки);*

- *не подвергаться акарицидным обработкам.*

Кроме работы на контрольных территориях рекомендуется проведение более широких рекогносцировочных исследований в пределах каждой ландшафтной зоны один раз в 3–5 лет, в зависимости от региональных особенностей динамики численности клещей. Для территорий южной тайги, подтайги, лесостепи и степи равнинной части Западной Сибири рекомендуемый интервал составляет 3 года.

### **3.1.2. Учёт численности и сбор имаго пастбищных иксодовых клещей**

Для учётов численности и сбора имаго пастбищных клещей в различных биотопах закладываются **учётные маршруты**. Для рационального планирования маршрутов и точного расчёта их протяжённости целесообразно иметь GPS-навигатор с топографической картой местности проведения работ; для лесопокрытых территорий можно дополнительно использовать лесотаксационные план-схемы, применяемые в лесном хозяйстве (цв. IX, рис. 10).

Работа на выбранной контрольной территории обычно начинается с проведения **рекогносцировочного учёта** численности иксодовых клещей. Рекогносцировочный учёт *должен охватывать основные типы биотопов, пригодных для обитания клещей, и иметь протяжённость не менее 1 км в каждом конкретном типе биотопов.*

Данные, полученные при проведении рекогносцировочного учёта, являются предварительными и используются лишь для определения объёмов последующих контрольных учётов численности клещей (но не для итоговой оценки численности).

Универсальной **единицей учёта** является количество клещей, собранных на флаг или волокушу, в пересчёте на 1 км маршрута (экз./км), или (в зависимости от задач) на единицу

площади (экз./кв. км, экз./га). *Считаем нецелесообразным принимать за единицу учёта количество особей, собранных за усреднённый учётный час (экз. на 1 флаго/час):* из-за различий в скорости движения учётчиков в разных местообитаниях и при разном уровне численности клещей сравнение данных на основе времени, затраченного на проведение учёта, некорректно.

**Сбор клещей** проводится на стандартную волокушу или флаг из белой вафельной ткани (размер 60x100 см). Регламентируемый в МУ 3.1.3012-12 размер волокуши 1,5 x 2,0 м для проведения учётов на степных участках считаем нецелесообразным, поскольку, это противоречит существовавшим длительное время нормативам (60x100 см), а также затруднит сопоставление учётных данных, полученных ранее, с новыми. Кроме того, волокуша размером 1,5 x 2,0 м очень неудобна для работы на открытых продуваемых территориях.

Волокушу используют обычно на открытых участках (степные биотопы, низкотравные луга), флаг – на луговых и лесных участках с высокой травой, кустарниками и высоким уровнем захламления валежником (цв. XI, рис. 11, а). При использовании волокуши на открытых пространствах заднюю кромку (карман) необходимо утяжелить.

Осмотр волокуши или флага (цв. XI, рис. 11, б) проводится не чаще, чем через 10 шагов (или 10 взмахов флагом). Собирать клещей очень удобно во **влажные бинты** (оптимальная ширина 5 см; цв. XI, рис. 11, в). **Руки сборщика** при этом **не должны быть намазаны репеллентами**, поскольку последние (независимо от назначения) губительны для клещей.

После каждого учётного маршрута бинт с собранными клещами помещают в полиэтиленовый пакет (удобны небольшие пакеты «с замком»). В таком виде клещи хорошо сохраняются живыми в течение достаточно длительного времени (до месяца) при условии хранения их в прохладном месте, оптимально – в бытовом холодильнике при температуре +4 °С (**ВАЖНО:** при длительном хранении пакеты с влажными бин-

тами следует держать открытыми или периодически открывать для проветривания).

Пакеты с клещами маркируют, а в полевой дневник заносят информацию о дате, месте, времени проведения учёта (с ... по ...), протяжённости маршрута (расстояние в км), количестве учётчиков и количестве собранных клещей.

При использовании лесотаксационных карт и GPS-навигаторов записывают номера кварталов и выделов, в которых проводился учёт, а также номера точек траектории движения. При использовании GPS-навигаторов отметки координатных точек проводятся:

- 1) *в начале маршрута;*
- 2) *в местах генерального изменения направления маршрута;*

- 3) *при пересечении границ местообитаний* различного типа (в зависимости от размера таковых и траектории движения по местообитанию возможна регистрация дополнительных точек движения);

- 4) *по завершении маршрута*, при этом точки маршрута привязывают к типу местообитания путём занесения координат пограничных (на границе местообитаний) точек (или их номеров по маршруту) в полевой дневник для последующей расшифровки и определения протяжённости участков маршрута в пределах однотипных местообитаний.

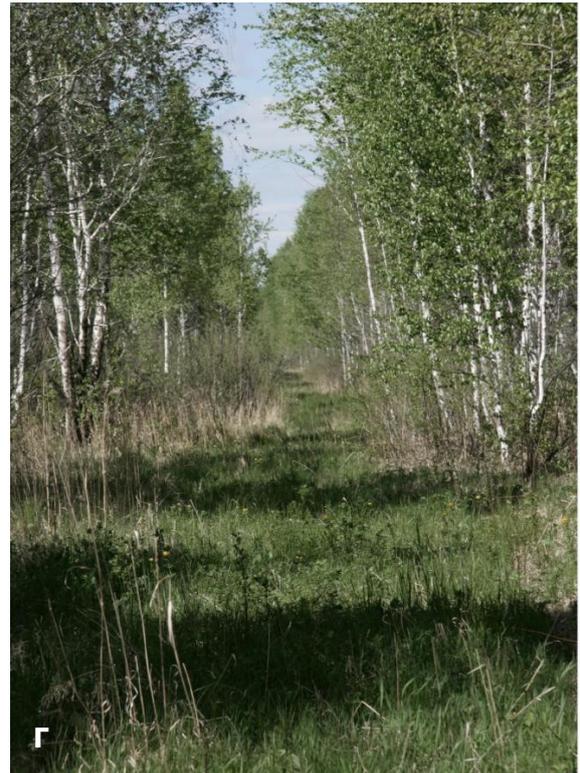
В дальнейшем эту информацию переносят в учётный журнал или (и) электронную базу данных. Информацию с GPS-навигатора после завершения цикла учётных работ также переносят в специализированную базу (выбор программы хранения и манипулирования данными с GPS-навигатора определяется его типом). *Независимо от способа проведения учёта* (визуально, с привязкой к карте, или с помощью технических средств), *собирают клещей в пределах биотопов разного типа* (в том числе при прохождении одного учётного маршрута) *и в дальнейшем исследовать их следует отдельно*. По окончании



Ландшафтные провинции

- |   |                                 |   |                                   |
|---|---------------------------------|---|-----------------------------------|
| ⑨ | ■ Кондинское левобережье        | ⑳ | ■ Заобская провинция              |
| ⑩ | ■ Приобская провинция           | ㉑ | ■ <i>Тобольская лесостепь</i>     |
| ⑪ | ■ Вах-Тымская провинция         | ㉒ | ■ Ишимская лесостепь              |
| ⑫ | ■ <i>Приуральская провинция</i> | ㉓ | ■ Барабинская лесостепь           |
| ⑬ | ■ Кондо-Тавдинская провинция    | ㉔ | ■ Приобская лесостепь             |
| ⑭ | ■ Тобол-Иртышская провинция     | ㉕ | ■ Прииртышская степь              |
| ⑮ | ■ Васюганье                     | ㉖ | ■ Кулундинская степь              |
| ⑯ | ■ Кеть-Чулымская провинция      | ㉗ | ■ Салаирский кряж                 |
| ⑰ | ■ Затобольская провинция        | ㉘ | ■ Кузнецкая котловина             |
| ⑱ | ■ Ишимская провинция            | ㉙ | ■ Кузнецкий Алатау и Горная Шория |
| ㉒ | ■ Барабинская провинция         |   |                                   |
|   |                                 | — | Границы областей                  |

**1. Рис. 1. Биogeографическое районирование Западной Сибири; названия и номера провинций даны по: [Западная Сибирь ..., 1963]; ландшафтные зоны и подзоны: III – лесная зона (III<sub>2</sub> – средняя тайга; III<sub>3</sub> – южная тайга; III<sub>4</sub> – подтайга); IV – лесостепная зона (IV<sub>1</sub> – северная лесостепь; IV<sub>2</sub> – южная лесостепь); V – степная зона (V<sub>1</sub> – разнотравно-дерновинно-злаковые степи; V<sub>2</sub> – сухие степи)**



**II. Рис. 2. Местообитания таёжного клеща (*Ixodes persulcatus*) в условиях различных ландшафтов Западной Сибири:**

- а – темновойные участки черневой тайги предгорий Салаира (Тогучинский р-н Новосибирской обл.); б – сосновые и смешанные леса в предгорьях Салаира (Тогучинский р-н Новосибирской обл.); в – сосновые и смешанные леса подтаёжные типа в подзоне северной лесостепи (Варгашинский и Мокроусовский р-ны Курганской обл.); г – заболоченные лиственные леса в подзоне северной лесостепи (Курганская обл.)

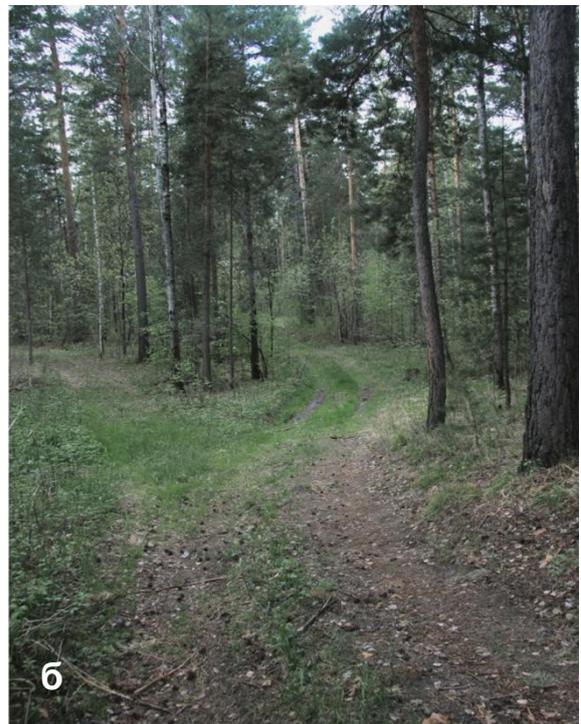


**III. Рис. 3. Местообитания таёжного клеща (*Ixodes persulcatus*) в условиях различных ландшафтов Западной Сибири:**

- а – заболоченные лиственные леса подтаёжного типа в долине р. Тобол в подзоне северной лесостепи (Упоровский р-н Тюменской обл.);  
 б – берёзовые и осиново-берёзовые леса северной лесостепи (Омская обл.); в – луга по окраинам кочкарниковых болот северной лесостепи (Тюкалинский р-н Омской обл.); г – межлесные луговины в горной тайге (Турочакский р-н Республики Алтай)



**IV. Рис. 4. Местообитания таёжного клеща (*Ixodes persulcatus*) в условиях различных ландшафтов Западной Сибири:**  
 а – березовые колки в северной лесостепи (Армизонский р-н Тюменской обл.);  
 б – средняя тайга (Нижневартовский р-н ХМАО–Югра)



**IV. Рис. 5. Местообитания *Ixodes pavlovskyi* в Западной Сибири:**  
 а – осиново-берёзовые леса (г. Новосибирск; территория Сибирского Ботанического сада); б – сосновые боры по берегу Бердского залива (Новосибирская обл.; совместно с *Ixodes persulcatus*)



а



б



в



г

**V. Рис. 6. Местообитания лугового клеща *Dermacentor reticulatus* в условиях различных ландшафтов Западной Сибири: межколочные луга северной лесостепи (а – Называевский р-н Омской обл.; б – Венгеровский р-н Новосибирской обл.); ленточные боры в «боровой степи» Алтайского края (в – Угловский р-н); луговины правобережного Приобья (г – Искитимский р-н Новосибирской обл.)**



**VI. Рис. 7. Местообитания степного клеща *Dermacentor marginatus* в условиях различных ландшафтов Западной Сибири:**  
а – залежи на берегу оз. Белое (Армизонский р-н Тюменской обл.); б – луга северной лесостепи (Армизонский р-н Тюменской обл.);  
в – луга северной лесостепи (Называевский р-н Омской обл.); г – остепнённые луга ленточных боров в «борово́й степи»  
Алтайского края



a



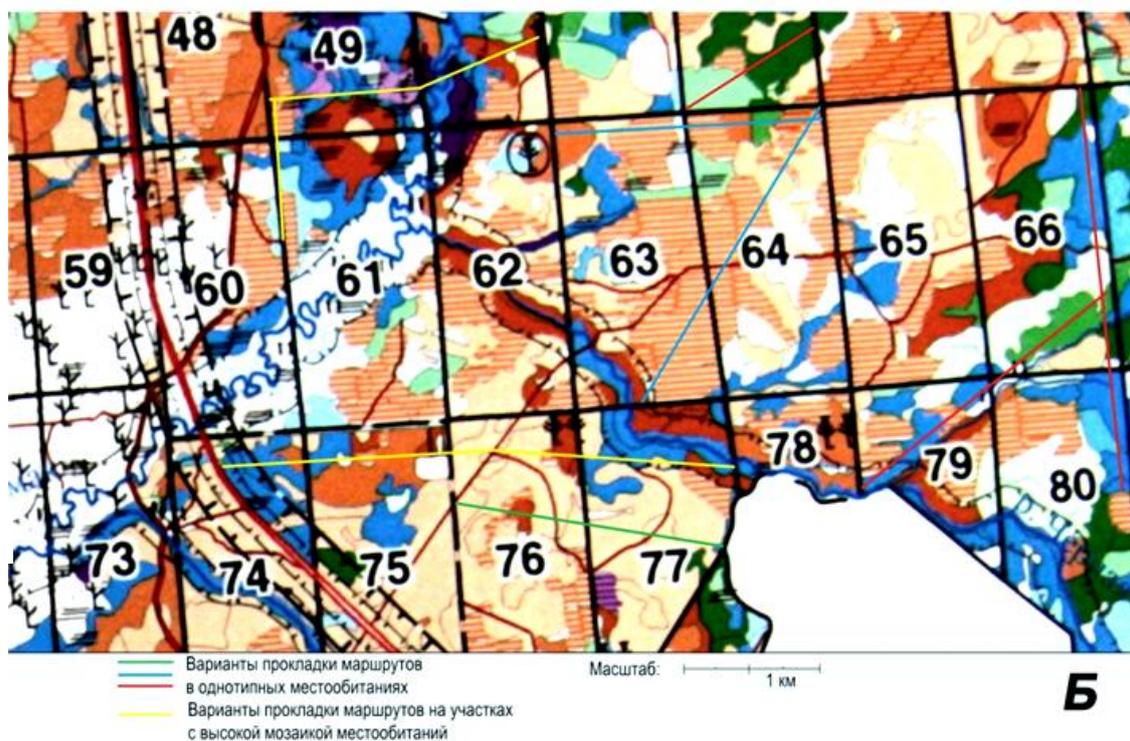
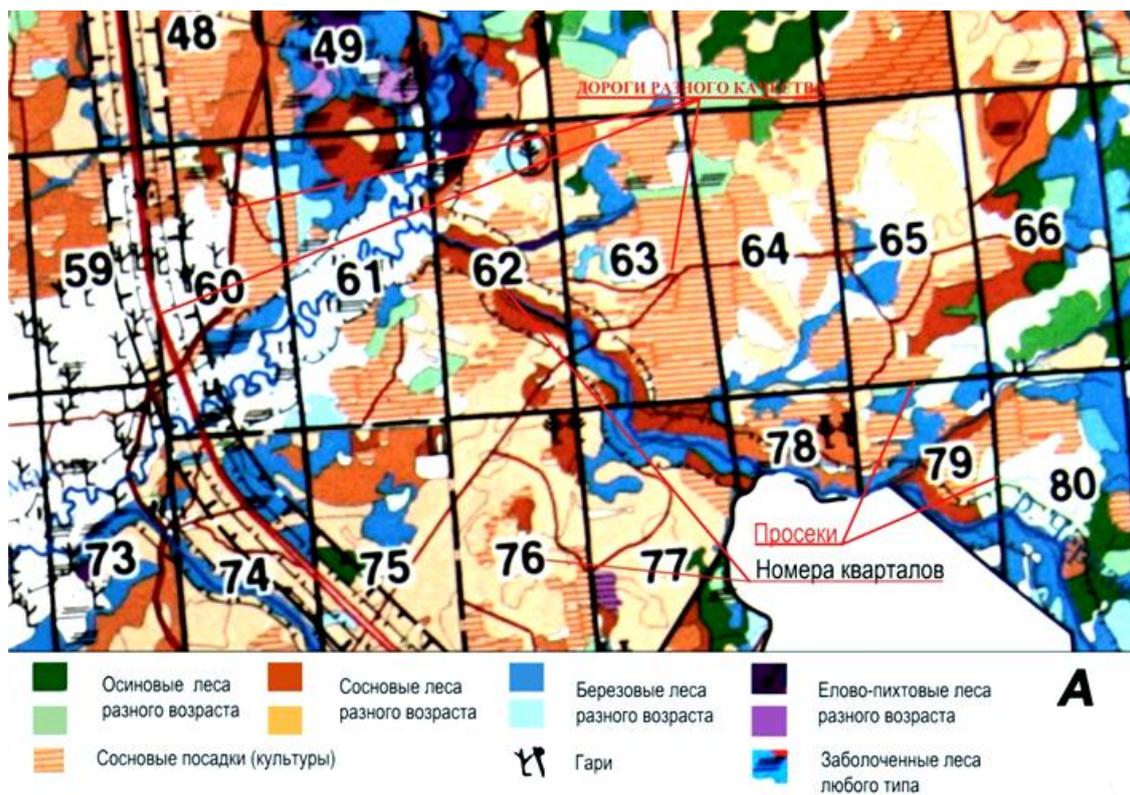
б



в

**VII. Рис. 8. Местообитания лесостепного клеща  
*Dermacentor silvarum* в Западной Сибири:**

а – заболоченные участки лиственного леса в «боровой степи»  
(Угловский р-н Алтайского края); б – лиственные леса  
по приобским логам (Искитимский р-н Новосибирской обл.);  
в – кустарники вдоль ручьев (Краснощёковский р-н  
Алтайского края)



**IX. Рис. 10. Лесотаксационная карта-схема (фрагмент):**  
 А – образец карты; Б – образец разметки учётных маршрутов  
 на лесотаксационной карте-схеме

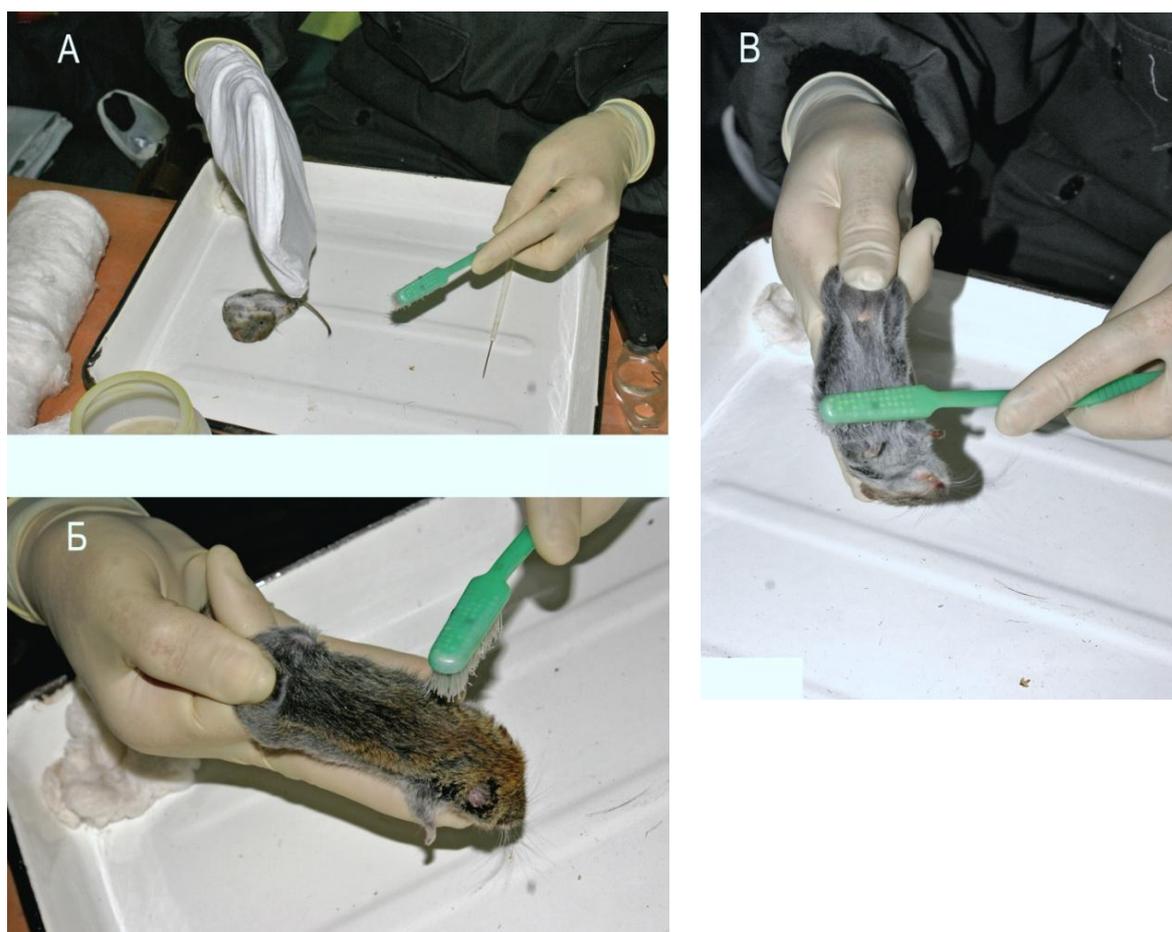


**Х. Рис. 11. Учёт численности и сбор пастбищных иксодовых клещей:**

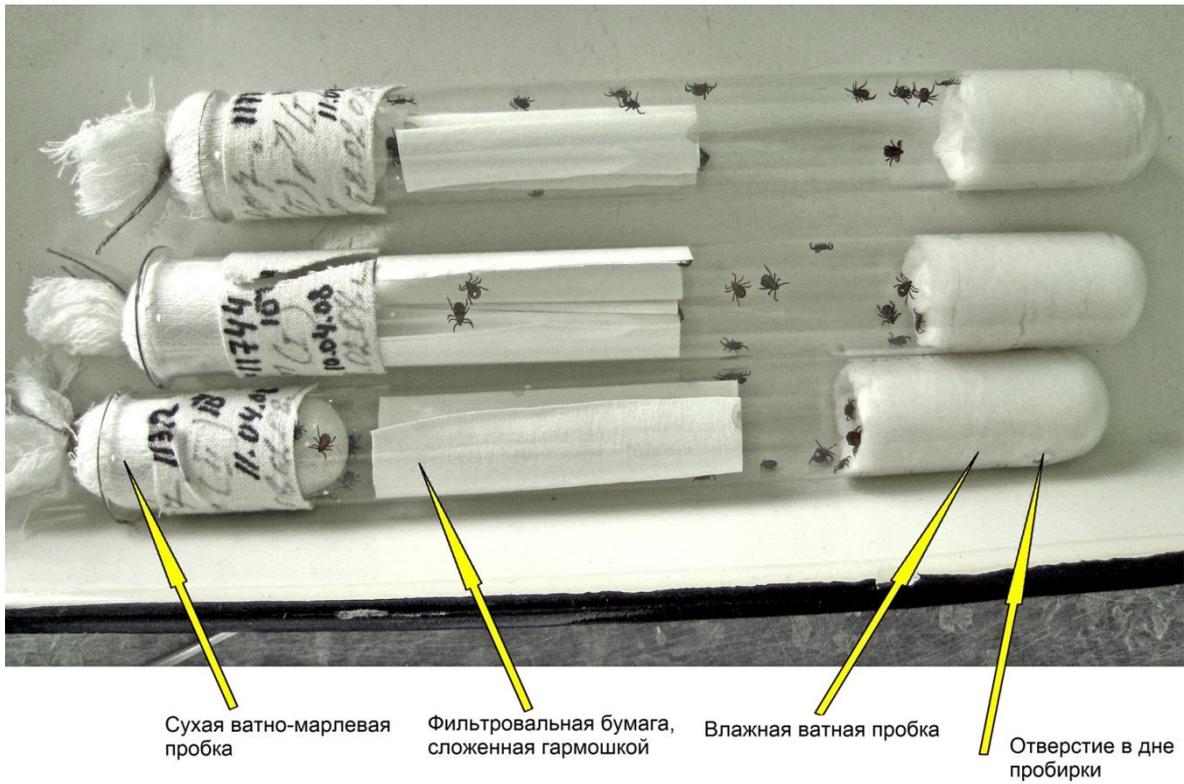
А – учёт численности клещей с флагом на лесной дороге; Б, В – осмотр волокуши и сбор клещей во влажные бинты



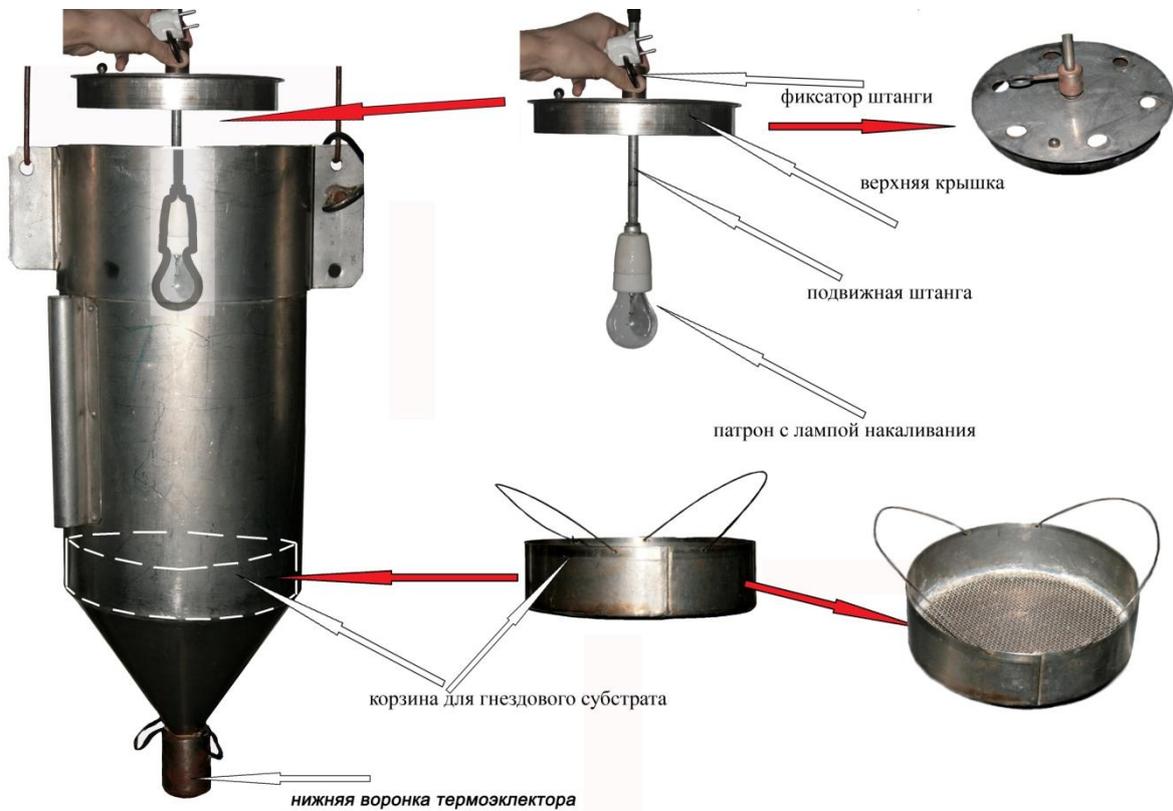
**XI. Рис. 12. Организация рабочего места при очёсе зверьков**



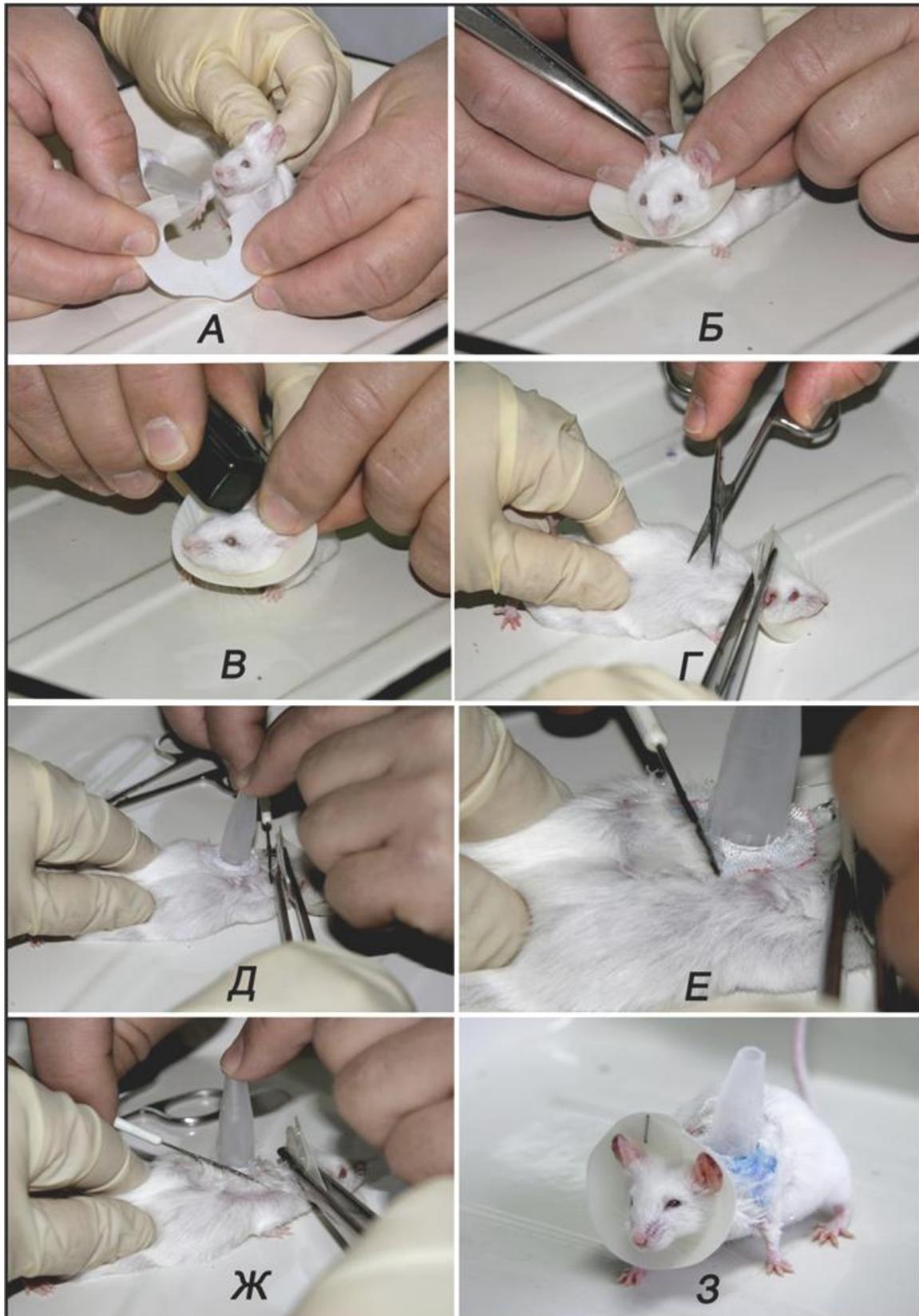
**XI. Рис. 13. Последовательность очёса зверька:**  
 А – обработка мешка (счёсывание эктопаразитов со стенок мешка);  
 Б – очёс зверька со спины; В – очёс зверька с брюшной стороны



**ХП. Рис. 14. Пробирки с дифференцированной влажностью для хранения живых иксодовых клещей**

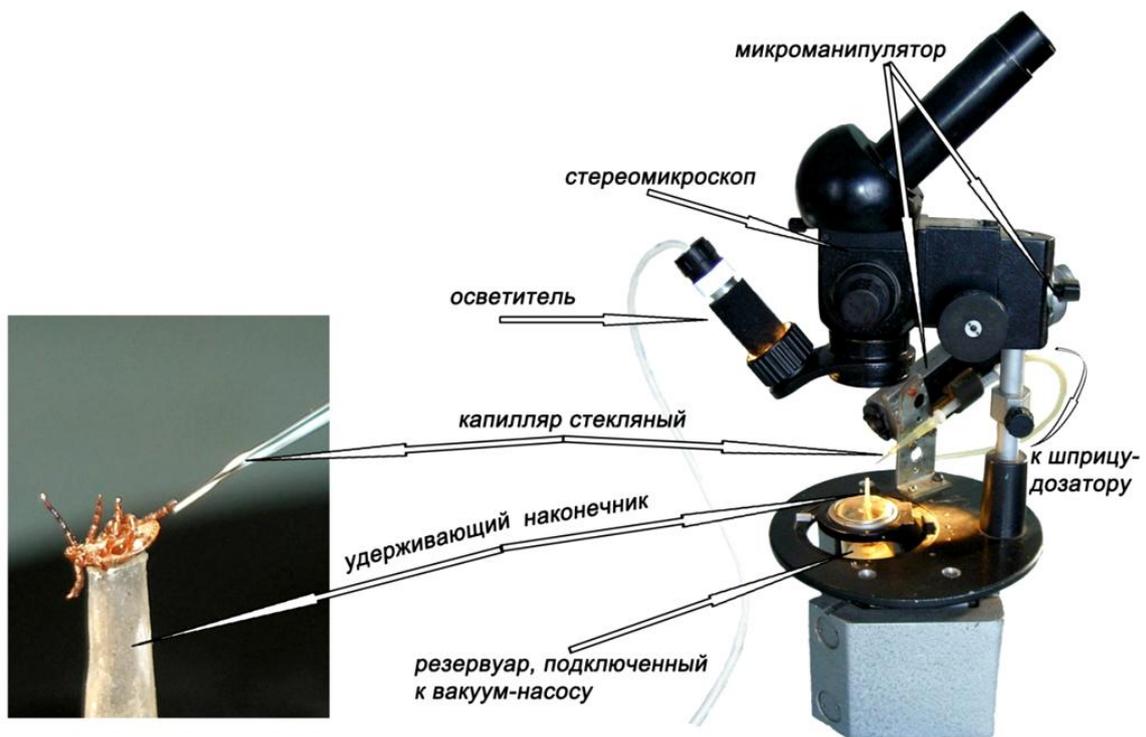


**ХП. Рис. 15. Устройство однокамерного вертикального термоэлектрора**



**ХШ. Рис. 16. Последовательность подготовки животного к кормлению имаго клещей:**

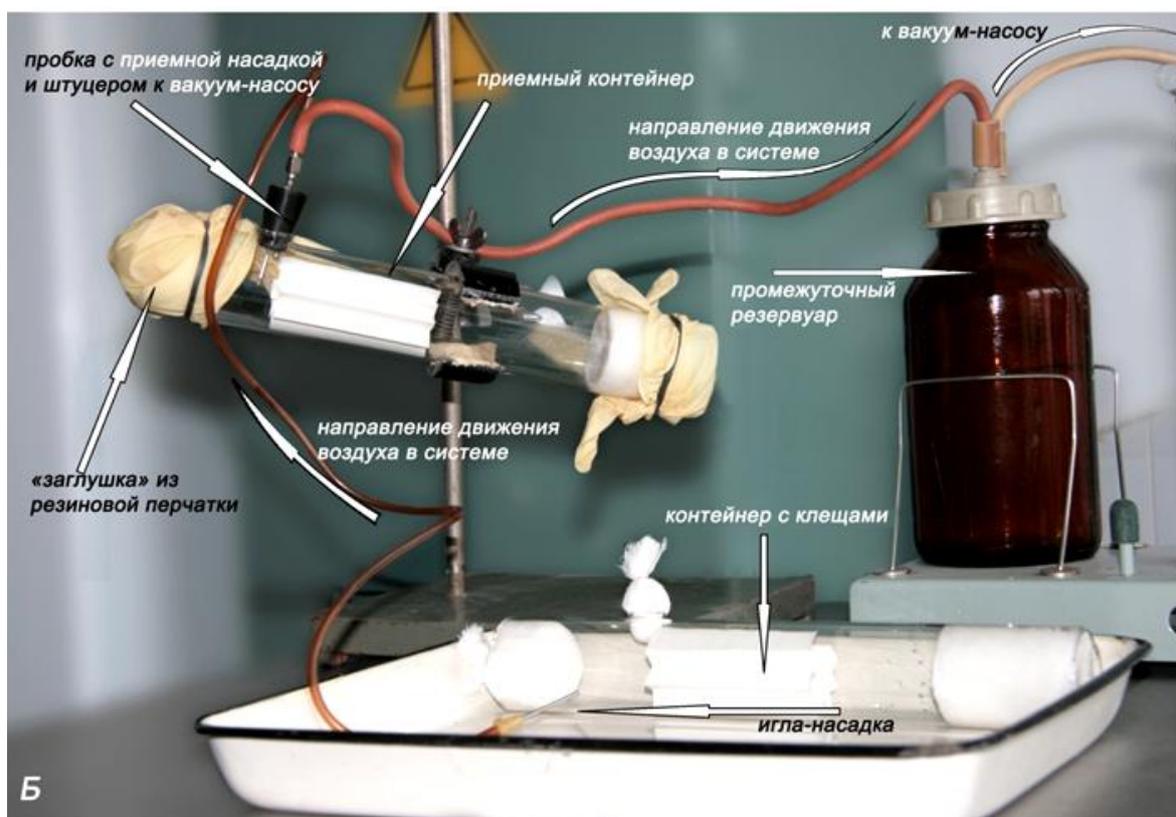
А–В – надевание «воротника»; Г – подготовка зверька к наклейке колпака; Д–Ж – наклейка колпака; З – общий вид зверька, подготовленного для подсадки клещей



**XIV. Рис. 17. Микроинъектор для парэнтерального заражения имаго иксодовых клещей**



**А**



**Б**

**XV. Рис. 18. Вакуумная установка для формирования проб в пробирки или флаконы (А) и пересадки личинок и нимф в чистые контейнеры для последующего содержания (Б)**

учёта клещей необходимо разобрать по виду и полу и подготовить для хранения (см. раздел 3.2.1 и гл. 4).

**ВАЖНО:** общую оценку состояния численности популяции иксодид на той или иной территории проводят на основании цикла контрольных учётов в конкретных биотопах (местообитаниях). При проведении контрольных учётов численности пастбищных иксодовых клещей в экотонах (на границах местообитаний) следует их анализировать отдельно от учётов, проводимых в одном из типов граничащих биотопов (например: данные по учёту численности клещей в экотоне «лес – луг» нельзя объединять с данными по учётам в биотопах «лес» или «луг»).

### Основные требования к проведению линейных учётов

1. *Суммарная протяжённость маршрута в однотипных биотопах должна составлять не менее 5 км, стандартная скорость движения учётчика – не более 2 км/ч.;*

2. *Протяжённость учётных маршрутов в годы депрессии численности клещей, а также при высоком уровне мозаичности местообитаний должна превышать указанный выше норматив (5 км) не менее чем вдвое.* Целесообразность увеличения протяжённости учётного маршрута при депрессии численности клещей обоснована необходимостью получения репрезентативных данных, снижающих вероятность ошибки. В монографии «Таежный клещ ...., 1985» дана таблица для нахождения величины ошибки среднего без проведения вычислений при учёте численности клещей (табл. 4). Ошибка полученных данных не должна превышать 10–15 %. Для выполнения этого условия можно, используя данную таблицу, определить необходимую минимальную протяжённость учётного маршрута *по конкретному типу биотопа* (серая заливка ячеек в таблице), исходя из регистрируемой численности имаго по данным рекогносцировочного учёта.

**Величина ошибки среднего обилия таёжного клеща в зависимости от уровня обилия имаго (экз./км) и длины пройденного исследователем маршрута (км) (по: [Таежный клещ ....., 1985])**

Обилие клещей (экз./км)	Длина учётного маршрута (км):							
	1		3		5		10	
	m	p, %	m	p, %	m	p, %	m	p, %
1	1,00	100	0,58	58	0,45	45	0,32	32
5	2,24	45	1,29	26	1,00	20	0,71	14
10	3,16	32	1,83	18	1,41	14	1,00	10
50	7,07	14	4,08	8	3,16	6	2,24	4
100	10,00	10	5,77	6	4,47	4	3,16	3
500	22,36	5	12,91	3	10,00	2	7,07	1

*Примечание:* m – величина ошибки среднего обилия клещей; p, % – ошибка средней величины, выраженная в процентах; **серая заливка** ячеек соответствует минимально допустимой протяжённости маршрута (км) в конкретном типе биотопа.

3. При выборе биотопов для проведения учётов *следует отдавать предпочтение тем, которые имеют большую площадь.* 4. При приближении к экотону контрольные учёты следует прерывать и возобновлять их в следующем биотопе на некотором удалении от экотона (обычно несколько десятков метров); *учёт в экотонах проводится отдельно.*

5. *Учёты в пределах однотипных местообитаний следует проводить на маршрутах, имеющих разные направления* (см. цв. IX, рис. 10, Б).

6. *Повторное прохождение* одного и того же маршрута допускается с перерывом в 4–5 дней в период пика сезонной активности клещей, если: местообитания данного типа малочисленны, но имеют важное значение в поддержании локальных группировок иксодовых клещей конкретного вида или суммарная (за цикл учётов) протяжённость учётных маршрутов в них существенно меньше 5 км.

7. *Учёты проводятся в благоприятных погодных условиях, после полного высыхания травы от росы (в условиях юга Западной Сибири – начиная с 10–11 часов утра); в период максимума сезонной активности клещей (см. табл. 2) рекомендуется проведение учётов и в вечернее время (с 16 часов).*

8. В учётные маршруты следует *включать не только участки вдоль дорог и торных троп*, где, как известно, отмечается высокая концентрация клещей, *но и крупные фрагменты однотипных местообитаний, лежащих вне троп и дорог*.

**Не допускается проводить сбор клещей:**

- для медико-биологических исследований *только с локальных участков высокой численности*, поскольку эти данные искажают реальную картину их численности и инфицированности;

- *в условиях долговременных осадков, аномально высоких или аномально низких (для данного периода времени) температур, в периоды перемены погоды (независимо от того, ухудшение или улучшение)*, так как такие учётыв приводят к ложным результатам.

В некоторых случаях целесообразно использование другой тактики проведения учётов численности иксодовых клещей – **на учётную площадь** (например: высокая мозаичность местообитаний, имеющих малую площадь, недостаточную для проведения линейных учётов; ограниченная площадь пригодных для обитания клещей биотопов и т. п.). При этом основные принципы выбора территории и проведения учётов те же, что и для линейных учётов (см. выше).

**НО:** в однотипных местообитаниях учётные площадки должны быть достаточно удалены друг от друга, а *площадь одной учётной площадки в местообитаниях лесного типа* должна быть не менее 1 га, *в безлесных местообитаниях* – не менее 3 га. *Количество таких площадок* в однотипных местообитаниях при проведении одного цикла учётных работ должно быть *не менее четырех*. Кроме того, *в отличие от линейного учёта*, когда учётчик движется в одном направлении, пересекая тот или иной биотоп, *при проведении учётов на площадь* учётчик с флагом (или волокушей) движется «челноком», последовательно охватывая всю площадь биотопа (при таком движении

необходимо максимально *избегать повторного прохождения отдельных участков*).

Как уже говорилось выше, при планировании полевых исследований необходимо *учитывать ландшафтные особенности территории и структуру населения иксодовых клещей* в той или иной ландшафтной зоне (подзоне). Оптимальные сроки проведения учётов численности пастбищных иксодовых клещей на территории равнинной части Западной Сибири приведены в табл. 5.

**Лесная зона** (равнинная тайга: средняя и южная тайга, подтайга; Тюменская, Омская, Новосибирская, Томская области; черневая тайга предгорьев Салаира и Кузнецкого Алатау: Новосибирская, Кемеровская области): основу населения пастбищных иксодид составляет таёжный клещ; на территориях, расположенных восточнее Оби (в пределах Новосибирской, Томской и, вероятно, Кемеровской областей), встречается совместно с *I. pavlovskyi* (см. гл. 2, раздел 2.2.1.). Учёты численности имаго *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* проводят на флаг в наиболее типичных для них местообитаниях – в коренных и вторичных лесах, по поймам малых и крупных рек, на зарастающих разновозрастных вырубках и т. д. (см. цв. II–IV, рис. 2–5), а также в городских парках и лесных массивах естественного и искусственного происхождения в рекреационных зонах крупных городов.

**Приобские ленточные боры и островные леса** (приобские территории Новосибирской области и Алтайского края). На левобережных приобских территориях Новосибирской области население пастбищных иксодид представлено *I. persulcatus* и *D. reticulatus*; возможно – *I. pavlovskyi* (характер его распространения здесь требует уточнения).

На правобережье Оби (в пределах Новосибирской области и Алтайского края) – *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *D. silvarum* и *D. reticulatus*, имеющий локальное распространение (преимущественно на территории Алтайского края).

### Оптимальные сроки проведения учётов численности пастбищных иксодовых клещей в равнинной части Западной Сибири

Ландшафт-ная зона	Область	№№ провин-ции <sup>1</sup>	Виды клещей	Сроки проведения учётов
Лесная зона	Тюменская, Омская, Ново-сибирская	9–10, 12–15, 17–19	<i>I. persulcatus</i>	III дек. мая – II дек. июня
	Новосибирская, Томская	16, 20, 31	<i>I. persulcatus</i> <i>I. pavlovskyi</i>	I–II дек. мая – II–III дек. июня
Приобские ленточные боры и островные леса	Новосибирская (приобские территории на лево- и правобережье)	24	<i>I. persulcatus</i> <i>I. pavlovskyi</i>	II дек. мая – I декада июня
			<i>D. reticulatus</i> <i>D. silvarum</i>	III дек. апреля – I дек. мая; III дек. авг. – I дек. сент.
Лесостеп-ная зона (равнинная лесостепь)	Курганская, Тюменская, Омская Новосибирская	21–23	<i>D. marginatus</i> (северная и южная лесостепь)	III дек. апреля – I дек. мая; III дек. авг. – I дек. сент.
			<i>D. reticulatus</i> (северная и южная лесостепь)	III дек. апреля – II дек. мая; III дек. авг. – I дек. сент.
			<i>I. persulcatus</i> (северная лесостепь)	II дек. мая – I дек. июня
Лесостеп-ная зона (предгорная лесостепь)	Новосибирская	24	<i>D. marginatus</i>	III дек. апреля – I дек. мая; III дек. авг. – I дек. сент.
			<i>D. reticulatus</i> <i>D. silvarum</i>	II дек. апреля – II дек. мая; III дек. авг. – I дек. сент.
Степная зона	Курганская, Омская, Ново-сибирская	25, 26	<i>D. marginatus</i> <i>D. reticulatus</i>	II дек. апреля – II дек. мая; III дек. авг. – I дек. сент.

<sup>1</sup>Номера провинций даны по: [Западная Сибирь ..., 1963]: 9 – Кондинское левобережье; 10 – Приобская провинция; 12 – Приуральская; 13 – Кондо-Тавдинская; 14 – Тоболо-Иртышская; 15 – Васюганье; 17 – Затобольская; 18 – Ишимская; 19 – Барабинская; 20 – Заобская; 21 – Тобольская лесостепь; 22 – Ишимская лесостепь; 23 – Барабинская лесостепь; 24 – Приобская лесостепь; 25 – Прииртышская степь; 26 – Кулундинская степь; 31 – Салаирский кряж. Расположение и характеристика провинций (см. гл. 1; цв. I, рис. 1).

Учётные маршруты следует закладывать в ленточных борах, островных лиственных лесах, в поймах малых рек и Оби,

а также по мелким лесостепным колкам на лево- и правобережных приобских территориях (цв. II–VII, рис. 2–8).

**Лесостепь** (равнинная северная и южная лесостепь: Курганская, Тюменская, Омская, Новосибирская области; предгорная лесостепь правобережного Приобья (Новосибирская область). В равнинной лесостепи встречаются три вида пастбищных иксодид (*I. persulcatus*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*), в предгорной лесостепи – четыре-пять видов (добавляются *D. silvarum* и, возможно, *I. pavlovskyi* – характер его распространения за пределами Новосибирского района Новосибирской области требует уточнения). Учётные маршруты следует закладывать по межколочным лугам берёзово-осиновых колков, кустарниковым зарослям, лесным дорогам, луговым стациям (цв. II, рис. 2, V–VII, рис. 6–8).

**Степь** (Курганская, Омская, Новосибирская области): население пастбищных иксодид представлено только *D. reticulatus* и *D. marginatus*. Учётные маршруты должны включать все типы зональных степных местообитаний (луго-степи, залежи), а также лесополосы, разреженные берёзовые колки, кустарниковые заросли (см. цв. V–VI, рис. 6–7).

### **3.1.3. Учёт численности и сбор преимагинальных фаз развития иксодовых клещей**

Сбор и учёт численности личинок и нимф иксодовых клещей разных экологических групп проводится с помощью отлова и последующего очёса (или прижизненного осмотра) их прокормителей из числа мелких млекопитающих (грызуны и насекомоядные), птиц и пресмыкающихся. Для учёта численности гнездово-норовых иксодовых клещей дополнительно проводится сбор гнёзд мелких млекопитающих (грызуны, насекомоядные) или птиц. Методика работы с гнёздами подробно описана в книге А.А. Тагильцева с соавторами (Тагильцев и др., 1990), а также описана в разделе 3.2.3.1. настоящей монографии.

Следует иметь в виду, что *все работы с дикими животными в природе (отлов, очёс, вскрытие) должны проводиться в соответствии с требованиями МУ 3.1.1029-01 «Отлов, учёт и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекций», а также СП 1.3.1285-03 «Безопасность работы с микроорганизмами I–II групп патогенности (опасности)» (пп. 2.13, 2.14) и СП 1.3.2322-08 «Безопасность работы с микроорганизмами III–IV групп патогенности (опасности) и возбудителями паразитарных болезней» в редакции постановлений главного государственного санитарного врача РФ от 02.06.2009 № 42, от 29.06.2011 № 86 (пп. 2.9; 2.10). Особое внимание следует уделять соблюдению требований безопасности при работе с живыми грызунами на территориях, эндемичных в отношении ОГЛ, геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС), туляремии, лептоспироза.*

Отловы животных с целью учёта численности и инфицированности преимагинальных фаз развития пастбищных иксодовых клещей, а также имаго гнездово-норовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими (*I. trianguliceps*, *I. apronophorus*) следует проводить в пределах выбранных контрольных территорий в периоды сезонного пика активности этих фаз (см. гл. 2, табл. 3). Кратность проведения учётов численности преимагинальных фаз развития иксодовых клещей и их эффективность на контрольных территориях определяется сезонной динамикой численности популяций прокормителей, а сроки проведения учётов – особенностями сезонной активности неполовозрелых фаз развития конкретных видов иксодид (см. табл. 3). Например, в условиях большинства территорий юга Западной Сибири оптимальными являются трёхкратные (за сезон) исследования: конец мая – июнь, конец июля – середина августа, конец сентября – октябрь.

Для преимагинальных фаз развития пастбищных клещей и имаго (самок) клещей с убежищным и (или) смешанным

типами паразитизма, **единицей учёта** численности клещей является особь хозяина (или его гнездо).

### **3.1.3.1. Отлов мелких млекопитающих и птиц**

Для **отлова зверьков** используются стандартные методики количественного учёта мелких млекопитающих (Кучерук, Коренберг, 1964): отлов и учёты относительной и абсолютной численности на ловушко-линиях или площадках давилками (плашками Геро) или живоловками. Для оценки численности личинок и нимф всех видов иксодид, а также для оценки численности имаго убежищных иксодовых клещей предпочтительны живоловки.

Ловушки для отлова мелких млекопитающих (мышей, полевок, бурозубок) снабжают стандартной приманкой (корочки серого хлеба, смоченные в нерафинированном подсолнечном масле) и выставляют линиями по 50, 75 или 100 штук через 5 м одна от другой. Для получения объективных данных о численности зверьков время работы одной ловушко-линии должно составлять два-три дня. В зависимости от сезона и погодных условий, ловушки осматривают один-два раза в сутки: утром (не позднее 6–7 часов) и вечером (не ранее 19–20 часов), или только утром. Летом, при высоких температурах, ловушко-линии открывают только на ночь, и после утренней проверки закрывают до вечера, вечером снова открывают и т. д.; особенно это актуально при отловах зверьков давилками.

При использовании живоловок каждую ловушку необходимо снабжать, кроме приманки, запасом корма (овёс) и сухого сена, а сверху закрывать широкими листьями для защиты от попадания прямых солнечных лучей и осадков.

**Птиц** для исследований отлавливают сетями, либо добывают отстрелом; для отлова мелких птиц обычно используют паутинные сети (стандартная паутинная сеть имеет длину 7–8 м, высоту 2,5 м и содержит 4–5 «карманов»). Для оценки

роли птиц в прокормлении эпидемически значимых видов иксодовых клещей (прежде всего – *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*) следует использовать не менее 10 стандартных паутинных сетей. Сети устанавливаются прерывистой линией. При установке сетей следует учитывать направление ветра (нельзя устанавливать сеть перпендикулярно направлению господствующих ветров). При наличии под пологом леса кустарников или подроста деревьев, сети устанавливают на их фоне или внутри зарослей, при этом пространство от сети до зарослей должно быть достаточным, чтобы при порывах ветра «карманы» не цеплялись за ветви (при необходимости место установки сети расчищают, удаляя мешающие ветви и растения). Линию паутинных сетей держат, как правило, не более 3–4 суток (чтобы избежать привыкания птиц к сетям), после чего изменяют расположение линии, или переустанавливают её в другое место.

Отлов птиц проводят в периоды их максимальной кормовой активности: утром (с рассвета до 11–12 часов) и вечером (с 16–17 часов до наступления сумерек). В дневное время кормовая активность птиц снижается. Линию сетей осматривают не реже одного раза в час. Если не ставится задача отлова птиц с сумеречной или ночной активностью, сети после вечернего осмотра сворачивают (нижние подборы поднимают, а верхние опускают до уровня средней линии).

### **3.1.3.2. Очёс и прижизненный осмотр животных**

**Очёс мелких млекопитающих.** Тушки добытых зверьков помещают индивидуально в плотно завязанные мешки из бязи белого цвета, которые завязывают с двойным подворотом верхнего края, чтобы избежать ухода эктопаразитов. До очёса их сохраняют в прохладном (до +10 °С) месте (в холодильнике или термоконтейнере). При работе с живоловками ловушки вместе с животными доставляют в полевую лабораторию также в плотно завязанных полотняных мешках или (например, при

работе на площадках мечения) осматривают на месте отлова (в резиновых перчатках и маске!): животных достают из ловушки, клещей снимают с помощью глазного пинцета и помещают в полиэтиленовые пробирки с номером зверька, а самого зверька выпускают. Для работы с живыми зверьками учётчик должен иметь соответствующие навыки и достаточную зоологическую квалификацию для определения вида, пола, генеративного состояния; при возникновении сомнений относительно видовой принадлежности зверька, его целесообразно изъять. При добыче зверьков давилками *очёсывают только достаточно свежих, неповрежденных зверьков* (это правило обязательно при сборе любых групп эктопаразитов). Все данные об отловленных зверьках и снятых с них клещах заносятся в зоологический журнал с указанием даты, места, биотопа, вида хозяина, а также способа добычи зверька.

Одежда для работы в полевой лаборатории: противочумный халат, колпак или шапочка, маска, резиновые перчатки.

Для очёса зверьков и сбора эктопаразитов необходимы: эмалированный кювет, зубная щетка со щетинками средней жёсткости, глазной пинцет, ручная лупа (увеличение 4-кратное), препаровальная игла, ёмкость с 70 %-ным спиртом, пробирки для сбора членистоногих, бумажные этикетки, вата, простой карандаш средней твердости (цв. XI, рис. 12).

Последовательность очёса зверьков. Очёс проводится над белым эмалированным кюветом:

1) сначала обрабатывается мешок, в котором был принесен зверек: с внутренней стороны мешка щёткой счёсываются все паразиты (цв. XI, рис. 13, А);

2) затем последовательно проводится очёс зверька – сначала со стороны спины (цв. XI, рис. 13, Б), затем – со стороны брюха и с боков (цв. XI, рис. 13, В); направление движения щетки при очёсе – против шерсти, от хвоста к голове.

Дополнительно проводится осмотр участков наиболее вероятного прикрепления иксодовых клещей: ушей, шеи,

подбородка, области около губ и глаз (здесь концентрируются личинки и нимфы всех видов), а также холки и боков туловища (места прикрепления нимф и имаго *I. trianguliceps* и *I. apronophorus*). При обследовании птиц в первую очередь осматривают голову и шею (участки наиболее вероятного прикрепления клещей). Обнаруженные клещи снимаются с помощью глазного пинцета и помещаются в пробирки.

Все сборы этикетируются (этикетки подписываются только простым карандашом). По окончании работы с дикими животными вся лабораторная одежда и инструменты обеззараживаются и обрабатываются в соответствии с требованиями режима биологической безопасности (см. СП 1.3.1285-03 и СП 1.3.2322-08). В полевых условиях допускается обработка защитной одежды (с наружной стороны) и мешков, в которых доставлялись животные (с внутренней), на прямом солнечном свете в течение нескольких часов.

Собранных членистоногих либо помещают в 70 %-ный спирт (для дальнейшего приготовления препаратов и определения их видовой принадлежности), либо упаковывают в герметично закрытые полипропиленовые пробирки (0,5 мл) для проведения медико-биологических исследований. Герметично упакованных в пробирки членистоногих до исследований хранят в условиях низких температур, как правило, в сосудах Дьюара при температуре жидкого азота (см. раздел 3.2.1) или в термоконтейнерах при температуре твёрдой углекислоты. Видовой состав искодовых клещей определяют (см. гл. 4) под бинокулярной лупой (стереомикроскопом) перед замораживанием, или непосредственно перед исследованием сразу после извлечения образцов из сосуда Дьюара (термоконтейнера). Таблицы дифференциальной диагностики фоновых видов искодид и цветные рисунки даны в прил. 1, табл. 1–7; прил. 2, рис. 1–11).

### 3.1.4. Оценка численности иксодовых клещей

Традиционно для оценки численности иксодовых клещей используют различные зоопаразитологические индексы – обилия, встречаемости, доминирования, относительной приуроченности (Беклемишев, 1961; Песенко, 1982; Методы расчёта..., 1990; Иксодовые клещи ..., 2011). Дополнительно для оценки особенностей пространственного распределения, динамики численности, воздействия различных факторов на показатели численности применяют непараметрические методы вариационной статистики. Эти методы в удобной к использованию форме реализованы в ППП STATISTICA 6.0 for Windows (StatSoft, USA) и SPSS.

**Индекс обилия (Ио, экз.)** используется для оценки относительной численности (обилия) членистоногих. *Характеризует среднее число особей паразитов на единицу учёта*: на 1 км маршрута (при учёте имаго иксодовых клещей на флаг или волокушу), на одну особь хозяина (при очёсе или прижизненном осмотре животных-прокормителей) или на одно гнездо. Ио рассчитывается от общего количества очёсанных зверьков (обследованных гнёзд):

$$\hat{E}i = \frac{n}{N},$$

где  $n$  – общее количество собранных членистоногих (экз.);  $N$  – единица учёта (км, особь хозяина, гнездо).

С использованием формулы расчёта индекса обилия следует оценивать и численность инфицированных клещей (число инфицированных клещей на единицу учёта). Такая оценка, на наш взгляд, более адекватна, чем расчёт доли (процента) инфицированных клещей в исследуемой выборке.

**Индекс доминирования (Ид, %)** – *доля особей каждого вида в общем объёме сборов*, выраженная в процентах.

**Индекс встречаемости (В, %)** *характеризует долю хозяев (или гнёзд), на (или в) которых обнаружены клещи*

(рассчитывается от общего количества очёсанных хозяев или обследованных гнёзд):

$$B = \frac{N' \cdot 100}{N},$$

где  $N'$  – количество хозяев (гнёзд), имеющих паразитов;  $N$  – общее количество обследованных хозяев (гнёзд).

**Индекс относительной приуроченности (Ип)** характеризует степень приуроченности определённого вида клеща к местообитанию (к хозяину, гнезду или биотопу):

$$\dot{E}i = \frac{n' N - n N'}{n' N + n N' - 2n' N'},$$

где  $n'$  – число особей данного вида на данном хозяине (в его гнезде, в биотопе);  $n$  – число особей данного вида на всех видах хозяев (во всех гнёздах, во всех биотопах);  $N'$  – число особей всех видов паразитов на данном хозяине (в его гнёздах, в данном биотопе);  $N$  – общее число особей всех видов паразитов на всех видах хозяев (во всех гнёздах, во всех биотопах).

*Ип* имеет значения от  $-1$  до  $+1$ : **от  $-0,31$  до  $-1,0$**  приуроченность к данному биотопу (хозяину, гнезду) отсутствует; **от  $-0,30$  до  $+0,30$**  – вид к данному биотопу (хозяину, гнезду) безразличен; **от  $+0,31$  до  $+0,50$**  – приуроченность слабая; **от  $+0,51$  до  $+0,70$**  – приуроченность средняя; **от  $+0,71$  до  $+1,0$**  – приуроченность сильная.

При получении данных по численности всегда возникает проблема их правильной интерпретации, а именно – к какому уровню численности данный показатель отнести (низкий, средний или высокий). Для оценки критериев численности иксодовых клещей можно провести ранжирование ряда данных по численности (обилию) с использованием градационной шкалы.

Для расчёта градационной шкалы используют ряд многолетних данных по конкретной территории, и обязательно – с учётом её положения в системе биогеографического районирования (разные зоны, подзоны и географические провинции должны анализироваться отдельно). Например, лесо-

степь Обь-Иртышского междуречья (Барабинская лесостепь) и Ишим-Иртышского междуречья (Ишимская лесостепь) существенно отличаются по ряду физико-географических характеристик и должны анализироваться отдельно и по своему ряду учётов. Корректно составленная шкала должна основываться на многолетних данных, полученных для конкретной местности однотипными методами. Универсальной шкалы для определения рангов численности на любой территории быть не может.

При расчёте градационной шкалы за основу следует брать типичные максимальные (близкие по величине значения, повторяющиеся во временном ряду многолетних наблюдений за численностью клещей) показатели обилия клещей, характерные для данной конкретной территории. Резкие отклонения от этих значений (превышающие их в 1,5 раза и более), следует трактовать как аномальные и при расчёте шкалы не использовать. *Градационную шкалу рекомендуем строить по принципу ограниченной сверху логарифмической шкалы Ю.А. Песенко (1982), где n – общее количество собранных членистоногих (табл. 6). Для территорий с многовидовой фауной пастбищных иксодид рассчитывается единая для всех видов градационная шкала.*

Таблица 6

**Таблица для расчета баллов обилия иксодовых клещей и построения градационной шкалы (по: [Песенко, 1982])**

Баллы обилия	Нижняя граница баллов	Верхняя граница баллов
1	1	$0,2 \lg n$
2	$0,2 \lg n + 1$	$0,4 \lg n$
3	$0,4 \lg n + 1$	$0,6 \lg n$
4	$0,6 \lg n + 1$	$0,8 \lg n$
5	$0,8 \lg n + 1$	не определяется

Ниже приведены рекомендуемые нами к использованию градационные шкалы численности пастбищных иксодовых клещей для различных территорий равнинной части Западной Сибири (табл. 7–10; название и расположение провинций

см. цв. I, рис. 1), рассчитанные на основании собственных (табл. 7, 9, 10) и архивных (табл. 8, 9) многолетних данных.

Таблица 7

**Градационная шкала расчёта категории численности  
таёжного клеща для лесной зоны: южная тайга  
Омской области (Тоболо-Иртышская провинция)**

Балл	min (экз./км)	max (экз./км)	Категория численности
1	≤1	2,5	очень низкая
2	3,5	6,2	низкая
3	7,2	15,3	средняя
4	16,3	38,1	высокая
5	39,1	95,0	очень высокая
6	96 и более	-	аномальная

Таблица 8

**Градационная шкала расчёта категории численности  
таёжного клеща для лесной зоны:  
подтайга Томской области (Заобская провинция)**

Балл	min (экз. на фла- го/час)	max (экз. на флаго/час)	Категория численности
1	≤1	2,8	очень низкая
2	3,8	7,8	низкая
3	8,8	21,8	средняя
4	22,8	60,9	высокая
5	61,9	170,0	очень высокая
6	180 и более	-	аномальная

Таблица 9

**Градационная шкала расчета категории численности  
пастбищных иксодовых клещей для лесостепной зоны:  
северная лесостепь Омской и Тюменской областей  
(Ишимская лесостепь)**

Балл	min (экз./км)	max (экз./км)	Категория численности
1	≤1	2,1	очень низкая
2	3,1	4,6	низкая
3	5,6	9,9	средняя
4	10,9	21,3	высокая
5	22,3	45,7	очень высокая
6	50 и более	-	аномальная

**Градационная шкала расчета категории численности  
пастьбищных иксодовых клещей для лесостепной зоны:  
северная лесостепь Омской и Новосибирской области  
(Барабинская лесостепь)**

Балл	min (экз./км)	max (экз./км)	Категория численности
1	≤1	2,4	очень низкая
2	3,4	6,0	низкая
3	7,0	14,8	средняя
4	15,8	36,3	высокая
5	37,3	89,2	очень высокая
6	90 и более		аномальная

### 3.2. Методы лабораторных исследований иксодовых клещей

#### 3.2.1. Хранение и транспортировка

Условия хранения собранного материала определяются характером последующих исследований и продолжительностью времени с момента сбора до проведения исследований. *Методические требования к подготовке проб для исследований могут существенно различаться, что необходимо учитывать уже при хранении и транспортировке материала.* Возможна доставка собранных для исследования клещей в стационарную лабораторию в живом виде, ЕСЛИ:

- время между сбором и исследованием составляет *менее трёх недель*;
- при транспортировке и хранении клещей возможно *соблюдение благоприятных для них показателей температуры и влажности.*

**Возможны два способа хранения живых клещей:**

1. Если клещи были собраны в бинты (см. разд. 3.1.2): бинты с клещами увлажнить, сложить в предварительно подписанные полиэтиленовые пакеты с «замком», хранить в бытовом холодильнике при температуре около + 4 °С

(не замораживать!). В полевых условиях клещи в бинтах хранятся на холодном грунте, но при таком режиме хранения *время доставки в лабораторию без ущерба для материала должно составлять не более недели*. После доставки в лабораторию клещей необходимо или сразу исследовать, или пересадить живыми в пробирки с дифференцированной влажностью (см. ниже), или заморозить при  $t = -70^{\circ}\text{C}$  и ниже.

2. Хранение клещей в пробирках с дифференцированной влажностью (цв. XII, рис. 14): на дно стеклянной пробирки помещают умеренно увлажнённую, плотно утрамбованную вату (примерно на  $\frac{1}{4}$  от размера пробирки), затем – сложенный вдоль «гармошкой» вкладыш из фильтровальной бумаги (он не должен соприкасаться с влажной ватой!). В подготовленную таким образом пробирку помещают клещей (не более 30–50 экз.) и закрывают сухой и плотной ватно-марлевой пробкой. Самцов и самок клещей следует помещать в разные пробирки (чтобы не допустить их копуляции, после которой самцы быстро гибнут). Хранят пробирки с клещами в горизонтальном положении на кювете в бытовом холодильнике при температуре от  $+4$  до  $+8^{\circ}\text{C}$  (сверху кювет с пробирками прикрывают полиэтиленовой плёнкой для замедления испарения воды). Во время хранения необходимо периодически следить за уровнем увлажнения ватной пробки на дне пробирки (она не должна пересыхать). При появлении на стенках пробирки или на ватной пробке плесени клещей необходимо пересадить в новую пробирку. Предлагаемый вариант устройства пробирки с дифференцированной влажностью для хранения живых иксодовых клещей успешно используется на протяжении многих лет в лаборатории арбовирусных инфекций ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора.

При таком режиме хранения возможно сохранение клещей в живом состоянии на протяжении многих месяцев и даже лет. Однако следует иметь в виду, что при длительном хранении клещей в живом состоянии происходит их постепенное физио-

логическое старение, что может отразиться на результатах дальнейших лабораторных исследований (в частности на показателях инфицированности клещей). Поэтому, *если временной интервал между сбором клещей и их исследованием составляет больше месяца, их следует замораживать при низких температурах ( $-70^{\circ}\text{C}$  или при температуре жидкого азота в сосудах Дьюара) сразу после проведения учётов.*

Перед замораживанием или при подготовке клещей к лабораторным исследованиям после извлечения их из сосуда Дьюара, клещей разбирают по видам и полу. Перед замораживанием формируют пулы (по месту сбора, биотопу; количество клещей – произвольное) в криопробирках или полипропиленовых пробирках типа Эппендорф (крышку таких пробирок герметизируют, запаивая по периметру горячим металлическим предметом, разогретым в пламени спиртовки; в качестве «паяльника» можно использовать ручку хирургического скальпеля). На пробирку простым карандашом или черным перманентным маркером наносится номер пробы (его следует обмотать на 1,5–2 оборота узким канцелярским скотчем) и помещают в биопробный контейнер, который опускают в сосуд Дьюара с жидким азотом. В таком виде материал может транспортироваться и храниться сколько угодно долго (годами) без ущерба для его качества. *При транспортировке сосудов Дьюара с жидким азотом следует учитывать действующие на транспорте нормы и правила транспортировки сжиженных газов.*

### **3.2.2. Подготовка иксодовых клещей к вирусологическим и молекулярно-биологическим исследованиям**

Последовательность подготовки образцов к исследованию определяется методическими требованиями к применяемым методам и включает следующие манипуляции:

1) определение видового состава клещей (если это не было сделано сразу, при закладке образцов в азот) и сортировка их по физиологическому возрасту;

2) отмывка поверхности от механических загрязнений и посторонней микрофлоры;

3) формирование проб;

4) приготовление и разведение суспензий.

Определение видового состава клещей (см. гл. 4) проводится под бинокулярной лупой (стереомикроскопом), с соблюдением холодового режима (просмотр образцов, как правило, проводят в чашках Петри, помещённых на кювет со льдом или на замороженные хладоэлементы). Особенно важно соблюдать это условие при работе с вирусами, чувствительными к высоким температурам (например, вирусы КЭ).

Сортировка клещей по физиологическому возрасту (подробнее см. разд. 3.2.4) очень важна для изучения роли разных возрастных групп клещей в передаче возбудителей при кровососании (Разумова, 2001). При работе с клещами, хранившимися в условиях глубокой заморозки, следует обязательно соблюдать холодовой режим – после изъятия образцов из низких температур все манипуляции проводятся на замороженных хладоэлементах.

Отмывка поверхности тела клещей от посторонней микрофлоры и механических загрязнений проводится последовательно, путём погружения и кратковременного прополаскивания клещей в трёх-четырёх растворах. Чаще используют трёхэтапную отмывку (1)–(2)–(3):

(1) – отмывка в 70 %-ном этиловом спирте;

(2) – отмывка в питательной среде для культур клеток (раствор Хенкса, среда 199) или в физиологическом растворе с цитотоксической дозой антибиотиков. Выбор антибиотиков и их применение определяется типом дальнейших исследований и (в случае микробиологических или вирусологических работ) типами культур клеток;

(3) – отмывка в питательной среде для культур клеток или физиологическом растворе с ростовой дозой антибиотиков (или без таковых).

*Для проведения вирусологических исследований на культурах клеток требуется более тщательная (четырёхэтапная) отмывка клещей; в этом случае раствор (2) повторяется дважды: (1)–(2)–(2)–(3). Используют питательные среды и антибиотики, применяемые в дальнейшей работе по изоляции и исследованию штаммов или культур возбудителей. Выбор антибиотиков также определяется типом проводимых исследований.*

*В одной порции растворов допускается отмывка нескольких десятков клещей, как правило, это клещи из одной пробы, сформированной при разборе после проведения учёта.*

Формирование проб. Отмытых клещей индивидуально расфасовывают в стерильные полипропиленовые пробирки объёмом 0,5 мл (если дальнейшие исследования не требуют применения ёмкостей большего объёма). Пробирки предварительно стерилизуют автоклавированием или обработкой кварцеванием в течение 1,5–2 часов.

Применение пулового метода исследований нецелесообразно, абсолютное большинство современных лабораторных методов позволяет работать с отдельными особями членистоногих различных систематических групп. В частности, индивидуально могут исследоваться имаго и нимфы на любой стадии питания, а также сытые личинки иксодовых клещей всех видов. Как исключение, пуловый метод может использоваться при изоляции штаммов из голодных личинок иксодид. При этом в пул могут быть объединены личинки, собранные с одной особи или из одного гнезда хозяина.

Сформированные таким образом пробы в штативах помещают на лёд и приступают к приготовлению суспензий.

***ВАЖНО:*** *при приготовлении суспензий все манипуляции проводят на льду; не рекомендуется применять замораживание*

в азоте, так как возможно нарушение стерильности и повышение риска возникновения аварийной ситуации.

*Клещей затирают пестиком непосредственно в пробирках.* При отсутствии тефлоновых пестиков промышленного изготовления можно сделать их самостоятельно из стержней держателя поршня стеклянных шприцов, у которых закруглена нижняя часть. Для более качественной затирки клещей мы рекомендуем добавлять в пробирку немного *стерильного стеклянного песка* и затирают без охлаждения в жидком азоте на ледяной бане. Стеклопесок готовится заранее из тонкого стекла (например, из тонких частей стерильных пастеровских пипеток). Выбор типа стекла для песка имеет значение, так как щелочное стекло может сильно смещать уровень рН суспензии. Для работы, как правило, используется 30–40 пестиков. После приготовления одной суспензии каждый пестик обрабатывают: обеззараживают в спирте, обжигают до полного сгорания органических остатков и остужают до комнатной температуры. После этого пестик может использоваться повторно.

Далее приготовленную суспензию разводят до рабочей концентрации. Проблемы возникают именно на этом этапе, так как требования к приготовлению рабочих концентраций и применяемых при этом растворов для разведения образцов могут конфликтовать. Данная проблема решается следующим образом.

1) Образец разводят питательной средой, традиционно используемой при работе с конкретным видом (или комплексом видов) возбудителей до концентрации 20–30 %.

2) Полученный образец делят на аликвоты с таким расчётом, чтобы было возможно разведение буфером, рекомендованным в каждом конкретном методе исследования, до минимальной рабочей концентрации (в соответствии с регламентами производителей тест-систем).

3) Каждую аликвоту разводят до рабочей концентрации рекомендованными буферными растворами и передают для дальнейших исследований.

Такой подход позволяет применять три-четыре метода исследований каждой особи клещей, в том числе ИФА, ПЦР, биопробы на культурах клеток и на лабораторных животных.

**ВАЖНО:**

- все манипуляции *проводят при пониженных температурах (на льду или хладоэлементах)*, промежуточные этапы хранения материала – *при температурах не выше +10 °С, без замораживания образцов;*

- *аликвоты, предназначенные для ИФА и биопробы на культуре клеток, хранению не подлежат, и используются сразу, в день приготовления суспензий.*

- *аликвоты, предназначенные для биопробы на лабораторных животных, в том случае, если интервал между приготовлением суспензии и заражением животных более суток, предпочтительно заморозить при низких (–70 °С или ниже) температурах.*

### **3.2.3. Лабораторное культивирование клещей**

#### **3.2.3.1. Основные приёмы работы с убежищными членистоногими**

Важную роль в происхождении паразитизма во многих семействах клещей и насекомых играло обитание их в убежищах хозяев – нидиколия. Соответственно, нидиколы – это специфические обитатели нор, гнёзд и других убежищ позвоночных животных (Балашов, 2006). Среди нидиколов встречаются как свободноживущие виды, так и паразитические. К последним относятся, например, иксодовые клещи с убежищным типом паразитизма.

В связи с тем, что основной средой обитания нидиколов являются подстилка или гнёзда хозяев, субстрат в убежищах и прилегающих ходах, получить их для исследований можно либо только из этих субстратов, либо с тела хозяев убежищ. Существует несколько путей извлечения членистоногих из гнёзд.

Разборка гнездового материала вручную – исключительно трудоёмкий процесс, требующий больших временных затрат, и при этом не гарантирующий полную выборку всех присутствующих в гнезде нидиколов. Однако, *осмотр гнёзд на наличие неподвижных фаз развития членистоногих* из состава микро-, мезо- и макрофауны (кладки яиц, куколки, приступившие к откладке яиц самки, начавшие линять личинки и нимфы иксодовых клещей) *проводится только вручную*. Так, гнёзда, в которых предполагается наличие сытых самок гнездово-норовых иксодид, необходимо предварительно просмотреть на кюветах и вручную отобрать сытых самок, и только после этого можно использовать специальные установки для извлечения подвижных фаз развития членистоногих из субстратов. Это требование относится к разбору гнёзд водяной полёвки, полёвки-экономки, береговой ласточки, хищных млекопитающих, гнёзд животных с территорий, находящихся в пределах ареалов аргасовых клещей (*Argasidae*), а также к разбору субстрата с мест гнездования морских птиц (чистиковые и другие).

Один из способов, позволяющих частично автоматизировать процесс извлечения подвижных фаз развития членистоногих из различных субстратов – использование фототермоэлектродов. Впервые они были применены Берлезе в 1905 г. для извлечения членистоногих из проб почвы. В первых конструкциях термоэлектроды нагревались горячей водой, а в 1917 г. Тульгрэн дополнил этот аппарат электролампой. Несмотря на многочисленные попытки изменения конструкции фототермоэлектродов (Nordberg, 1936, Старк, 1931, Высоцкая, 1953), принцип работы прибора, основанный на фототаксисе и температурных предпочтениях членистоногих, остался неизменным. Ниже приводится *конструкция и принцип работы вертикального фототермоэлектродов* в модификации А.А. Тагильцева (1955; 1957) для *полуавтоматического извлечения из субстратов разного типа* (гнёзд птиц и млекопитающих, образцов почвы и подстилки и др.) *живых членистоногих*, что

важно для последующих медико-биологических исследований и (или) целей их лабораторного культивирования.

Устройство термоэклектора. Существуют конструкции термоэклекторов, различающиеся по ориентации (вертикальные или горизонтальные) и количеству (одна или более) камер, в которые помещают субстрат. Многокамерные термоэклекторы имеют преимущество в экономии источника тепла и света (работают от одной лампы), но неудобны из-за больших габаритов и в обслуживании. Приборы с горизонтальной камерой исключают возникновение конденсата в воронке сепаратора, но требуют специальных операций для надёжного закрепления субстрата в корзине.

Наиболее простым и общепотребительным является однокамерный вертикальный термоэклектор (цв. XII, рис. 15). Он представляет собой цилиндрическую камеру с конусом на нижнем конце. Высота цилиндра 300–350 мм, диаметр – 200 мм, высота воронки – 100–150 мм. Отверстие в вершине конуса имеет диаметр 7–10 мм; вплотную к этому отверстию при помощи специальных крючков и пазов монтируют стеклянную камеру-сепаратор (рис. 5). В сепараторе создаётся градиент влажности, позволяющий частично разделить членистоногих нидиколов за счёт их естественных предпочтений к влажности определённого уровня.

В отличие от применявшихся ранее термоэклекторов, использование сепаратора, вставляемого в приёмник конуса термоэклектора с уплотнителем (увлажнённая дистиллированной водой вата), обеспечивает максимальную изоляцию пути перехода членистоногих нидиколов из гнёзд в приёмник и, далее, в пробирку с дифференцированной влажностью, закрепляемую на боковом отводе сепаратора также с помощью уплотнения увлажнённой ватой. Нижняя часть сепаратора плотно затыкается сухим ватным тампоном.

Для нагрева субстрата используют лампы накаливания (при указанных размерах термоэклектора оптимальная мощность лампы – 75–100 Вт). В верхнюю крышку термоэклектора

вставлена подвижная втулка с патроном под электролампу (втулка фиксируется закрепляющим винтом вручную), перемещением лампы вверх-вниз осуществляется регулировка интенсивности нагрева субстрата.

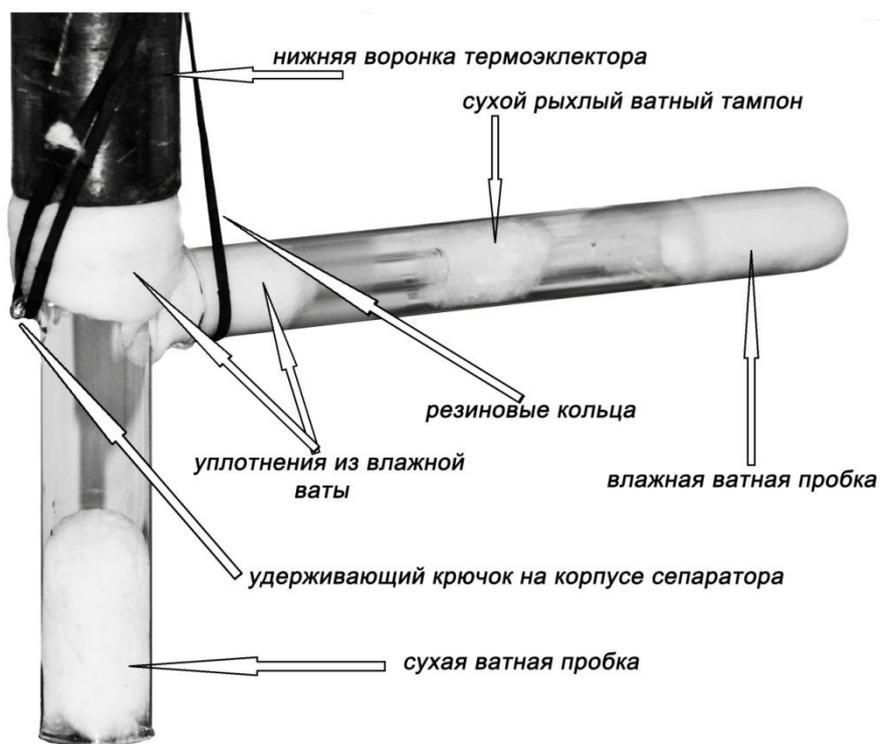
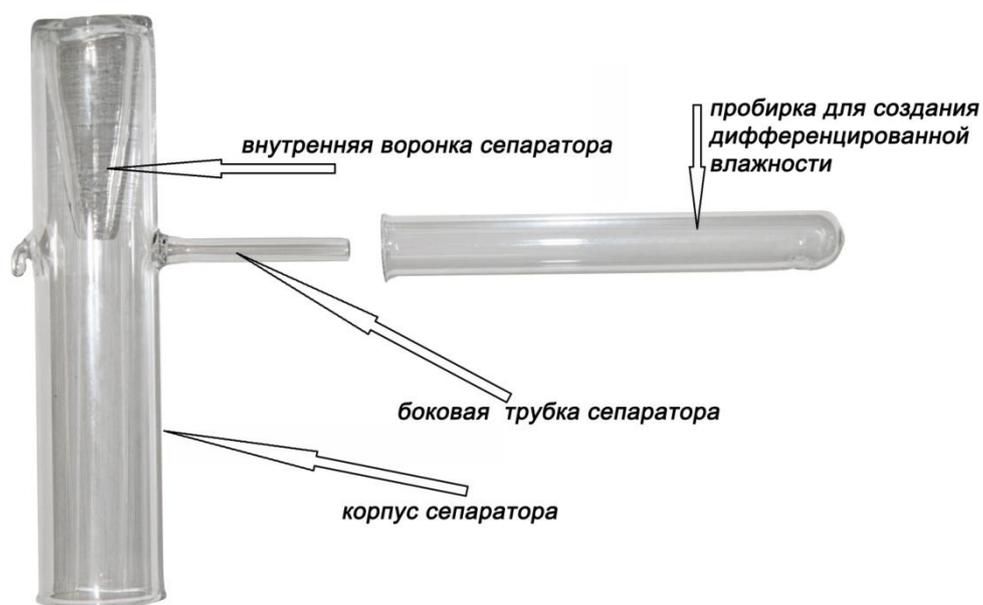


Рис. 5. Устройство и установка стеклянного сепаратора

В верхней крышке имеется несколько вентиляционных отверстий, перекрываемых подвижной заслонкой, что также используется для регулирования уровня температуры внутри термоэлектора. Нижняя часть электора представляет собой воронку (перевернутый конус). Вовнутрь термоэлектора вставляется корзина для субстрата (опора на основании конуса-воронки). Корзина имеет сетчатое дно и подвижные ручки (см. цв. XII, рис. 15). Размер ячеек сетки зависит от размера объектов (клещей, насекомых), которые планируется извлекать из субстратов (чем крупнее объект исследования, тем крупнее размер ячеек). Как правило, размер ячеек дна корзины порядка 5 мм бывает достаточным для большинства видов и групп нидиколов; но при работе с крупными объектами их размер необходимо увеличивать до 15 мм.

Принцип работы термоэлектора. При постепенном прогревании и высыхании материала создаётся градиент влажности и температуры между пространствами в камере термоэлектора над и под гнездом, и членистоногие начинают переходить сначала в более глубокие слои гнездового материала, а затем на внутреннюю поверхность стенок воронки. В нижней части воронки термоэлектора (под корзиной с субстратом) вначале создаются условия повышенной влажности и умеренной температуры. При дальнейшем повышении температуры и понижении влажности и вследствие высыхания субстрата членистоногие начинают переходить в стеклянный сепаратор. Попавшие в сепаратор членистоногие или остаются на дне сепаратора (на сухом ватном тампоне), или – более влаголюбивые виды и виды, способные удерживаться на поверхности стекла – поднимаются в пробирку с дифференцированной влажностью. Часть членистоногих может оставаться в нижней части воронки термоэлектора, что следует учитывать на завершающей стадии работы термоэлектора. Как правило, *отгонка нидиколов из субстрата умеренной влажности*, заполняющего корзину не более чем на половину объёма, *длится около одних суток*.

Последовательность работы и обслуживание термоэлектратора. Субстрат, собираемый в полевых условиях, хранят в белых хлопчатобумажных мешках с наружными швами и прочными завязками при пониженной (но положительной!) температуре, например, в вырытых в грунте ямах, закрытых сверху ветками или другими приспособлениями от солнца и атмосферных осадков. Используются мешки, аналогичные тем, которые применяют при работе с мелкими млекопитающими. Размер гнездовых мешков может варьировать в зависимости от хозяйной принадлежности собираемых гнёзд:

- ✓ 12x17 см – для гнёзд лесных полёвок и бурозубок;
- ✓ 18x25 см – для гнёзд водяной полёвки, серых полёвок, мелких птиц;
- ✓ 25x30 см – для гнёзд грачей.

При доставке в стационарную лабораторию мешки с гнёздами помещают в холодильное отделение бытового холодильника и хранят при положительных температурах ниже +10 °С (но не более месяца до исследования!).

1. Перед разбором гнёзд, хранившихся при пониженных температурах, мешки с субстратом вынимают из холодильника и выдерживают 2–3 часа при комнатной температуре.

2. После этого субстрат из гнездового мешка переносят на белом эмалированном кювете в корзину, которую помещают в термоэлектратор (при этом эмалированный кювет должен находиться под воронкой термоэлектратора).

3. Гнездовой мешок выворачивают внутренней стороной наружу и укладывают вместе с субстратом в корзину сбоку, вдоль стенки корзины (на стенках мешка могут быть членистоногие).

4. Если сыпучий субстрат при установке корзины просыпался и закрыл выходное отверстие воронки термоэлектратора, необходимо его удалить из отверстия пинцетом или другим инструментом. Оставшийся на кювете или просыпавшийся сыпучий субстрат переносят с кювета в уже установленную в термоэлектратор корзину с субстратом.

5. Только после этого в нижнюю часть воронки термоэлектратора (приёмник) устанавливают полностью снаряжённый сепаратор, уплотняя соединение со стенками приёмника увлажнённой ватой. Сепаратор дополнительно удерживается двумя резиновыми кольцами (закреплены на узкой части воронки термоэлектратора), в одно из которых продевается надетая на боковую оттяжку сепаратора пробирка с дифференцированной влажностью, другая зацепляется за крючок на стенке сепаратора (см. рис. 5).

При работе с сыпучими субстратами на дно корзины укладывают рыхлый, свободно проницаемый для членистоногих, но исключающий просыпания сыпучего субстрата, заранее подготовленный материал (например, нарезанные полоски чистой белой бумаги; предварительно прогретое при высокой – около  $100^{\circ}\text{C}$  – температуре сено или травянистый субстрат из гнёзд, прошедших обработку до этого). Сверху на эту подложку помещают сам субстрат, и далее действуют, как изложено выше.

6. Обогрев начинается с крайнего верхнего положения лампы и открытых вентиляционных отверстий в верхней крышке, что обеспечивает медленное повышение температуры субстрата и его постепенное высыхание (быстрый разогрев может привести к гибели малоподвижных видов, фаз развития, например, сытых, не утративших двигательной активности личинок и нимф).

7. Через 3–5 часов после закладки субстрата в термоэлектраторы опускают (примерно в среднее положение) лампу и оставляют на ночь.

8. Утром следующего дня лампу опускают в крайнее нижнее положение (лампа не должна касаться субстрата – возможно возгорание!), вентиляционные отверстия закрывают (полностью или частично).

9. Через 2–3 часа корзины с субстратом извлекают из термоэлектраторов, субстрат выбрасывают, верхние крышки с включёнными лампами устанавливают на прежнее место и прогревают воронку термоэлектратора ещё около 30 мин, чтобы

оставшиеся внизу воронки членистоногие переместились в сепаратор. По истечении этого времени сепараторы снимают, отверстие воронки сепаратора затыкают ватой, использовавшейся для уплотнения при установке сепаратора в приёмник термоэлектратора, а термоэлектраторы отключают от электросети.

Периодически требуется обработка термоэлектраторов с использованием дезосредств, не содержащих хлора. Стекланные сепараторы после использования дезинфицируют и моют в соответствии с режимом обработки посуды при работе с возбудителями II группы патогенности (СП 1.3.1285-03).

#### Примечания:

1. При отгонке гнёзд с влажностью гнездового субстрата выше 60 % в вертикальном электраторе в воронке собирается капельная влага, конденсат стекает в сепаратор, создаётся переувлажнение сухой камеры, в результате прекращается дифференциация нидиколов по степени гигрофильности. Замена переувлажнённой ватной пробки на сухую в работающем электраторе сложна. Поэтому *при накоплении влаги в воронке сепаратора её следует удалить, выдвинув сепаратор из приёмника термоэлектратора* (для этого достаточно отцепить резиновое кольцо, закреплённое за крючок на стенке сепаратора).

2. При необходимости получения живых членистоногих, не способных удерживаться на поверхности стекла, при отгонке субстрата в вертикальных термоэлектраторах следует преднамеренно увлажнять сухую пробку сепаратора дистиллированной водой.

### **3.2.3.2. Разведение иксодовых клещей в лабораторных условиях**

Лабораторное культивирование иксодовых и других групп клещей сопряжено с рядом сложностей чисто технического характера и проблемами, связанными с особенностями биологии конкретных видов (групп). К проблемам естественного происхождения относится необходимость регулирования диапаузы

у культивируемых видов (периода наступления, её глубины и прочности, периода прекращения). Для этого необходимо учитывать особенности биологии видов, связанные с процессами развития (см. разд. 2.2.3), и вовремя вводить коррективы в условия содержания клещей. Или (что несколько проще) вовремя применять изменение режима содержания и кормления клещей в соответствии с их биоритмами развития.

Ниже приведены особенности содержания различных фаз развития клещей на разных этапах их жизненного цикла.

А.А. Тагильцевым с соавторами (Тагильцев, Тарасевич, 1973, 1982; Тагильцев и др., 1990) был предложен способ лабораторного контейнерного культивирования гамазоидных и иксовых клещей, который позволяет:

- 1) длительное время содержать их в лабораторных условиях;
- 2) получать большое количество особей при значительном облегчении их кормления и содержания;
- 3) задавать (при необходимости) различные параметры микроклимата при содержании;
- 4) обеспечивать необходимое число повторностей при проведении экспериментальных исследований.

Это способствует значительному сокращению потерь при пересадках, что очень важно при проведении экспериментов с возбудителями инфекций. Предлагаемый способ с некоторыми модификациями применим также для лабораторного культивирования аргасовых клещей.

Контейнер для содержания клещей представляет собой стеклянную трубку из прочных (не хрупких) сортов стекла диаметром 30–50 мм, длиной 300–400 мм (рис. 6). На расстоянии 50–60 мм от концов трубки имеется боковое отверстие с бортиками, диаметром 10 мм.

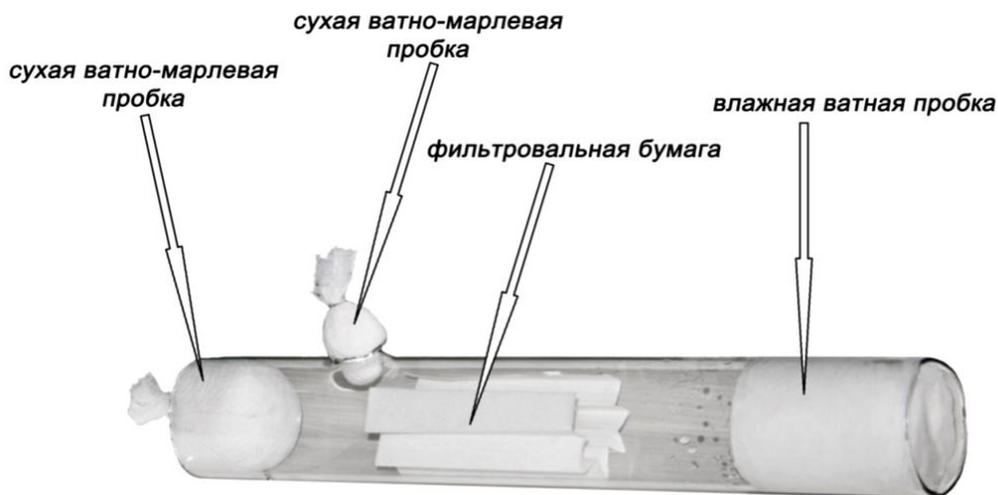


Рис. 6. Устройство контейнера для содержания клещей

Перед помещением клещей в контейнер его подготавливают следующим образом:

1) плотно скатанный тампон из гигроскопической ваты вставляют в стеклянный цилиндр, в противоположный (с боковым отверстием) конец так, чтобы тампон выдавался наружу за край цилиндра на 5–10 мм;

2) заткнутый ватой конец цилиндра помещают в ёмкость с дистиллированной водой до полного смачивания тампона (*нельзя допускать просачивание воды вовнутрь цилиндра*). Внутри цилиндра поверхность тампона выравнивают цилиндрическим пестиком, соответствующим внутреннему диаметру цилиндра;

3) противоположный конец цилиндра и боковое отверстие затыкают сухими ватно-марлевыми пробками соответствующих размеров.

4) внутрь цилиндра помещают сложенную гармошкой (по длине цилиндра) фильтровальную бумагу (примечание: фильтровальная бумага не должна соприкасаться с влажной ватной пробкой!). Расположение фильтровальной бумаги между сухой и влажной пробками контейнера создаёт определённый градиент влажности.

При дальнейшей работе открывают только пробки бокового отверстия. Сухую и влажную торцевые пробки открывают только при полной разборке клещей и чистке контейнера. Контейнеры с клещами помещают в термостат или холодильник в горизонтальном положении боковыми заткнутыми пробками, отверстиями вверх.

### Кормление самок пастбищных иксодовых клещей

Самок пастбищных клещей кормят на лабораторных и (или) диких животных. В лабораторных условиях, если не ставится специфических задач исследования, клещей можно успешно кормить на взрослых или неполовозрелых белых мышах. *Работу по подготовке животных к кормлению на нём имаго иксодовых клещей проводят два человека* (один удерживает животное, другой проводит все необходимые манипуляции).

Подготовка животного к кормлению имаго клещей проводится следующим образом (цв. XIII, рис. 16):

1. На шею животного *закрепляют «воротник»* из толстого гибкого пластика (цв. XIII, рис. 16, А–В), ограничивающий подвижность животного. «Воротник» имеет круглую форму с отверстием посередине и разрезом по одной стороне. Величина отверстия должна незначительно превышать размер шеи лабораторного животного. При надевании «воротника» на шею его края (по разрезу) слегка сводят, добиваясь свободного положения «воротника» на шее (но скулы не должны проходить в отверстие). Готовый «воротник» имеет вид воронки, развёрнутой широкой частью в сторону головы животного (цв. XIII, рис. 16, Б). После того, как «воротник» надели на шею животного и подогнали по размеру, края разреза закрепляют канцелярским степлером (см. цв. XIII, рис. 16, В).

2. Далее на тело животного *наклеивают колпак*, исключая свободное перемещение имаго по телу прокормителя (цв. XIII, рис. 16, Г–Ж). Предварительно на теле мыши немного

ниже межлопаточной области глазными ножницами (удобнее – с кривыми браншами) выстригают шерсть на небольшом участке, диаметром не более 10 мм (см. цв. XIII, рис. 16, Г). В качестве колпака можно использовать полипропиленовую пробирку ERPENDORFF объёмом 1,5 мл: у пробирки удаляют крышку, а на горловину пробирки (со стороны доньшка, до уступа на горловине пробирки) надевают круглый «фартук» из хлопчатобумажной ткани диаметром 20–25 мм. Для изготовления «фартука» из ткани вырезают круглую деталь, в центре которой делают небольшой прокол, и затем с усилием проталкивают пробирку через дырку до уступа на горловине. После этого дно пробирки срезают (размер отверстия должен быть достаточен для помещения взрослого клеща). После этого колпак готов к наклеиванию на тело животного. В качестве клея используют коллодий (или медицинский клей БФ-6), который наносят, например, препаровальной иглой.

Наклейка колпака: «фартук» и шерсть вокруг выстриженного участка на теле животного смазывают коллодием (следить, чтобы клей не покрыл этот участок). Поскольку коллодий очень быстро высыхает, колпак сразу фиксируют на теле животного таким образом, чтобы отверстие пробирки и выстриженный участок совпали (см. цв. XIII, рис. 16, Д). После этого проклеивают стык краёв «фартука» с телом животного, для чего коллодием смазывают окружающую «фартук» шерсть, наружную поверхность «фартука», препаровальной иглой подворачивают смазанную клеем шерсть на внешнюю поверхность «фартука» и удерживают иглой до высыхания клея (см. цв. XIII, рис. 16, Е–Ж). Процедуру повторяют по всей окружности «фартука». После этого животное считается подготовленным к посадке клещей (см. цв. XIII, рис. 16, З). Но до полного высыхания клея и выветривания его запаха животное оставляют на несколько часов в клетке (клещей сразу не подсаживать).

3. Для *подсадки клещей* используют глазной пинцет с тонкими браншами. Клещей (поодиночке – самку и самца или

только самку, в зависимости от вида) аккуратно помещают внутрь отверстия в колпаке, после чего открытое отверстие колпака плотно затыкают ватой таким образом, чтобы она не мешала клещу при напитывании (самки в процессе питания способны 100-кратно увеличить объём тела). При подсадке на кормление клещей, собранных в природе, следует учитывать особенности их экологии. При работе с клещами р. *Dermacentor*, у которых встреча полов происходит только на теле хозяина, подсаживают самку и самца; при работе с клещами р. *Ixodes*, собранными в природе, у которых встреча полов часто происходит на растительности, достаточна подсадка только самки. Неоплодотворённая самка, несмотря на присасывание к телу прокормителя, не будет кормиться.

При использовании в качестве прокормителей лабораторных животных других видов вся работа проводится по той же схеме, изменяются только размеры воротника и «фартука» у колпака.

По окончании питания самку снимают с тела животного. Для этого бывает достаточно снять колпак с сытой самкой (при полном насыщении она отпадает сама или ротовой аппарат легко освобождается из кожи прокормителя), придерживая кожу животного пальцем в основании колпака и смещая его против шерсти.

Сытого клеща помещают в контейнер, снаряжённый, как описано выше (см. рис. 6). Контейнер с клещом помещают или в термостат в субоптимальные для овогенеза условия температуры (+26 ... +28 °С) и влажности (ок. 100 %) или в холодильник (около +4 °С) – в зависимости от фазы жизненного цикла и экологических особенностей вида (см. ниже «Содержание клещей»). Если подсаживались самка и самец, необходимо провести исследование последнего (если не ставится иных задач) на спонтанную инфицированность (см. ниже), даже если этот клещ из многолетней лабораторной линии.

Лабораторное животное, на котором кормят клещей, наблюдают, начиная с третьего дня после подсадки клещей,

в течение трёх недель. Если появляются признаки заболевания, действуют в соответствии с методами изоляции конкретного вида возбудителя. При отсутствии каких-либо клинических признаков и отклонений в поведении животного, по истечении срока наблюдения проверяют его иммунный статус относительно исследуемых групп возбудителей. Применяемые для этого методы определяются свойствами конкретного возбудителя.

Примечание: при лабораторном культивировании иксодовых и других групп клещей необходимо постоянно контролировать наличие спонтанной инфицированности, независимо от того, сколько времени данная линия клещей содержится в лаборатории.

Как правило, одной из целей лабораторного культивирования клещей является получение группы особей, свободных от конкретного типа возбудителя. Абсолютно свободную линию получить сложно, в некоторых случаях невозможно, например, клещи р. *Dermacentor* и риккетсии *Rickettsia raoulti* (Самойленко, Шпынов, 2006). Это связано с уровнем эффективности трансвариальной передачи возбудителя – чем он выше, тем сложнее получить «чистых» клещей. Тем не менее, для большинства возбудителей при лабораторном культивировании возможно свести уровень спонтанно инфицированных особей до случайного уровня, которым в ряде экспериментов можно пренебречь. Именно для этого необходим постоянный контроль спонтанной инфицированности клещей на протяжении всего периода культивирования каждой отдельной лабораторной линии клещей. Этот контроль не сводится только к контролю животных, на которых кормился клещ, но включает и последующий выборочный контроль потомства (личинок).

Примечание: при культивировании в лаборатории узкоспециализированных видов иксодовых клещей (например, *Ixodes lividus*, *I. crenulatus*, *I. apronophorus*) для кормления имаго и следующих активных фаз развития следует использо-

вать естественных прокормителей или близкие им виды. Так, для кормления имаго *I. lividus*, паразитирующего в природе на береговых ласточках, следует использовать взрослых ласточек или полевых воробьёв, для кормления личинок и нимф – птенцов разных возрастов (неоперённых и оперённых) этих видов. Кормление всех фаз развития *I. crenulatus* можно проводить на сусликах, и, вероятно, на щенках собак.

### Экспериментальная оценка инфицированности клещей

Циклы воспроизводства (размножения, репликации) большинства инфекционных агентов, экологически связанных с клещами, связаны с клеточными и внутриклеточными процессами в организме клеща, которые, в свою очередь, активизируются в процессе питания клеща. Эту зависимость можно использовать в экспериментах по оценке инфицированности клещей на любой активной фазе развития (личинки, нимфы, имаго).

Для этого кормление подсаженных на животное клещей принудительно прерывают (личинки и нимфы – через сутки-двое после присасывания, имаго – на третьи сутки). Напитывание не должно быть достаточным для завершения метаморфоза или начала овогенеза. Снятых подпитавшихся клещей на несколько суток (до недели) помещают в субоптимальные условия, после чего исследуют. В результате описываемой манипуляции титр возбудителя в организме клеща может возрасти на несколько порядков, что важно при применении высокоспецифичных, но малочувствительных методов исследования. Также возможно прижизненное исследование подпитавшихся клещей на инфицированность возбудителями трансмиссивных инфекций путём взятия пункции гемолимфы. Эта манипуляция проводится с использованием микроинъектора-капилляра (цв. XIV, рис. 17).

Самцы большинства видов пастбищных иксодид фауны Евразии способны присасываться и питаться на хозяине

(см. гл. 2). Для самцов клещей р. *Dermacentor* питание необходимо для успешного сперматогенеза. При питании самцы способны передавать возбудителей трансмиссивных инфекций реципиенту, что следует учитывать как при работе в очагах инфекций, так и при лабораторном культивировании клещей. В связи с этим, при культивировании клещей, независимо от того, встречается ли пара на теле или вне тела хозяина, следует иметь более одной лабораторной линии, у которых контролируется наличие или отсутствие спонтанной инфицированности, и формировать родительские пары особями из разных линий (с целью избежать эффекта инбридинга). Следует иметь в виду, что у самцов ряда видов иксодовых клещей распространено явление вампиризма (клещ может присасываться к телу питающейся самки). Необходимо также учитывать сезонность формирования диапаузы (поведенческой и морфогенетической – см. разд. 2.2.3). Наступление сезонной поведенческой диапаузы исключит возможность питания клеща. Наступление сезонной морфогенетической диапаузы приведёт к задержке овогенеза на несколько месяцев.

Многим видам для успешного выхода из морфогенетической диапаузы потребуются холодовая реактивация (содержание сытых самок в условиях пониженных температур на протяжении 2–4 месяцев).

### Содержание клещей

Все фазы развития клещей содержатся в описанных выше контейнерах (см. рис. 6). При содержании клещей в контейнере контролируют состояние увлажнения влажной пробки контейнера и её чистоту. При необходимости пробку увлажняют дистиллированной водой через «нижнее» боковое отверстие на уровне влажной пробки с помощью воронки. При длительном содержании клещей на ней может образовываться плесень; в этом случае необходимо клещей пересадить в чистый контейнер.

Примечание: при нахождении в контейнере яйцекладущей самки или кладки яиц около влажной пробки, замену контейнера или влажной пробки при её обрастании плесенью производить не следует, так как это приведёт к повреждению кладки. Разрушение целостности кладки также приводит к гибели яиц. Поэтому следует дождаться вылупления личинок, которых переносят в чистый контейнер. Допускается удаление самки после завершения яйцекладки.

Содержание сытых самок. После кормления на лабораторном животном клещей снимают с тела прокормителя, самцов удаляют (используют в соответствии с целями и задачами конкретных исследований), а самок помещают в снаряжённый контейнер через боковое отверстие, которое затыкают затем сухой ватно-марлевой пробкой. Контейнер сначала помещают в горизонтальном положении (боковое отверстие с пробкой – кверху) на эмалированном кювете в термостат с субоптимальным для вида уровнем температуры (как правило, от +24 до +28 °С) и влажности (относительная влажность воздуха – 100 %). Необходимая влажность воздуха достигается помещением в термостат кюветы с дистиллированной водой или использованием вместо термостата климатических камер (систем с регулировкой уровней температуры, влажности и освещённости). Если требуется влажность воздуха менее 100 %, допускается применять инертные солевые составы определённой концентрации с установленным давлением водяных паров над поверхностью. Помещение контейнера с сытой самкой в субоптимальные условия необходимо для того, чтобы клещ, не утративший на данном этапе подвижности, сам выбрал наиболее подходящие для него условия внутри контейнера. Как правило, это происходит в первые-вторые сутки после завершения кормления. При контрольных осмотрах таких контейнеров необходимо удерживать контейнер в фиксированном горизонтальном положении боковым отверстием вверх, чтобы исключить переворачивание клеща на спину (напитавшийся клещ на

гладкой стеклянной поверхности не всегда способен перевернуться, и неправильное положение будет являться препятствием для нормального овогенеза и яйцекладки).

Дальнейшие условия содержания клещей будут зависеть от особенностей экологии вида, связанных с сезонными явлениями:

✓ если известно, что период завершения питания совпадает с наступлением периода зимней диапаузы и что сытые самки данного вида диапаузируют, контейнер с клещом следует поместить в холодильную камеру бытового или специализированного холодильника в температурные условия около  $+4^{\circ}\text{C}$ ;

✓ если известно, что данный временной период является периодом размножения клещей, контейнер с клещом следует содержать в субоптимальных условиях температуры и влажности. Как правило, в таких условиях и в такие сроки процесс овогенеза завершается в течение 7–10 суток с момента завершения питания, однако сам процесс яйцекладки может быть сильно растянут во времени (например, у таёжного клеща) или быть достаточно коротким (у клещей р. *Dermacentor*).

После завершения яйцекладки самку желательно удалить из контейнера, так как после откладки яиц она погибает, что создаёт дополнительные условия для процессов гниения внутри контейнера. *Все манипуляции следует проводить аккуратно, не нарушая целостности и не прикасаясь к кладке яиц.* Контейнер с кладкой в дальнейшем или продолжают содержать в субоптимальных условиях, или помещают в холодильную камеру холодильника в температурные условия около  $+4^{\circ}\text{C}$ , в зависимости от особенностей вида, связанных с сезонностью.

Если ставится задача выяснения особенностей жизненного цикла вида, связанных с сезонностью, сытых клещей и затем кладки, содержат в субоптимальных условиях на протяжении известных (у близких видов или географических популяций данного вида) сроков развития данной фазы (овогенез или морфогенез). При установленном факте наступления морфогенетической диапаузы (например, по контрольным осмотрам

содержания яиц в кладке) контейнер с кладкой или сытой самкой переносят в холодильную камеру холодильника в температурные условия около  $+4^{\circ}\text{C}$ . Процесс холодовой активации занимает, как правило, от 2 до 4 месяцев.

На всем протяжении содержания следят за состоянием чистоты контейнера, при обрастании влажной пробки плесенью сытую диапаузирующую самку можно аккуратно перенести в чистый контейнер. *Подобная манипуляция с кладкой исключена*, если кладка плотно соприкасается с влажной пробкой. Если кладка не соприкасается непосредственно с влажной пробкой, допускается аккуратная замена влажной пробки на чистую (замена сухих пробок проблемы, как правило, не представляет). Полная последующая смена контейнера производится только после вылупления личинок.

Содержание голодных имаго. Голодных имаго содержат в снаряжённых контейнерах и по схеме, как описано выше (см. рис. 6). В один контейнер помещают ограниченное число особей, как правило, одного пола (от 50 до 150 экз. в зависимости от линейных размеров клещей). При культивировании лабораторных линий клещей в один контейнер допускается посадка самок и самцов из разных лабораторных линий. Если не ставится иных задач (например, оценка продолжительности существования особей – сроков календарного возраста, или темпов изменения физиологического возраста, и т. п.), при которых требуется содержание клещей в стабильных субоптимальных или изменяющихся (моделируемых) сезонных условиях, контейнеры с клещами содержат в холодильной камере холодильника в температурных условиях около  $+4^{\circ}\text{C}$ . Это замедляет процессы старения клещей, а также позволяет, при необходимости, несколько сдвигать естественные сроки их активности. При культивировании следят за увлажнением влажной пробки и чистотой контейнеров, по мере необходимости заменяя их на чистые.

Содержание голодных личинок и нимф. Голодные личинки и нимфы содержатся в стандартно снаряжённых

контейнерах (см. рис. 6). Личинок и нимф переносят в контейнер через боковое отверстие с помощью либо волосяной художественной кисточки №№ 1 или 2 (волос белки или колонка), либо глазного пинцета, либо препаровальной иглы. Процедура переноса вылупившихся личинок вручную (численность потомства пастбищных иксодовых клещей, в зависимости от вида клеща, составляет от 2500 до 11000 особей, убежищных – менее 1000 особей) трудоёмка, и продолжительна во времени. Перенос нимф в условиях экспериментов, связанных с изучением возбудителей инфекций, а также потомства клещей, собранных в полевых условиях, небезопасен. Поэтому требуется соблюдение правил безопасности:

- работа выполняется на белом эмалированном кювете средних размеров, края которого смазаны вазелином (что препятствует расползанию клещей за пределы кювета);

- защитная одежда сотрудника (противочумный халат, закрывающий тело и ноги) должна быть белого цвета. При работе по пересадке следует использовать защиту органов дыхания (как минимум, в контейнере присутствуют споры плесневых грибов).

Существенно ускоряет работу и обеспечивает большую безопасность при пересадке личинок или нимф использование *вакуумных систем*, предложенных в 1980 г. сотрудниками Белорусского института эпидемиологии и микробиологии (Мишаева, Вотяков, 1980).

С целью расширения диапазона использования данного прибора предлагается следующая модификация данного устройства (цв. XV, рис. 18). Этой установкой можно пользоваться как в полевых условиях при сборе членистоногих паразитов со зверьков и птиц, так и при работе с гамазовыми и иксодовыми клещами в лабораторных условиях. При этом работа с иксодовыми и гамазовыми клещами в лаборатории ускоряется в 4–5 раз и значительно снижается повреждение их (так как струя воздуха от вакуум-аппарата более мягко оттягивает и отрывает присосавшихся клещей, чем щётка или препаровальная

игла при ручной работе). Кроме того, скорость сбора членистоногих с поверхности тела позвоночного увеличивается в 3 раза.

Собирающим устройством (см. цв. XV, рис. 18, А) служит инъекционная игла большого диаметра, соединённая со стеклянным приёмником силиконовыми трубками. Диаметр игл подбирается в зависимости от величины собираемых объектов, диаметр трубок – 5 мм. Под трубку приёмника помещается стеклянный флакончик с дистиллированной водой, если отбираемых членистоногих используют для приготовления суспензий для вирусологических исследований в ближайшее время, или комок гигроскопической ваты, если членистоногие нужны живыми. Струя воздуха препятствует сильному расползанию членистоногих во флаконе, к тому же происходит некоторое понижение температуры под её воздействием, что также несколько снижает активность клещей. При помощи стеклянных и резиновых трубок приёмник соединяют с вакуум-насосом (можно использовать хирургические отсасыватели любого типа).

Применяя стеклянные тройники, можно использовать один насос для одновременной работы 2–4 сотрудников. Для ускорения пересадки личинок иксодовых клещей при культивировании их в лаборатории, применяется модификация данной системы, позволяющая переносить клещей в контейнер непосредственно (цв. XV, рис. 18, Б).

Для этого на торцевые части полностью снаряжённого контейнера, у которого предварительно вынута боковая ватно-марлевая пробка, надевают «заглушки», представляющие собой плотно надевающиеся резиновые, силиконовые или пластиковые колпаки (заглушка, закрывающая влажную пробку, должна перекрывать и нижнее боковое отверстие). Вместо боковой ватно-марлевой пробки вставляется резиновая или силиконовая пробка, через которую проведены две металлические трубки, внутренние (в контейнер) концы которых имеют разную длину. Трубка с более длинным внутренним концом снаружи контейнера соединяется с наконечником (это может быть инъекционная игла большого диаметра) силиконовой трубкой. Наконечник

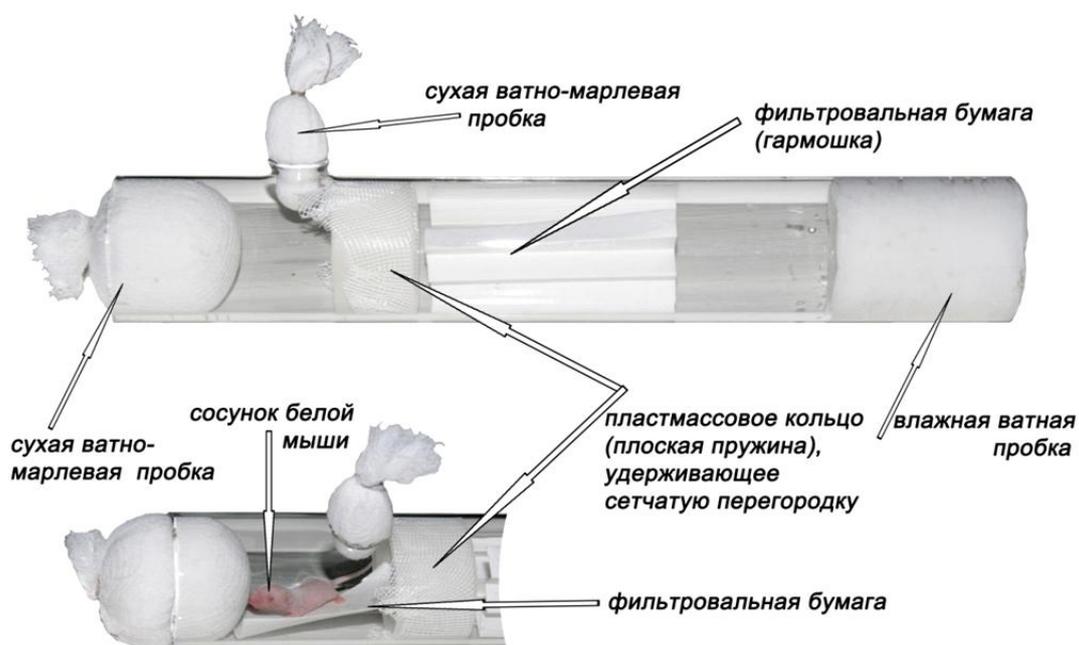
используется для сбора клещей. Диаметр наконечника и данной трубки-приёмника должны обеспечивать свободное прохождение объекта в контейнер. Вторая металлическая трубка соединяется с герметичной стеклянной или пластиковой ёмкостью силиконовой трубкой. Ёмкость имеет второй выход, из которой вакуум-насосом (или хирургическим отсасывателем) откачивается воздух. Применение промежуточной ёмкости обеспечивает более равномерный поток воздуха в системе и исключает попадание клещей во внешнюю среду, если по какой-либо причине они попадут во внешний контур.

Система работает следующим образом: вакуум-насос создаёт разрежение воздуха в системе, в том числе – внутри присоединённого контейнера. В трубке с наконечником создаётся поток воздуха, направленный внутрь контейнера. Сотрудник небольшими порциями вытряхивает из контейнера, в котором клещи содержались до этого, личинок на эмалированный кювет, стенки которого смазаны вазелином, после чего наконечником всасывает клещей в систему, одновременно производя их подсчёт. Необходимо следить, чтобы поверхность кювета, с которой собирают клещей, была сухой (всасывание капельной влаги может приводить к прилипанию части клещей к внутренней поверхности силиконовой трубки). Следует нормировать количество личинок, подсаживаемых в один контейнер (как правило, до 200). После завершения пересадки личинок из одного контейнера систему следует промыть 70 %-ным раствором этилового спирта и затем просушить потоком воздуха, после чего можно приступать к пересадке следующего контейнера.

Пересадка голодных нимф в ручном или автоматическом режиме осуществляется аналогичным способом, но так как число нимф, получаемых в лаборатории, несопоставимо меньше, чем личинок (что связано с возможностями накармливания личинок в лабораторных условиях), вполне применима ручная пересадка нимф.

Режим последующего содержания зависит от биологических особенностей видов. Для видов клещей, преимагинальные фазы которых не диапаузируют и не зимуют, контейнеры с голодными личинками следует содержать в субоптимальных условиях температуры и влажности и произвести подсадку на кормление в максимально короткие сроки. Предельные сроки содержания голодных личинок таких видов для последующего кормления и т. д. – на треть короче предельных сроков жизни особей этой фазы развития.

Кормление личинок и нимф осуществляют в специально снаряжённых контейнерах (рис. 7): между влажной и сухой пробкой (ближе к середине контейнера – за боковым отверстием со стороны сухой ватно-марлевой пробкой) вставляется разрезанное пластиковое кольцо, выполняющее функцию плоской пружины (диаметр кольца должен быть в 1,5–2 раза больше диаметра контейнера). Этим кольцом прижимают края сетки, которая отсекает половину контейнера с влажной пробкой от половины с сухими пробками.



**Рис. 7. Подготовка контейнера для кормления личинок и нимф иксодовых клещей на сосунках**

Размер ячеек сетки должен быть достаточен для проникновения через неё сытой личинки или нимфы. В снаряжённый таким образом контейнер помещают через торцевое отверстие, закрытое сухой ватно-марлевой пробкой, сосунка белой мыши (или иного вида лабораторного животного, наиболее соответствующего проводимому эксперименту), он размещается непосредственно под боковым отверстием, в пространстве, ограниченном установленной сеткой и торцевой сухой ватно-марлевой пробкой.

Для кормления личинок предпочтительно использовать сосунков ранних возрастов (ок. 5 сут.; голых и слепых); для кормления нимф – сосунков, покрытых шерстью (но за 4–5 суток до раскрытия глаз). На сосунков сверху, через боковое отверстие, подсаживают партии голодных личинок (до 20 особей на одного сосунка) или нимф (до 5 особей), после чего отверстие закрывают ватно-марлевой пробкой. Контейнер в горизонтальном положении (боковой пробкой вверх) на эмалированном кювете помещают в термостат при температуре +25 ... +28 °С. При напитывании личинки или нимфы отпадают с тела сосунка и через сетку уходят в пространство между сеткой и влажной пробкой, где формируется градиент влажности.

Примечание: сосунок без питания способен прокормить указанное число личинок или нимф в течение 4–5 суток. Если задачей эксперимента является изучение взаимоотношений клещей с возбудителем инфекции (например, требуется изоляция возбудителя) при сохранении источника инфекции (клещей) в живом состоянии, через 1–1,5 суток после присасывания клещей их принудительно снимают, а сосунка возвращают в гнездо. После этого за сосунком наблюдают в течение трёх недель; при появлении клинической картины или гибели его изымают и исследуют на наличие возбудителя. При отсутствии клинической картины по истечении трёх недель проверяют его иммунный статус. При необходимости снятых клещей можно докормить на другом сосунке.

Сытых личинок и нимф после кормления пересаживают в чистые контейнеры, снаряжённые, как показано на

рис. 7. Виды, у которых преимагинальные фазы развития не диапаузируют, содержат после кормления в субоптимальных условиях температуры и влажности. После завершения линьки, нимф или имаго пересаживают в чистые контейнеры. Нимф (для недиапаузирующих на преимагинальных стадиях видов) в максимально короткие после линьки сроки кормят на сосунках (как описано выше), после чего пересаживают в чистые контейнеры на линьку. Появившихся имаго снова пересаживают в чистые контейнеры и, далее, содержат в соответствии с особенностями жизненного цикла клещей и задачами конкретных экспериментов (см. выше).

У видов, для которых характерна морфогенетическая диапауза, сытых личинок и нимф содержат с учётом сезонных особенностей жизненного цикла, то есть или в субоптимальных условиях температуры и влажности (линька), или при пониженных температурах (зимовка). Задачи и схема экспериментов при работе с такими видами должны быть приведены в соответствии с жизненной схемой клеща.

#### Общие сведения о сроках метаморфоза иксодовых клещей разных видов

Степной клещ (*Dermacentor marginatus*): продолжительность развития от завершения питания самок до появления имаго новой генерации составляет 90–110 суток. У самок весеннего поколения яйцекладка начинается через 9–12 суток после завершения питания. Личинки появляются через 12–15 суток после откладки яиц. Метаморфоз личинок занимает 3–7 суток, нимф – 22–26 суток. Продолжительность жизни голодных личинок в природе составляет 30–40, нимф – 40–50 суток (Покровская, 1951, 1953, цит. по: [Балашов, 1998]).

Луговой клещ (*Dermacentor reticulatus*): продолжительность развития от завершения питания самок до появления имаго новой генерации составляет 110–190 суток. Самки приступают к откладке яиц через 1–25 суток после насыщения. Продолжительность эмбрионального развития – 45–67 суток. Личинки появляются через 44–80 (45–67) суток.

Личинки приступают к питанию через 3–20 дней после вылупления, нимфы – через 4–6 дней после линьки личинок. Метаморфоз напитавшихся личинок продолжается 7 (12) – 22 (23) суток, нимф – 25–60 суток. Продолжительность жизни голодных личинок – 20–60 суток, нимф 35–70 суток (Арзамасов, 1957; Daniel et al., 1980).

*Dermacentor nuttalli*: напитавшиеся самки приступают к яйцекладке через 3–25 суток после насыщения, продолжительность яйцекладки 31–44 суток. Развитие яиц занимает 15–346 суток. Личинки могут питаться через 3–4 суток после вылупления. Личинки линяют на нимф через 8–12 суток после питания, нимфы на имаго – через 14–20 суток (Teng Kuo-fan, 1962, цит. по: [Балашов, 1998]).

Таёжный клещ (*Ixodes persulcatus*): сроки линьки личинок на нимф в период сезонной активности и в субоптимальных условиях температуры и влажности составляют 30–45 дней, нимф на имаго – 40–60 дней (Таёжный клещ ..., 1985).

*Ixodes trianguliceps*: самки, напитавшиеся на естественных прокормителях в сезонные сроки активности, приступают к яйцекладке при температуре от +18 до +21 °С в течение 10–14 суток. Вылупление личинок происходит через 45–50 суток после завершения яйцекладки. Личинки успешно кормились на сосунках белых мышей и линяли на нимф через 30–40 суток. Сытые нимфы, накормленные на сосунках белых мышей, линяли на имаго через 70–86 суток. Сроки линьки личинок на нимф в период сезонной активности и в субоптимальных условиях температуры и влажности составляют 29 (38) – 44 (51) день; нимф на имаго – 31 (39) – 48 (49) дней (Бобровских, 1966).

### **3.2.4. Определение физиологического возраста иксодовых клещей**

Важной эпидемиологической особенностью иксодовых служит их исключительная индивидуальная долговечность, по

сравнению с кровососущими двукрылыми. Многие виды иксодовых клещей способны к длительному выживанию в голодном состоянии: в лабораторных условиях – до одного-двух лет (*Ixodes ricinus* – до 800 дней; *Ixodes apronophorus* – до 454 дней, *Hyalomma dromedarii* – до 420 дней), в природных условиях – от двух (*Dermacentor marginatus*) до нескольких (*Ixodes texanus*) лет (Балашов, 1967).

Способность голодных клещей переживать в природе два и более сезонов активности обуславливает разновозрастность популяционных группировок активных клещей. Между тем знание возрастного состава природных популяций эпидемически значимых видов иксодид имеет большое практическое значение – по нему можно судить о фактической продолжительности жизненного цикла и сроках активности клещей в данной местности.

Физиологический возраст (ФВ) иксодовых клещей отражает состояние запасных питательных веществ в организме (Балашов, 1967; Разумова, 1983; 1986; 2001). Существует три основных подхода к определению физиологического возраста иксодид:

1) *по интерьерным признакам* – с учётом анатомических особенностей клещей (Балашов, 1967);

2) *по экстерьерным признакам* – на основе внешних особенностей (Разумова, 2001);

3) *по совокупности внешних и анатомических данных* (Разумова, 1983; 1986; 2001) – наиболее полный.

При проведении исследований большого объёма материала (например, при оценке популяционной структуры иксодовых клещей или при проведении скрининговых вирусологических исследований) невозможно массовое вскрытие клещей с целью оценки их интерьерных признаков, поэтому мы рекомендуем за основу брать экстерьерные признаки (по Разумовой, 2001). Они позволяют сравнительно быстро «разбить» общую выборку клещей с той или иной точки (территории) сбора на основные возрастные группы. При этом в пределах каждой

выборки часть клещей желательнее исследовать с добавлением анатомического метода.

Преимущество «экстерьерного метода» И.В. Разумовой (2001) ещё и в том, что он позволяет проводить определение ФВ на живых иксодовых клещах, остающихся после этого жизнеспособными и невредимыми.

Методика прижизненного определения ФВ клещей  
по экстерьерным признакам  
(по: [Разумова, 2001])

Определение ФВ проводится прижизненно на голодных имаго клещей родов *Ixodes* и *Dermacentor*, в капле жидкости на светлом фоне. Живого клеща помещают в воду или 0,7 %-ный физиологический раствор в чашку Петри, залитую парафином с добавлением воска. Достаточно, чтобы вода покрывала примерно половину поверхности парафиново-воскового слоя. Клеща полностью погружают в воду и смачивают, слегка прижав ко дну. Дальнейшая работа проводится под биноклем (МБС-1, ув. 12,5x2 или 12,5x4). Большинство признаков оценивается с дорсальной стороны, некоторые – с вентральной.

Основными критериями ФВ служат:

- *внешние*: полнота тела, морщинистость и цвет кутикулы;
- *комплексный признак*: просматриваемость (видимость) внутренних органов сквозь кутикулу.

Последний признак является в данном методе основным и оценивается комплексно (табл. 11, 12).

Отмечается, какие внутренние органы видны, визуально оценивается их анатомическое состояние (полнота кишечника, его цвет и пятнистость, заполненность мальпигиевых сосудов и ректального пузыря, оголённость трахей. При этом наиболее важным показателем является полнота кишечника (с возрастом он темнеет, повышается его контрастность, а обилие жирового тела, покрывающего внутренние органы, уменьшается).

Проявление ряда признаков специфично у клещей обоих изученных родов. В частности, у клещей р. *Ixodes* отмечается значительно большая видимость внутренних органов сквозь

кутикулу, в том числе и через щиток у самок, чего нет у клещей р. *Dermacentor*. Возрастные изменения разных признаков синхронны, хотя точного соответствия между ними нет, поэтому, *при оценке возраста клещей важно учитывать комплекс всех признаков.*

Различают четыре основных группы ФВ иксодовых клещей:

✓ I (новорождённые) – физиологически недоразвитые особи, проходящие период послеличиночного доразвития; характеризуются огромными запасами резервных веществ и очень большими накоплениями экскреторных веществ;

✓ II (молодые) – физиологически молодые особи, недавно закончившие послеличиночное доразвитие, с обильными запасами резервных веществ и минимальным количеством экскреторных;

✓ III (зрелые) – физиологически зрелые особи, прожившие значительную часть жизни; характеризуются умеренным количеством резервных и экскреторных веществ;

✓ IV (старые) – физиологически старые особи, истощённые, с обильным накоплением экскреторных веществ.

Следует учитывать, что использование определения «новорождённый» к I возрастной группе (Балашов, 1967; Разумова, 1986), условно, так как данная возрастная группа неактивна и не попадает в руки исследователей при проведении учётных работ. В полевых выборках клещей понятие «новорождённый» применено к особям, уже перешедшим к активному образу жизни после линьки.

Обычно хорошо дифференцируются клещи I и IV, III и IV возрастов; между клещами II и III возрастов возможны переходные варианты. Есть некоторые признаки, основанные на внешнем осмотре клеща, применимые для ранжирования выборки по группам физиологических возрастов (табл. 11, 12):

1) у молодых особей обоих родов кишечник и мальпигиевы сосуды слабо различимы через внешние покровы, границы их размыты, и эти органы находятся как будто в глубине тела (это связано с наличием обильно развитой студенистой массы

**Определение физиологического возраста живых голодных клещей  
рода *Ixodes*, самки (по И.В. Разумовой, 2001)**

Признаки	Возраст			
	I (новорождённые)	II (молодые)	III (зрелые)	IV (старые)
<b>ПОЛНОТА ТЕЛА</b>				
<b>Задняя половина тела</b>	Выпукло-овальная	Слабо выпуклая за щитком и ровная по бокам	Ровная или слабо уплощённая, слегка впалая по бокам	Значительно уплощённая, впалая по бокам по ходу маргинальных борозд
<b>Задний конец тела, борозды</b>	Утолщённый. Борозды поверхностные.	Слабо утолщённый. Борозды поверхностные, борозда по заднему краю сглажена.	Слабо уплощённый. Борозды углубленные, борозда по заднему краю слабо углублена.	Уплощённый. Борозды глубокие, борозда по заднему краю глубокая.
<b>КУТИКУЛА</b>				
<b>Морщинистость</b>	Кутикула относительно гладкая	Кутикула относительно гладкая	Кутикула слабо морщинистая	Кутикула сильно морщинистая
<b>Цвет</b>	Обычного цвета (красноватая)	Обычного цвета (красноватая)	Обычного цвета (красноватая)	Светлее (с рыжеватым оттенком)
<b>ПРОСМАТРИВАЕМОСТЬ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ СКВОЗЬ КУТИКУЛУ</b>				
<b>Сквозь щиток</b>	Отдельные органы не различимы	Отдельные органы различимы до середины щитка	Отдельные органы различимы до заднего конца щитка	Отдельные органы различимы до заднего конца щитка
<b>ПЕРЕДНЯЯ ЧАСТЬ ЩИТКА</b>				
<b>Полнота кишечника</b>		Видны передние отростки кишечника, относительно полные, с округленными концами.	Четко видны передние отростки кишечника средней полноты со слабо округленными концами	Четко видны передние отростки кишечника, тонкие с утонченными концами.
<b>Пятнистость кишечника</b>		Не различима	Слабо различима на передней части кишечника	Четко различима, темная, контрастная на передней части кишечника («ягуар»)

Признаки	Возраст			
	I (новорождённые)	II (молодые)	III (зрелые)	IV (старые)
<b>Задняя часть щитка</b>		Все органы слабо различимы («в глубине»), границы их размыты	Видны: передняя часть кишечника, пятые отростки средней полноты и промежутки между ними и шестыми отростками	Четко видны средняя часть кишечника, утонченные пятые отростки и большие промежутки между ними и шестыми отростками
<b>Сквозь аллоскутум</b>	Отдельные органы не различимы	Отдельные органы не различимы.	Слабо различимы задние отростки кишечника средней полноты, беловатые участки петель мальпигиевых сосудов и местами белые нити трахей.	Четко различимы тонкие задние отростки кишечника, белые пятна мальпигиевых сосудов, белые нити и пучки трахей.

Таблица 12

**Определение физиологического возраста живых голодных клещей рода *Dermacentor*, имаго (по И.В. Разумовой, 2001)**

Признаки	Возраст			
	I (новорождённые)	II (молодые)	III (зрелые)	IV (старые)
<b>ПОЛНОТА ТЕЛА</b>				
<b>Задняя половина тела</b>	Выпукло-округлённая.	Слабо выпуклая за щитком.	Ровная или слабо уплощённая.	Значительно уплощённая, впалая по бокам по ходу маргинальных борозд, края приподняты.
<b>Задний конец тела</b>	Утолщённый.	Слабо утолщённый.	Ровный или слабо утолщённый.	Уплощённый.
<b>Борозды, фестоны</b>	Поверхностные.	Поверхностные или слабо углублённые.	Углублённые, заднесрединная борозда и границы фестонов неглубокие.	Глубокие, фестоны сужены, их границы и заднесрединная борозда глубокие.

Признаки	Возраст			
	I (новорождённые)	II (молодые)	III (зрелые)	IV (старые)
<b>Анальный треугольник*</b>	Слабо выпуклый.	Слабо выпуклый.	Ровный, без выпуклости или слабо углублён.	Углублён (втянут), отделён от фестонов глубокой бороздой.
<b>КУТИКУЛА</b>				
<b>Морщинистость</b>	Кутикула относительно гладкая.	Кутикула относительно гладкая.	Кутикула слабо морщинистая.	Кутикула сильно морщинистая.
<b>Цвет</b>	Обычного цвета (бурая).	Обычного цвета (бурая).	Обычного цвета (бурая).	Светлее обычного (красноватая с рыжеватым оттенком).
<b>ПРОСМАТРИВАЕМОСТЬ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ СКВОЗЬ КУТИКУЛУ</b>				
<b>Сквозь аллоскутум:</b>				
<b>Общая видимость</b>	Отдельные органы не различимы.	Отдельные органы слабо различимы .	Отдельные органы различимы (кишечник, мальпигиевы сосуды).	Чётко видны на светлом фоне кишечника и мальпигиевы сосуды.
<b>Полнота кишечника</b>		Отростки кишечника слабо различимы, полные, с размытыми границами.	Отростки кишечника различимы, средней полноты, с чёткими границами.	Отростки кишечника чётко видны, чёрные, тонкие с утончёнными концами .
<b>Мальпигиевы сосуды, заполненность</b>		Не заметны или слабо различимы («в глубине»), тонкие, матовые или полупрозрачные.	Видны, местами заполнены белым содержимым.	Чётко видны, значительно заполнены белым содержимым, местами расширены.
<b>Видимость вокруг ануса*</b>	Отдельные органы не различимы.	Преобладает темная масса отростков кишечника.	Видны на светлом фоне среднетонкие отростки кишечника.	Чётко видны на светлом фоне тонкие отростки кишечника с утончёнными концами.
<b>Ректальный пузырь*</b>	Не различим.	Слабо различим, полупрозрачный или заполнен.	Виден средне, слабо заполнен белым содержимым.	Чётко виден, значительно заполнен белым содержимым, расширен.

\* – признаки с вентральной стороны; остальные – с дорсальной.

рыхлой соединительной ткани, включая жировое тело, заполняющей полость тела молодых особей);

2) для клещей старших возрастов характерна высокая контрастность видимых внутренних органов; у клещей р. *Dermacentor* чётко видны на светлом фоне соединительной ткани тонкие чёрные ленты отростков кишечника, расширенные белые мальпигиевы сосуды и белый ректальный пузырь; у старых клещей р. *Ixodes* характерна пятнистость передней части кишечника, различимая сквозь кутикулу (признак «ягуар»).

В целом, *по мере старения клещей усиливается контрастность кишечника* (за счёт увеличения просветов между ветвями кишечника), *постепенно «проявляются» мальпигиевы сосуды*. Истощение организма клеща отражается на внешнем виде тела: *тело уплощается, и, далее, по мере старения, становится «впалым»* (у самок – за пределами щитка, у самцов это заметно с брюшной стороны тела); *борозды и фестоны на задней части тела* (самки р. *Dermacentor*) *изменяются от поверхностных до глубоких, чётко выраженных; изменяется цвет и морщинистость кутикулы, прозрачность аллоскутума* и т. д. (см. табл. 11, 12).

Как показывает наш опыт, основные экстерьерные признаки клещей, отражённые в табл. 11–12, хорошо визуализируются и при исследовании клещей, замороженных при температуре жидкого азота. При определении видовой принадлежности клещей и ранжировании выборки по возрастным группам после изъятия проб из низких температур все манипуляции проводятся с соблюдением холодового режима (то есть на хладоэлементах или переохлаждённом до температуры около  $-30^{\circ}\text{C}$  льду).

Практическое значение определения возрастного статуса клещей в медико-биологических исследованиях заключается в возможном изменении роли разных возрастных групп переносчиков в передаче возбудителя при кровососании (Разумова, 2001). В частности, показано, что уровень вирусофорности старых особей таёжного клеща (IV возраст) достоверно в три-четыре раза ниже, чем клещей других возрастных групп. При

экспериментальном заражении вирусом КЭ клещей *D. marginatus* из природной популяции выявлены различия особей II и III возрастов по проникновению вируса в слюну: вирус отсутствовал в слюне молодых клещей начала II возраста (что может быть связано с барьерной ролью жирового тела, препятствующего проникновению вируса в их слюнные железы), максимальное число случаев заражения слюны вирусом наблюдалось у клещей начала III возраста (50 %) и существенно меньше у старых особей конца IV возраста (17 %).

В целом, доступность данного метода, возможность его применения на живых клещах, экспресс-определение ФВ при минимальных трудозатратах, принципиально расширяют возможности его прикладного использования, позволяя проводить массовое определение ФВ иксодовых клещей, в том числе при работе в полевых условиях.

#### Анатомический метод определения физиологического возраста иксодид

Анатомический метод позволяет оценить ФВ клещей при вскрытии, без гистологической обработки объекта (Разумова, 1970; 1975; 1986). Клещей изучают в 0,7 %-ном физиологическом растворе, под биноклем (ув. 12,5x2) в чашке Петри, залитой парафином с воском.

Клеща дорсальной стороной вверх прикрепляют спереди и сзади отрезанными концами энтомологических булавок. Копьевидным куском лезвия бритвы подрезают кутикулу по краям тела и, захватив пинцетом задний край, приподнимают, слегка отделяя изогнутым копьевидным ножом от внутренних органов, отгибают вперёд и отрывают. Комплекс внутренних органов (рис. 8) отделяют от нижней части покровов, начиная с переднего конца. Их рассматривают в растворе с дорсальной и вентральной стороны. Основную часть определения проводят на полувскрытых особях, т. е. без дорсальной части кутикулы (Разумова 1977; 1987).



**Определение физиологического возраста живых голодных клещей  
рода *Ixodes* (самки) с добавлением анатомического метода  
(по И.В. Разумовой, 1975; 1986)**

Признаки	Возраст			
	I (новорож- дённые)	II (молодые)	III (зрелые)	IV (старые)
<b>КИШЕЧНИК</b>				
<b>Объём отростков</b>	Очень полные, округлённо-раздутые, промежутки между отростками очень узкие.	Полные, слабо округлённые, промежутки между отростками узкие.	Средней полноты, заметно уплощённые, с толстыми краями, промежутки средние.	Тонкие, значительно уплощённые, с тонкими краями, промежутки между отростками широкие.
<b>Цвет</b>	Светлый, желтоватый.	Светлый, желтоватый.	Тёмный, коричневатый.	Тёмный (коричневый, чёрно-коричневый).
<b>Контрастность пятнистости</b>	Незаметная.	Малозаметная.	Темнее фона.	Контрастная, тёмная, «ягуар».
<b>ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА</b>				
<b>Заполненность мальпигиевых сосудов</b>	Значительно заполнены, беловатые, расширены	Малозаметные, не заполнены или слабо заполнены	Заполнены местами или значительно, прозрачные, с редкими шарами.	Значительно заполнены, расширены, с цепочкой блестящих шаров.
<b>РЫХЛАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ</b>				
<b>Обилие жировой ткани</b>	Обильное (много участков ажурной ткани).	Обильное (много участков ажурной ткани).	Умеренное (немного участков спавшейся ткани).	Скудное (редкие участки спавшейся ткани).
<b>Студенистость</b>	Обильная (покрывает трахеи).	Обильная (покрывает трахеи).	Умеренная (трахеи открыты).	Скудная (трахеи оголены, блестящие).
<b>Гранулы</b>	Много, места прикрепления не видны.	Много, места прикрепления не видны.	Немного.	Мало, места прикрепления оголены.
<b>Потемнение эритроцитов</b>	Светлые, незаметные.	Относительно тёмные.	Тёмные, яснозаметные.	Тёмные, яснозаметные.

\* См. также рис. 8.

**Определение физиологического возраста живых голодных клещей  
рода *Dermacentor* (имаго) с добавлением анатомического метода  
(по И.В. Разумовой, 1975; 1986)**

Признаки	Возраст			
	I (новорождённые)	II (молодые)	III (зрелые)	IV (старые)
<b>КИШЕЧНИК</b>				
<b>Объём отростков</b>	Очень полные, округлённо-раздутые, промежутки между отростками очень узкие.	Полные, слабо округлённые, промежутки между отростками узкие.	Средней полноты, заметно уплощённые, с толстыми краями, промежутки средние.	Тонкие, значительно уплощённые, с тонкими краями, промежутки между отростками широкие.
<b>Цвет</b>	Светлый, сероватый.	Светлый, сероватый.	Тёмный, коричневатый.	Тёмный (коричневый, чёрно-коричневый).
<b>Контрастность пятнистости</b>	Контрастная, светлая.	Контрастная, светлая.	Неконтрастная, светлее фона.	Малозаметная.
<b>ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА</b>				
<b>Заполненность мальпигиевых сосудов</b>	Значительно заполнены, беловатые, расширены.	Малозаметные, не заполнены или слабо заполнены.	Заполнены местами или значительно, беловатые.	Значительно заполнены, расширены, молочно-белые.
<b>Толщина и прозрачность стенок мальпигиевых сосудов</b>	Разбухшие, матовые.	Разбухшие, матовые.	Тонкие, прозрачные.	Тонкие, прозрачные.
<b>Заполненность ректального пузыря</b>	Заполнен значительно или полностью, расширен.	Незаметный, прозрачный или слабо заполнен.	Частично заполнен.	Заполнен полностью или значительно, расширен.
<b>РЫХЛАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ</b>				
<b>Обилие жировой ткани</b>	Обильное (много участков ажурной ткани).	Обильное (много участков ажурной ткани).	Умеренное (немного участков спавшейся ткани).	Скудное (редкие участки спавшейся ткани).
<b>Студенистость</b>	Обильная (покрывает трахеи).	Обильная (покрывает трахеи).	Умеренная (трахеи покрыты).	Скудная (трахеи оголены, блестящие).
<b>Гранулы</b>	Много, места прикрепления не видны.	Много, места прикрепления не видны.	Немного.	Мало, места прикрепления оголены.
<b>Потемнение эритроцитов</b>	Светлые, незаметные.	Светлые, слабо заметные.	Темные, яснозаметные.	Темные, яснозаметные.

У молодых клещей р. *Dermacentor* пятнистость кишечника отчетливо заметна, пятна светлые, сероватые, относительно крупные; с возрастом они темнеют, приобретают сначала жёлтый цвет, затем жёлто-коричневый или коричневый, пятна становятся менее заметными и у старых особей почти сливаются с основным фоном.

У клещей р. *Ixodes* особо показательным признаком является пятнистость кишечника и её контрастность (при старении основной фон кишечника светлеет, начиная с переднего конца, становясь более прозрачным, желтоватым, а сами пятна темнеют до коричневого и тёмно-коричневого цвета (признак «ягуар»), при этом повышается контрастность пятнистости.

2. Мальпигиевы сосуды и ректальный пузырь: наполненность и структурные особенности стенок *мальпигиевых сосудов* смотрят между задними отростками кишечника, в промежутке между шестой и седьмой ветвями и в месте отхождения шестой пары отростков; *ректальный пузырь* смотрят у полувскрытых особей между седьмыми отростками кишечника, или с вентральной стороны между задними отростками кишечника: у очень молодых особей он заполнен неоднородным содержимым серого или кремового цвета (смесь гуанина и гематина), далее он освобождается от содержимого, становится прозрачным и малозаметным и затем вновь наполняется только гуанином. К концу жизни клеща ректальный пузырь имеет вид растянутого сзади двухлопастного мешка молочно-белого цвета.

3. Состояние рыхлой соединительной ткани оценивается по количеству видимых участков жирового тела. Они особенно заметны на внутренней стороне соединительнотканной «рубашки» (для чего её слегка вспарывают иглой между седьмыми отростками), на трахеях и между отростками кишечника.

## 4. СИСТЕМАТИКА И МЕТОДЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ (ФЕНОТИПИЧЕСКИХ) И МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИХ (ГЕНЕТИЧЕСКИХ) МЕТОДОВ

### 4.1. Дифференциальная диагностика иксодовых клещей на основе морфологических признаков

#### Внешнее строение иксодовых клещей

- Тело состоит из двух отделов – туловища (идиосомы) и головки (гнатосомы); с телом подвижно сочленены ноги (прил. 2; рис. 1).

- На спинной (дорсальной) стороне тела всегда имеется щиток (скутум); у самцов он покрывает всю спинную поверхность; у самок, личинок и нимф – только переднюю часть тела; остальная часть идиосомы покрыта растяжимой кутикулой (аллоскутум).

- На брюшной (вентральной) стороне тела клещей находятся:

- ✓ сросшиеся с идиосомой массивные коксы (первые членики ног);

- ✓ у имаго на уровне II–III (клещи рр. *Dermacentor* и *Haemaphysalis*) или III–IV пары кокс (клещи р. *Ixodes*) находится поперечное половое отверстие; у самцов оно часто прикрыто тонкой склеротизованной пластинкой;

- ✓ в задней трети тела лежит анальное отверстие;

- ✓ по бокам тела позади IV пары ног расположены перитремы – пластинки, на которых открываются дыхательные отверстия (стигмы, или поры).

- Брюшная сторона тела самцов р. *Ixodes* покрыта сплошным панцирем из семи щитков (см. прил. 2, рис. 1);

- у самцов р. *Dermacentor* вентральные щитки редуцированы полностью, у самцов родов *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus*, *Hyalomma* есть не более 4-х пар околоанальных щитков (или склеритов), в дополнение к ним у клещей р. *Rhipicephalus* есть постанальные склериты.

- У самок всех видов иксодовых клещей вентральных щитков нет.

- Гнатосома состоит из основания, хоботка (гипостом) и пальп. На основании гнатосомы с дорсальной стороны часто бывают развиты *дорсальные корнуа*, с вентральной стороны – *аурикулы*; наличие корнуа и аурикул, их форма и размер, а также *форма основания гнатосомы* имеют диагностическое значение. Гипостом образован рядами направленных назад зубцов, образующих своеобразный «якорь».

- Пальпы четырёхчлениковые (нумерация члеников пальп – от основания; см. прил. 2, рис. 1).

#### Методика морфологической дифференциации иксодовых клещей фауны Западной Сибири

Несмотря на хорошо разработанную систематику иксодовых клещей, на практике часто приходится сталкиваться с трудностями дифференциальной диагностики морфологически близких видов, особенно в зонах их совместного обитания. Например, затруднена дифференциальная диагностика имаго и преимагинальных фаз развития *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*; некоторых видов клещей р. *Dermacentor* (группа «marginatus»: *D. marginatus* – *D. silvarum* – *D. nuttalli*); преимагинальных стадий развития *I. persulcatus* и *I. apronophorus* и т. д. Это касается также клещей, которых снимают с людей – часто они бывают повреждены (отсутствует хоботок или доставлен только фрагмент клеща).

С учётом этих трудностей мы подготовили таблицы дифференциальной диагностики всех фаз развития фоновых видов иксодовых клещей Западной Сибири (см. прил. 1, табл. 1–7) и

наглядное методическое пособие с цветными иллюстрациями (Иксодовые клещи . . . ., 2011), которые мы приводим и в данной книге (см. прил. 2, рис. 1–11).

Таблицы дифференциальной диагностики иксодовых клещей построены на основе классических определителей (Филиппова, 1977; 1997) с нашими дополнениями и ориентированы, прежде всего, на определение видов с учётом возможности их совместного обитания на той или иной территории. На цветных рисунках выделены наиболее значимые в систематическом отношении детали строения клещей. Рисунки построены по принципу традиционных определительных таблиц, при этом:

- **двусторонние жёлтые стрелки** означают переход теза-антитеза;
- **однонаправленные жёлтые стрелки** – переход теза-теза;
- **стрелки и указатели другого цвета** – показывают на конкретные диагностические признаки того или иного вида.

#### Последовательность работы с таблицами и рисунками

1. Определить фазу развития иксодовых клещей (табл. 15).

2. Определить родовую принадлежность имаго или преимагинальных фаз развития иксодовых клещей (прил. 1, табл. 1; прил. 2, рис. 2, 3).

3. Для клещей рода *Ixodes*:

а) дифференцировать имаго пастбищных клещей (прил. 1, табл. 2–3): *I. persulcatus* – *I. pavlovskyi*<sup>1</sup>; *I. persulcatus* – *I. ricinus* (прил. 2, рис. 4–6);

---

<sup>1</sup> Кроме указанных в таблице признаков, самки *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* хорошо отличаются визуально при сборе их на волокушу: у *I. pavlovskyi* тело имеет отчётливо заметный беловатый налёт (как если бы его слегка припорошили мукой); самцов этих видов чётко дифференцировать без бинокулярной лупы сложнее. У клещей, помещённых в спирт, различия в окраске идиосомы частично сглаживаются: у самок *I. pavlovskyi* окраска темнеет, но желтоватые оттенки, которых нет у *I. persulcatus*, сохраняются.

б) дифференцировать имаго гнездово-норовых клещей (прил. 1, табл. 4; прил. 2, рис. 4–6): *I. apronophorus* – *I. trianguliceps*; а также – *I. lividus*, *I. crenulatus*;

в) дифференцировать преимагинальные фазы *I. persulcatus* – *I. pavlovskyi*; *I. persulcatus* – *I. ricinus*; *I. persulcatus* – *I. apronophorus* – *I. trianguliceps*, а также – *I. lividus*, *I. crenulatus*: нимфы (прил. 1, табл. 2–4; прил. 2, рис. 8); личинки (прил. 1, табл. 2–4; прил. 2, рис. 7).

Таблица 15

#### Отличительные признаки фаз развития иксодовых клещей

Личинка	Нимфа	Имаго
Неполовозрелая стадия.	Неполовозрелая стадия.	Половозрелая стадия; четко выражен половой диморфизм.
Имеет 3 пары ходильных ног.	Имеет 4 пары ходильных ног.	Имеет 4 пары ходильных ног.
Перитремы отсутствуют.	Перитремы есть.	Перитремы есть.
Половое отверстие отсутствует.	Половое отверстие отсутствует.	Половое отверстие есть.
Поровые поля отсутствуют.	Поровые поля отсутствуют.	Поровые поля есть (четко оформлены у самок; у самцов слабо выражены).

#### 4. Для клещей рода *Dermacentor*:

а) дифференцировать имаго *D. reticulatus* от клещей группы «marginatus» (*D. marginatus*, *D. silvarum*, *D. nuttalli*), а также клещей внутри группы «marginatus» друг от друга (прил. 1, табл. 5; прил. 2, рис. 9);

б) аналогично дифференцировать преимагинальные фазы *D. reticulatus* – *D. marginatus* – *D. silvarum* – *D. nuttalli*: нимфы и личинки (прил. 1, табл. 5; прил. 2; рис. 10);

5. Для клещей рода *Haemaphysalis*: последовательно определить все фазы развития, дифференцируя их, прежде всего, от клещей р. *Dermacentor* (прил. 1, табл. 1): дифференцировать имаго видов, для которых возможно совместное обитание на территории Республики Алтай: *H. concinna* – *H. pospelovashstromae* – *H. punctata* (прил. 1, табл. 6); аналогично

дифференцировать нимф и личинок (прил. 1, табл. 7; прил. 2, рис. 11).

## **4.2. Дифференциальная диагностика иксодовых клещей с применением молекулярно-биологических методов**

### **4.2.1. Применение молекулярно-биологических методов и молекулярных маркеров при изучении систематики и филогении иксодовых клещей**

Актуальность применения молекулярных методов в систематике и филогении иксодовых клещей

Молекулярные методы находят всё более широкое применение в систематике и таксономии высших организмов, в том числе клещей: они служат альтернативным подходом для идентификации видов (особенно, когда «классические» методы дифференциации иксодовых клещей, основанные на морфометрии и экологии, имеют ограничения для определения вида), а также изучения структуры популяций и филогенетических исследований. Применение молекулярно-биологических и филогенетических методов позволяет решать спорные вопросы в классификации и таксономии клещей. Использование этих методов является важным инструментом при подтверждении монофилии или парафилии в происхождении таксонов акарин на различных уровнях (Cruickshank, 2002).

Применение молекулярных методов обосновано:

- 1) когда виды очень близки морфологически;
- 2) при повреждении образцов, когда определение их по морфологическим признакам затруднено;
- 3) если не описаны преимагинальные стадии клещей;
- 4) при видовой идентификации видов-двойников.

Целесообразность использования различных генов для того или иного вида таксономических исследований зависит от

их консервативности или вариабельности. Одни гены хорошо зарекомендовали себя для применения на уровне высоких таксонов, что позволяет изучать эволюцию акарин; применение других адекватно для изучения структуры популяции вида клещей, в зависимости от распространения и экологических особенностей (Nava et al., 2009). Фундаментальное значение имеет применение филогенетического анализа при изучении эволюции акарин и их роли в коэволюции паразитарных систем как в отношении хозяев-прокормителей, так и в отношении микроорганизмов, для которых организм клещей служит средой обитания. Одно из современных направлений исследований в этой области – развитие метагеномики, совершенно новой области науки, появившейся на стыке молекулярной биологии, филогенетики и биоинформатики.

В настоящее время для изучения систематики и филогении ископаемых клещей получили распространение молекулярно-биологические методы, основанные на использовании двух главных типов молекулярных маркеров: *ядерных рибосомных генов* и *митохондриальной ДНК*.

В ядерной рибосомной ДНК эукариотических организмов главный локус состоит из трёх генов, кодирующих 5.8S, 18S и 28S рРНК субъединицы рибосомы (далее в тексте 18S и 28S рРНК).

Считается, что гены 18S рРНК и 28S рРНК являются одинаково мощным инструментом для филогенетических исследований на самом глубочайшем таксономическом уровне внутри подкласса клещей Acari (Cruickshank, 2002).

Рибосомных генов в хромосоме содержится более ста копий, что делает ПЦР-амплификацию генов рРНК значительно проще и результативнее, чем для генов, имеющих одну копию. Показана эффективность применения различных рибосомных генов при реализации разных целей и задач исследований. Так, H. Klompen et al. (H.Klompen et al., 2007) предложили использовать последовательности генов 18S и 28S рРНК для изучения филогенетических отношений на таксономических

уровнях, соответствующих подотряду и инфраотряду паразитиформных клещей, так как они показали высокую эффективность и адекватность исследований при изучении филогении и эволюции клещей (рис. 9).

В других исследованиях полные последовательности или фрагменты этих рибосомных генов применялись для изучения филогении более низких таксономических уровней – внутри семейства и подсемейства клещей (A. Crampton et al., 1996; W.C. Black et al., 1997; A.J. Mangold et al., 1998; S.J. Dobson & S.C. Barker, 1999; J.S.H. Klompen et al., 2000; A. Murrell et al., 2001; Nava S, et al., 2009). D.E. Norris et al. (D.E. Norris et al., 1999) пришли к выводу, что последовательности гена 18S рРНК более консервативны, и в этой связи лучше, чем митохондриальные 12S и 16S рДНК гены, подходят для решения филогенетических задач на этих таксономических уровнях.

Митохондриальные гены широко используются при изучении геномов животных, в систематике и при проведении различных популяционных и эволюционных исследований (D.R. Wolstenholme, 1992; C. Simon et al., 1994). Преимуществами митохондриальной ДНК являются: большое количество копий на клетку, строгое наследование по материнской линии и отсутствие рекомбинаций.

Наиболее часто для изучения меж- и внутривидовой вариабельности клещей на популяционном уровне применяются такие молекулярные маркеры, как ITS1 и ITS2 (D.M. Wesson et al. 1993; D.K. Mclain et al., 1995 а, б; M. Zahler et al., 1997; S.C. Barker, 1998; K.L. Poucher et al., 1999; A. Gylfe et al., 2001; M.B. Labruna et al., 2002; D.J. Rees et al., 2003; M.V. Reichard et al., 2005; J. Mtambo et al., 2006; M.T. Marrelli et al., 2007), митохондриальные гены 16S (D.A. Caporale et al., 1995; S.M. Rich et al., 1995; D.E. Norris et al., 1996; D.E. Norris et al., 1997; P.R. Crosbie et al., 1998; W.G. Qiu et al., 2002; J.M. Anderson et al., 2004; A.A. Guglielmone et al., 2004; T.N. Petney et al., 2004;

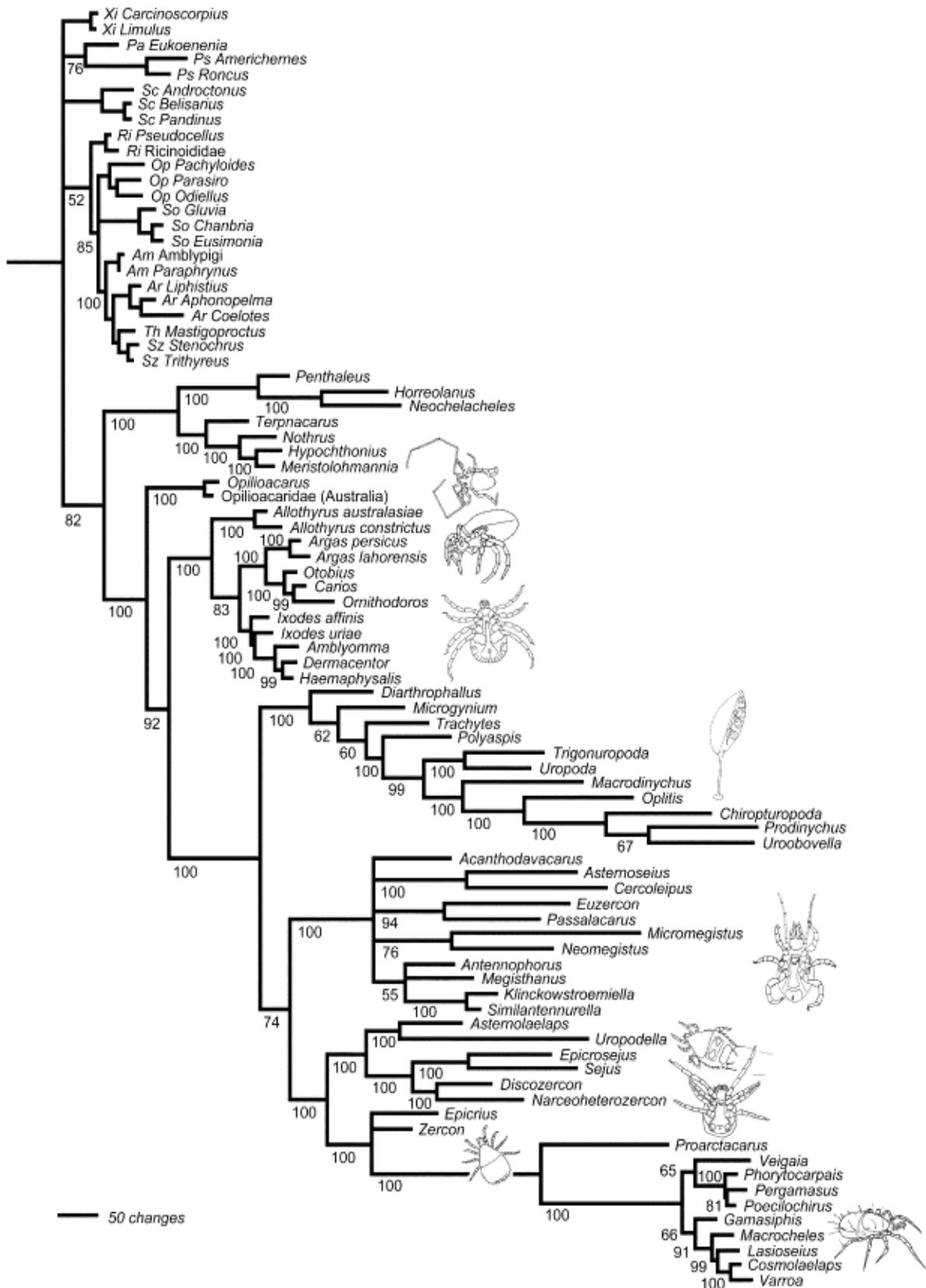


Рис. 9. Филогенетическое дерево, построенное на основе результатов Bayesian анализа, полученных без учёта пробелов при объединении данных 18S и 28S рРНК (по: H.Klomp et al., 2007)

M. Superina et al., 2004; M.B. Teglas et al., 2005; J.M. Venzal et al., 2005; T.R. Mixon et al., 2006; S. Nava et al., 2006; L. Vial et al., 2007), 12S (J. Mtambo et al., 2006; D.E. Norris et al., 1996; D.E. Norris et al., 1997; M. Arzua et al., 2003), гены цитохромоксидазы I (COI) (D.J. Rees et al., 2003) и цитохромоксидазы III (COIII) (D.E. Kain et al., 1999).

Последовательности обоих митохондриальных рДНК генов являются подходящими маркерами для видовой идентификации клещей. Тем не менее некоторые особенности указывают, что 16S рДНК последовательность более подходящая для этой цели, чем 12S рДНК. Немаловажно, что праймеры для амплификации и секвенирования последовательностей гена 16S рДНК иксодовых клещей были разработаны раньше и являются общими для различных таксонов, чем 12S рДНК. Является существенным, что в базе данных GenBank доступно гораздо больше последовательностей гена 16S рДНК клещей, чем 12S рДНК, в том числе более тридцати последовательностей гамазовых и аргасовых клещей. В последнее время прилагается много усилий для получения и депонирования в GenBank последовательностей гена 16S рДНК большинства видов клещей. Предлагается включать данные секвенирования и филогенетических исследований при описании новых видов клещей, половозрелых стадий и для повторного описания.

Изучение структуры отдельных генов клещевого генома позволили по-новому переосмыслить филогенетические отношения и подойти к проблеме ревизии существующей таксономии иксодовых клещей.

Ревизия молекулярных исследований иксодовых клещей была сделана Navajas & Fenton (M. Navajas & B. Fenton, 2000) и Cruickshank (R.H. Cruickshank, 2002), но при этом возникли трудности, связанные с интерпретацией и сравнением результатов, полученных при использовании различных маркеров.

В настоящее время монофилия рода *Ixodes* находится в стадии обсуждения. J.S.H. Klompen с соавторами (J.S.H. Klompen, 1999; J.S.H. Klompen et al., 2000), основываясь

на изучении систематики, биогеографии иксодовых клещей, а также анализе 18S и 28S рибосомных и 16S митохондриальных генов с применением молекулярно-биологического и филогенетических методов, выделили две линии в роде *Ixodes* (рис. 10).

Одна линия образована австралийскими представителями рода *Ixodes*, так называемой «*tasmani group sensu*» (J.S.H. Klompen et al., 2000) – *Ixodes tasmani* Neumann, 1899; *I. holocyclus* Neumann, 1899; *I. uriae* White, 1852; *I. antechini* Roberts, 1860 и *I. ornithorhynchi* Lucas, 1846; вторая состоит из остальных видов рода *Ixodes*.

Ряд авторов (M. Fukunaga, 2000; G. Xu et al., 2003; A.A. Guglielmone et al., 2006; Mitani et al., 2007) на основании анализа последовательностей генов ИТС, 16S рДНК и COI подтвердили эту гипотезу, показав, что клещи *I. holocyclus* и *I. uriae* (южная популяция) формируют отдельную ветвь, отличающуюся от остальных видов *Ixodes*.

Результаты анализа структуры контролирующих регионов в митохондриальных генах клещей рода *Ixodes* позволили выделить австралийскую группу видов (с двумя контролируемыми регионами), представленную *I. antechini*; *I. cordifer* Neumann, 1908; *I. cornuatus* Roberts, 1960; *I. hirsti* Hassall, 1931; *I. holocyclus*, *I. myrmecobii* Roberts, 1962; *I. richosuri* Roberts, 1960 и *I. uriae*, отличную от других иксодовых клещей с одним контролирующим регионом, а именно: *I. acutitarsus* Karsch, 1880; *I. asanumai* Kitaoka 1973; *I. hexagonus* Leach 1815; *I. loricatus* Neumann, 1899; *I. ovatus* Neumann, 1899; *I. persulcatus*, *I. pilosus* Koch, 1844; *I. ricinus*, *I. scapularis* Say 1821; *I. simplex* Neumann, 1906 и *I. turdus* Nakatsuji, 1942 (R. Shao et al., 2004).

В противоположность этим данным, A. Murrell с соавторами (A. Murrell et al., 2003), основываясь на изучении двух маркеров, характеризующих вторичную структуру двух разных тРНК, поддержали гипотезу о монофилии Prostriata (*Ixodes* spp.).

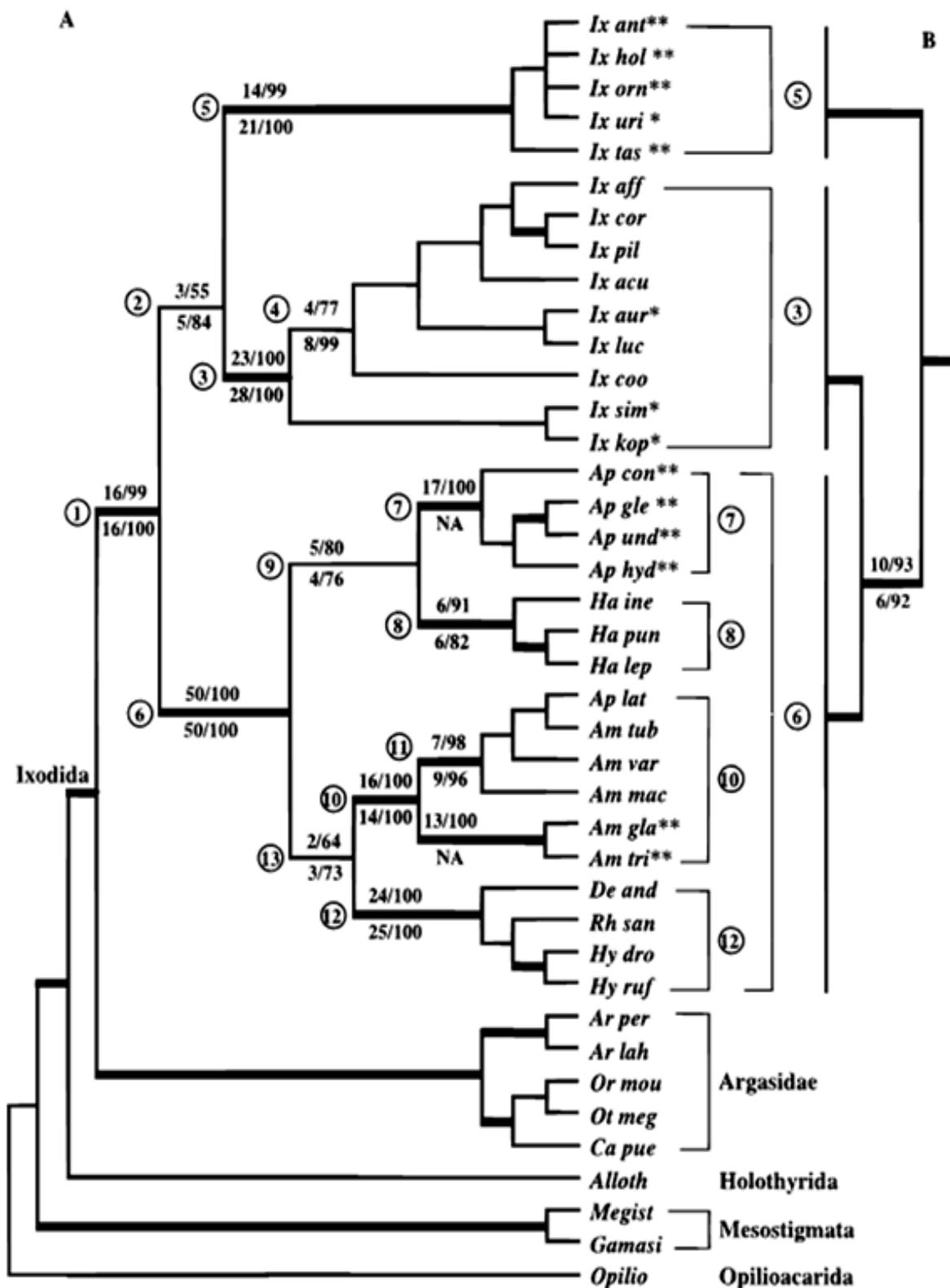


Рис. 10. Филогенетические отношения между основными представителями *Ixodidae*, построенные на основе анализа всех данных с полным набором таксонов:

(А) – с отсутствием пробелов; (В) – с пробелами; с сильной поддержкой ветвления (bootstrap 95 %) показаны жирными линиями

На рис. 10 конкретные уровни поддержки для некоторых ветвей добавлены в формате (DI/bootstrap value for complete taxon set) / (DI/ bootstrap for restricted taxonset). NA – не применяются; \* – вид, встречающийся в Австралии; \*\* – вид, эндемичный для Австралии. Цифры внутри круга обозначают следующие основные линии: 1 – *Ixodidae*; 2 – *Prostriata*; 3 – *Ixodes s.s.*; 4 – *Ixodes s.s.* – *I. kopsteini*, *I. simplex*; 5 – *I. tasmani* группа; 6 – *Metastriata*; 7 – эндемичные для Австралии виды *Aponomma*; 8 – *Haemaphysalis*; 9 – эндемичные для Австралии виды *Aponomma* и *Haemaphysalis*; 10 – *Amblyomma s.l.*; 11 – не Австралийские представители рода *Aponomma*; 12 – *Rhipicephalinae s.l.* (по: [J.S.H. Klompen et al., 2000]).

В этом исследовании проведено изучение 58 кандидатов в маркеры для исследования филогении иксодовых клещей из семейства *Ixodidae* и 22 маркеров из подсемейства *Rhipicephalinae sensu lato*.

Нами, с целью определения филогенетической позиции *I. persulcatus* проведено изучение гена 18S рРНК у 11 представителей рода *Ixodes* (подсемейство *Prostriata*), нуклеотидные последовательности которых имели высокое качество и были доступны в GenBank (Шпынов, 2011; Shynov, 2012). Нуклеотидная последовательность гена 18S рРНК *I. persulcatus* длиной 1771 п. о. была получена Shynov S., Fournier P.-E., Raoult D., Rudakov N., Tarasevich I. (поступила в GenBank 11.04.2003, депонирована 01.05. 2004 г., № AY274888).

Построенное филогенетическое древо для *Prostriata* образовало две ветви, что подтвердило гипотезу, противоречащую монофилетичности образования этой таксономической группы, состоящей из двух линий клещей (Шпынов, 2011; Shynov, 2012). В австралийскую линию вошли *I. tasmani*, *I. holocyclus* (рано дивергировавшие виды, эндемичные для Австралии) и *I. uriae* (паразит гнездо-норового типа в колониях морских птиц, имеющий распространение на островах и побережьях материков холодного и умеренного поясов северного и южного

полушарий). Во вторую линию вошли остальные виды рода *Ixodes*, изучаемые автором: *I. acutitarsus*, *I. affinis* Neumann, 1899, *I. cookei* Packard, 1869, *I. kopsteini* (Oudemans, 1925), *I. luciae* Senevet, 1940, *I. persulcatus*, *I. pilosus* и *I. ricinus* (Шпынов, 2011; Shynov, 2012).

В подтверждение мнения Cruickshank (Cruickshank, 2002) была показана эффективность изучения гена 18S рРНК в филогенетических исследованиях акарин на различных таксономических уровнях для попытки решения спорных вопросов систематики и классификации (Шпынов, 2011). Так, в соответствии с классификационной схемой, принятой в Российской Федерации (Филиппова, 1997), семейство *Ixodidae* подразделяется на два подсемейства: *Ixodinae* (Prostriata) и *Amblyomminae* (Metastriata). В то же время, по схеме, ранее принятой на Западе и реклассифицированной в настоящее время с применением комплекса молекулярно-биологических, филогенетических и морфологических методов (Klompen et al., 2002; Barker & Murrell, 2004, Nava et al., 2009), в группе Metastriata выделены подсемейства *Amblyomminae*, *Haemaphysalinae*, *Rhipicephalinae* и *Bothriocrotoninae*.

Некоторыми исследователями ставится под сомнение статус подрода для некоторых видов рода *Ixodes* (С.М. Clifford et al., 1973; R.G. Robbins & J.E. Keirans, 1992; J.L. Camicas et al., 1998). Высказываются предположения о необходимости переоценки позиций подродов среди видов *Ixodes*.

Филогенетическое древо (рис. 11), построенное при анализе нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК (важного хронологического маркера эволюционных событий) представителей основных таксономических групп надсемейства иксодоидных клещей, показало принципиальное соответствие дендрограмме Hoogstraal Н. в модификации Oliver (1989).

При построении дендрограммы были учтены данные, полученные Klompen et al. (2002) и Barker, Murrell (2004). В филогенетическом древе образовалось две ветви – Metastriata и Prostriata с сопоставимой дистанцией начала кластеризации,

указывающей, что формирование этих групп и дивергенция внутри них происходила в соизмеримые хронологические периоды. При этом можно предположить, что за сопоставимый хронологический отрезок дивергенция в группе *Metastrata* происходила на более высоком таксономическом уровне по сравнению с группой *Prostrata*. В группе *Metastrata* происходило появление рода, а в группе *Prostrata* – подрода, или даже вида. Из этого предположения следует, что предложенное Н.А. Филипповой (1997) выделение в семействе *Ixodidae* двух подсемейств *Ixodinae* (*Prostrata*) и *Amblyomminae* (*Metastrata*), а не пяти (*Ixodinae*, *Amblyomminae*, *Haemaphysalinae*, *Rhipicephalinae* и *Bothriocrotoninae*), как это было предложено зарубежными коллегами (Klompen et al., 2002; Barker & Murrell, 2004, Nava et al., 2009), в эволюционном отношении более корректно.

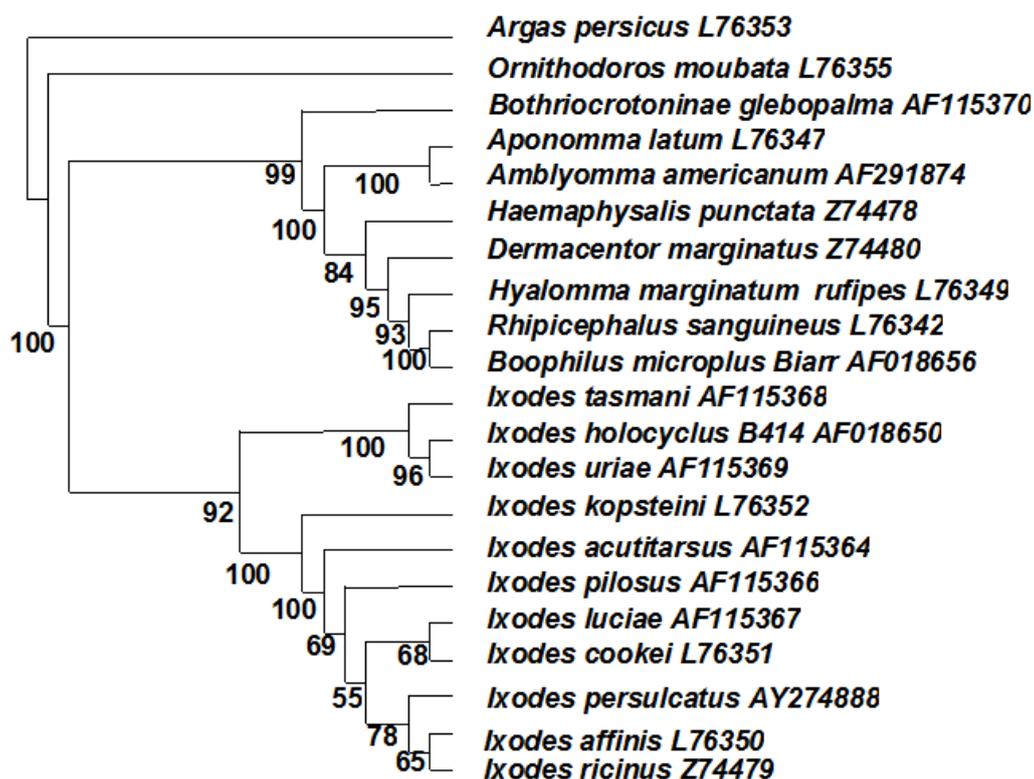


Рис. 11. Филогенетическая позиция представителей рода *Ixodes* среди основных таксономических групп надсемейства иксодоидных клещей, полученная при сравнении нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК с применением метода neighbour-joining

По всей видимости, вполне обосновано и выделение внутри подсемейства *Ixodinae* таксона подрод.

Полученные с применением молекулярно-биологических и филогенетических методов данные подтверждают существующую гипотезу эволюции представителей Prostriata, основанную на изучении фенотипических признаков клещей.

При построении филогенетического дерева семейство *Ixodidae* образовало две ветви: в верхнюю вошли представители подсемейства *Amblyomminae* (Metastriata) (по Филипповой, 1977), в нижнюю – *Ixodinae* (Prostriata). Верхнюю позицию в ветви Metastriata занял вид *Bothriocroton glebopalma* Keirans, King & Sharrad 1994, в верхней части ветви Prostriata оказались виды *I. tasmani* и *I. holocyclus* (см. рис. 11). Эти три вида клещей являются рано дивергировавшими видами, эндемичными для Австралии. Расположение в верхних частях ветвей филогенетического дерева является косвенным подтверждением общности факторов, способствовавших их эволюции, происходившей в условиях изоляции на этом континенте.

Конструкция образовавшейся ветви Prostriata в филогенетическом древе хорошо согласуется с эволюционными аспектами видов клещей рода *Ixodes* и схемой филогенетических отношений некоторых его подродов, предложенной Н.А. Филипповой (1977) и включающей три ветви, сформированные по эколого-морфологическим признакам: I ветвь (подроды *Ceratixodes*, *Scaphixodes*, *Pholeoixodes*, *Coxixodes*) имела связь с птицами, особенно с морскими; II ветвь (подроды *Exopalpiger*, *Endopalpiger*, *Sternalixodes*) специализировалась на паразитировании на сумчатых и ехиднах; её представители сохранились преимущественно в Австралии; III ветвь, наиболее прогрессивная (подроды *Ixodiopsis*, *Afrixodes*, *Partipalpiger*, *Trichotoixodes*, *Ixodes* s. str.), возникла уже в палеогене и с самого начала эволюционировала в направлении пастбищного паразитизма. В ходе своей эволюции часть видов вторично перешла к гнездово-норовому паразитизму.

При изучении филогенетической конструкции ветви Prostriata, образовавшей два кластера, прослеживается эволюционная схема формирования рода *Ixodes* – одного из древнейших в семействе *Ixodidae*. Верхний кластер образован двумя видами, отнесёнными Филипповой Н.А. (1977) к II ветви: *I. tasmani* (подрод *Endopalpiger*) и *I. holocyclus* (подрод *Sternalixodes*), которые распространены только в Австралии и паразитируют преимущественно на сумчатых, а также видом *I. uriae* из подрода *Ceratixodes* (I ветвь). Все виды, образовавшие нижний кластер (за исключением *I. kopsteini* из подрода *Lepidixodes* и *I. luciae*, отнесённых к негруппированным видам), представлены подродами *Ixodiopsis*, *Afrixodes* и *Ixodes* (III ветвь представителей группы Prostriata; см. рис. 11).

Интересным научным фактом явилось ретроспективное подтверждение предположения французских учёных о таксономическом статусе *I. acutitarsus*. Этот вид, оставленный в подрode *Ixodes* (s. str.), является паразитом крупных и средних млекопитающих, как диких, так и домашних, и распространён в Азии (Непал, Индия, Бирма, Китай, Япония – о-в Хонсю; Колонин, 1981). Нами установлено его выраженное дистанцированное филогенетическое положение от кластера, где разместились представители подрода *Ixodes* (s. str.), что подтверждает позицию французских учёных (Camicas, Morel, 1977; Morel, Perez, 1977), предложивших выделить этот вид вместе с четырьмя другими, характеризующимися раздвоенной коксой I, в самостоятельный подрод.

Применение изучения гена 18S рРНК компетентно показало себя на самом глубоком таксономическом уровне при установлении филогенетической позиции вида *I. persulcatus* среди представителей подсемейства Prostriata (см. рис. 11). На основании полученных результатов были сделаны предположения, касающиеся эволюции представителей Prostriata, связанной с геологическими событиями, в результате которых происходило формирование континентов на Земле.

*I. persulcatus* образовал кластер вместе с двумя другими представителями подрода *Ixodes* (s. str.): *I. ricinus* и *I. affinis*. Все три вида имеют пастбищный тип паразитизма, их имаго питаются на крупных и средних млекопитающих, личинки и нимфы – на мелких млекопитающих и птицах, реже на пресмыкающихся (Филиппова, 1977). Но у *I. persulcatus* и *I. ricinus* ареалы в пределах Евразии перекрываются (Польша, Европейская часть бывшего СССР), тогда как *I. affinis* распространён на противоположном от Европы и Северной Африки (западная граница ареала *I. ricinus*) побережье Атлантического океана Северной Америки. При этом *I. ricinus* и *I. affinis* показали большее филогенетическое родство по гену 18S рРНК, чем *I. ricinus* и *I. persulcatus* (см. рис. 11).

Дивергенция семейства *Ixodidae* на подсемейства *Ixodinae* (Prostriata) и *Amblyomminae* (Metastriata) произошла ранее 230 млн лет назад, до раскола Пангеи на Гондвану и Лавразию (Balashov, 1994). Раскол Лавразии на Северную Америку и Евразию произошёл в меловой период приблизительно 100 млн лет назад. Возможно, с данным геологическим событием связано происхождение видов *I. ricinus* и *I. affinis* от одного общего предка в результате изоляции частей его ареала, что подтверждается установлением филогенетической близости этих видов.

Однонуклеотидный полиморфизм (SNP) является наиболее широко распространённым типом изменений последовательности в геноме эукариотических организмов, в том числе и клещей. Применяются попытки изучения этого явления для изучения структуры популяции иксодовых клещей. Van Zee с соавторами (Van Zee et al., 2013) провёл изучение частоты и распространения SNP (единичных нуклеотидных замен) в геноме (среди митохондриального 16S гена и 9 ядерных генов) у *Ixodes scapularis*, собранных в штатах Нью-Джерси, Вирджиния, Джорджия и Миссисипи в США. Выявлено выраженное количество SNP (в среднем одна замена на 14 пар оснований), что является одной из самых высоких характеристик (замен) для эукариотических организмов. Популяционный генетический

анализ, основанный на частоте гаплотипов, при изучении выявленных 372 SNPs в этих 9 генах показал, что исследованные клещи образовали три генетические группы. В результате полученных данных установлено, что *I. scapularis* из Нью-Джерси и Вирджинии (северная часть популяции) образовали однородную группу с низким генетическим разнообразием, в то время как клещи из Джорджии и Миссисипи (южная часть популяции) составляли две отдельных группы с высоким генетическим разнообразием.

С. Ковалев и Т. Мухачева (Kovalev, Mukhacheva, 2012) для выявления филогеографической структуры клещей провели изучение последовательностей фрагмента гена 28S (expansion segment D3) и митохондриальной 12S рДНК клещей *Ixodes persulcatus*, собранных в различных регионах России. Как показали результаты исследований, последовательность 28S рРНК (expansion segment D3) была одинакова для всех экземпляров клещей внутри изучаемого ареала. Анализ последовательностей фрагмента митохондриальной 12S рДНК позволил выделить четыре гаплотипа.

В настоящее время проводятся исследования по секвенированию и изучению полноразмерных геномов для *I. scapularis* – PRJNA34667, PRJNA16232 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome?term=ixodes%20scapularis>) и *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* (Canestrini, 1887) – PRJNA46685 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome?term=Rhipicephalus%20microplus>).

Таким образом, изложенное выше позволяет говорить о целесообразности применения комплекса молекулярно-биологических, филогенетических и классических методов, основанных на изучении фенотипических признаков клещей.

#### **4.2.2. Методика проведения молекулярно-биологических исследований для дифференциальной диагностики иксодовых клещей**

Применение современных методов межвидовой дифференциации переносчиков имеет различные направления, однако в практической медицине необходимость этого чаще всего связана с невозможностью определения вида клеща традиционным способом из-за отсутствия целого экземпляра клеща или из-за повреждений, вследствие которых систематически значимые признаки утрачены. Как правило, такая проблема возникает при исследовании клещей, снятых с людей.

Молекулярные методы находят всё более важное применение в систематике акарин. В настоящее время для идентификации иксодид применяются как рибосомальные, так и митохондриальные гены. Рибосомальный (ITS2) и митохондриальный I (COI) гены являются мощным инструментом при проведении исследований на низких таксономических уровнях. Рибосомальные 18S рРНК и 28S рРНК гены служат одинаково мощным инструментом при изучении филогенетики внутри Acari на различных таксономических уровнях. Применение митохондриальных 12S и 16S рДНК генов не оправдало первоначальных ожиданий.

##### **Методика проведения молекулярно-биологических исследований**

1. Выделение ДНК из клещей. Выделение ДНК проводят из каждого клеща индивидуально. Для этого клеща помещают в полипропиленовую пробирку типа EPPENDORFF объемом 1,5 мл, измельчают и проводят выделение ДНК с использованием коммерческих наборов «Проба НК» («ДНК-Технология», Москва), QIAamp Tissue Kit (QIAGEN, Hilden, Germany) в соответствии с инструкцией по применению или наборов других производителей для выделения ДНК.

2. Постановка ПЦР. Для амплификации фрагментов ДНК иксодид в ПЦР и секвенирования используют комбинацию праймеров, сконструированных для консервативных регионов гена 18S рРНК эукариот, описанную Mangold et al., 1998 (табл. 16).

Таблица 16

**Дизайн праймеров для амплификации и секвенирования  
(по: Mangold et al., 1998)**

№ пары	Праймер	Последовательность 5'–3'	Направление <sup>1</sup>	Позиция 5'	Размер фрагмента, bp	Температура отжига, °С
I	A	AACCTGGTTGATCCTGCCA	F	1	172	48
	B	GCATGTATTAGCTCTAG	R	172		
II	A	AACCTGGTTGATCCTGCCA	F	1	653	58
	C	CTGAGATCCAACCTACGAGCTT	R	653		
III	D	GGCCCCGTAATTGGAATGAGTA	F	508	776	64
	E	CACCACCCACCGAATCAAGAAA	R	1284		
IV	F	GCAGCTTCCGGGAAACCAAAGT	F	1088	726	66
	G	TGATCCTTCCGCAGGTTACCT	R	1814		
V	H	CTGCCCTTTGTACACACCG	F	1634	180	60
	G	TGATCCTTCCGCAGGTTACCT	R	1814		

<sup>1</sup> F – прямые праймеры; R – обратные праймеры.

Реакционная смесь для каждой пробы должна содержать: 10 pmol каждого праймера; 0,5 единиц полимеразы (Elongase, GibcoBRL); 20 mM каждого дезоксинуклеозидтрифосфата; 1,8 mM MgCl<sub>2</sub> и 7,5 мкл ДНК от каждого клеща. Конечный объём реакционной смеси – 25 мкл.

Амплификация выполняется по следующей программе: 3 мин инициальной денатурации при 94 °С; в последующих 44 циклах: денатурация при 94 °С – 30 сек; отжиг праймеров при температуре, согласно табл. 16 – 90 сек; элонгации при 68 °С; и финальная элонгация при температуре 68 °С – 7 мин. Каждая постановка ПЦР включает *отрицательный контроль* (бидистиллированная вода) и *положительный контроль* (ДНК не встречающегося на данной территории вида иксодового

клеща). Все полученные ПЦР-продукты подлежат секвенированию.

**Секвенирование.** Положительные ПЦР-продукты подвергаются очистке с применением QIAquick PCR purification kit (Qiagen) и секвенируются с использованием d-Rhodamine Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction kit (Applied Biosystems, Warrington, UK) на автоматическом секвенаторе ABI 3100 PRISM (Applied Biosystems) или другой модели. Полученные нуклеотидные последовательности идентифицируются в режиме прямого доступа в GenBank.

С помощью предлагаемого подхода можно дифференцировать клещей различных родов. Применяя II пару праймеров (см. табл. 16) «А»-(AACCTGGTTGATCCTGCCA) и «С»-(CTGAGATCCAACTACGAGCTT) можно амплифицировать и секвенировать фрагмент гена 18S рРНК, по которому хорошо дифференцируются *Ixodes persulcatus*, *Ixodes ricinus*, *Haemaphysalis concinna*, *Dermacentor marginatus* и *Dermacentor reticulatus*.

Позиции для идентификации *Haemaphysalis concinna* (рис. 12):

Dmxxxx1	TGCAGTGAGCC-TGAAGCCCTTT--GGGC <b>GACG</b>
Drxxxx2	TGCAGTGAGCC-TGAAGCCCTTT--GGGC <b>GACG</b>
Hcxxxx0	TGCAGTGAGCCCTTGTGTCCTTT <b>TTGGCCAGCG</b>
Ipxxxx3	TGCAGTGAGCC--CGAAGCCCCT <b>CGGGGCAGCG</b>
Irxxxx4	TGCAGTGAGCC--CGAAGCCCCT <b>CGGGGCAGCG</b>
	***** ** * ** *
Prim.cons.	TGCAGTGAGCCCT2GAG2CCTTTCGGGGCGACG

**Рис. 12. Диагностически значимый фрагмент 18S рРНК:**

Dm – *D. marginatus*; Dr – *D. reticulatus*; Hc – *H. concinna*; Ip – *I. persulcatus*;

Ir – *I. ricinus*; полужирным шрифтом выделены нуклеотидные замены, имеющие диагностическое значение; \* – гомология сравниваемых сиквентов по данной позиции; отсутствие символа \* – нуклеотидная замена или делеция

Позиции для дифференциации клещей р. *Ixodes* (рис. 13):

- (1) дифференциация *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus* от клещей других родов при условии их возможного совместного обитания;

(2) дифференциация *Ixodes persulcatus* от *Ixodes ricinus*.

	1	2
Dmxxxx1	GGTGCTTTTATTAGACCAAGATC	<b>GATCGGGTTTCGGCCCGTATT</b>
Drxxxx2	GGTGCTTTTATTAGACCAAGATC	<b>GATCGGGTTTCGGCCCGTATT</b>
Hcxxxx0	GGTGCTTTTATTAGACCAAGATC	<b>GATCGGGTTTCGGCCCGTATT</b>
Ipxxxx3	GGTGCTTTTATTAGACCAAGATC	<b>AATCGGGCCTCGGTCCGTTTT</b>
Irxxxx4	GGTGCTTTTATTAGACCAAGATC	<b>AATCGGGCCTCGGTCCGTTTT</b>
	*****	*****
Prim.cons.	GGTGCTTTTATTAGACCAAGATC	GATCGGGTTTCGGCCCGTATT

**Рис. 13.** Дифференциация иксодовых клещей рода *Ixodes* (обозначения см. рис. 12)

Применяя IV пару праймеров (см. табл. 16):  
 «F»-(GCAGCTTCCGGGAAACCAAAGT),  
 «G»-(TGATCCTTCCGCAGGTTACCT) –  
 можно амплифицировать и секвенировать фрагмент гена,  
 по которому проводят дифференциацию клещей рода  
*Dermacentor* (*D. marginatus* и *D. reticulatus*) от других родов и  
 друг от друга (рис. 14).

Dmxxxx1	CCAAAGT <b>G</b> TTTGGGT
Drxxxx2	CCAAAGT <b>A</b> TTTGGGT
Hcxxxx0	CCAAAGT <b>A</b> TTTGGGT
Ipxxxx3	CCAAAGT <b>A</b> TTTGGGT
Irxxxx4	CCAAAGT <b>A</b> TTTGGGT
	*****
Prim.cons.	CCAAAGTATTGGGT

**Рис. 14.** Позиция для идентификации клещей рода *Dermacentor* (обозначения см. рис. 12)

## ТАБЛИЦЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Таблица 1

### Отличительные признаки родов иксодовых клещей

Стадия	Род Ixodes	Род Haemaphysalis	Род Dermacentor
<b>ИМАГО</b>	<b>Глаз нет</b>		<b>Глаза есть у всех фаз</b>
	<p><b>Твёрдые покровы</b> (щиток, перитремы, гнатосома, ноги) <b>однотонные</b> тёмно-коричневые. <b>Анальная бороздка</b> огибает анус <b>спереди</b>. <b>Перитремы</b> округлые или овальные, <b>без спинного отростка</b>. Задний конец тела голодных особей либо <b>без фестонов</b>, либо <b>фестонов не более трёх</b>. На брюшной стороне <b>САМЦА</b> - сплошной панцирь из <b>7 вентральных щитков</b> (3 непарных и 4 парных). <b>Основание гнатосомы</b> разнообразной формы, есть <b>выраженные аурикулы</b>. Пальпы длинные.</p>	<p><b>Твёрдые покровы</b> (щиток, перитремы, гнатосома, ноги) <b>однотонные</b> светло-коричневые, без светлого пигмента. <b>Анальная бороздка</b> огибает анус <b>сзади</b>. Задний конец тела с <b>11 фестонами</b>. <b>Перитремы</b> неправильной округлой формы <b>со спинным отростком</b>. Анальных щетинок <b>5/5</b> (расположены равномерно по кругу вдоль наружных краев створок). <b>На брюшной поверхности САМЦА</b> есть неправильной формы <b>брюшные склериты</b> (<b>неподвижно</b> соединены с мягкой кутикулой). <b>Основание гнатосомы</b> <b>четырёхугольное</b>, <b>аурикулы отсутствуют</b>. Пальпы широкие с зубцами и выступами.</p>	<p><b>Твёрдые покровы</b> (щиток, перитремы, гнатосома, ноги) – разные оттенки коричневого (тёмно-коричневый, желтовато-бежевый, светло-коричневый, жёлто-коричневый), цвет кутикулы голодных имаго тёмно-коричневый. <b>Глаза</b> краевые, плоские или слегка выпуклые. <b>Спинной щиток</b> с <b>эмалевым пигментом</b> (мраморный рисунок). Задний конец тела с <b>9-11</b> краевыми <b>фестонами</b>. Анальных щетинок <b>5/5</b> (1+4/4+1). <b>Основание гнатосомы</b> <b>прямоугольное</b>. <b>Перитремы</b> овальные, <b>со спинным отростком</b>. У <b>САМЦОВ</b> <b>брюшные щитки редуцированы</b>. Все коксы снабжены внешними шипами; для <b>САМЦОВ</b> характерно мощное развитие IV пары кокс. Пальпы короткие. II членик пальп сверху значительно шире III, и <b>в сложенном виде пальпы шире основания гнатосомы</b>.</p>
<b>НИМФА</b>	Основание гнатосомы <b>4-угольное (без боковых выступов)</b> .		Основание гнатосомы <b>шестиугольное (с боковыми выступами)</b>
	Пальпы <b>прямые</b> .	Пальпы <b>угловатые</b>	Пальпы <b>прямые</b> . На щитке <b>19–20</b> пар длинных толстых щетинок.
<b>ЛИЧИНКА</b>	Основание гнатосомы 4-угольное ( <b>без боковых выступов</b> ).		Основание гнатосомы с <b>боковыми выступами</b> («шестигранник»)
	Пальпы <b>прямые</b> .	Пальпы <b>угловатые</b> . Имеет <b>4 пары</b> краевых вентральных щетинок.	Пальпы <b>прямые</b> . Срединные щетинки на спинном щитке толстые и крупные.

Дифференциальная диагностика клещей р. *Ixodes*: *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi*

Стадия	<i>Ixodes persulcatus</i>	<i>Ixodes pavlovskyi</i>
САМКА	Спинной щиток тёмно-коричневый, идиосома <u>кирпично-красного цвета</u> . <b>Дорсальные корнуа</b> зачаточные или отсутствуют. <b>Аурикулы</b> с прямыми боковыми краями. <b>Щиток</b> широкоовальный или круглый, боковых борозд на нём нет, цервикальные борозды слабо намечены.	Спинной щиток тёмно-коричневый, идиосома <u>кирпично-жёлтого или песочно-жёлтого цвета</u> . <b>Дорсальные корнуа</b> хорошо развиты, трапециевидные или треугольные. <b>Аурикулы</b> в виде крупных зубцов с дуговидно выпуклыми боковыми краями. <b>Щиток</b> удлинённо-овальный, боковые борозды отчётливые, сбоку ограничены валиком, <b>цервикальные борозды хорошо развиты</b> . <b>Пунктировка щитка</b> отчётливая, резко дифференцирована, в задней части крупная, углублённая.
САМЕЦ	Спинной щиток тёмно-коричневого цвета, а выступающая по его краю полоска аллоскутума – желтоватого. Идиосома удлинённо-овальная. Краевой валик неодинаковой ширины (в задней части уже, при переходе к боковым сторонам расширен). Цервикальные борозды выражены слабо (в виде поверхностных расплывчатых желобков). <b>Пунктировка спинного щитка</b> равномерная. <b>Задний край основания гнатосомы</b> сверху дуговидно выпуклый. <b>Перитрема</b> неправильно овальная, вытянутая в продольном направлении.	Идиосома широкоовальная, краевой валик сзади одинаково широкий. <b>Пунктировка</b> средней части <b>спинного щитка</b> крупная. <b>Задний край основания гнатосомы</b> сверху прямой с оттянутыми задними углами. <b>Перитрема</b> округлая.
НИМФА	<b>Щетинки</b> скутума и аллоскутума <b>однородные</b> по форме и размеру, короткие и шиповидные. <b>Дистальный зубец на IV коксе отсутствует</b> или слабо выражен.	<b>Щетинки</b> скутума и аллоскутума <b>дифференцированы</b> по форме и размерам: на скутуме – короткие шиповидные, на аллоскутуме – тонкие палочковидные по бокам, в срединной части – шиповидные. <b>Дистальный зубец на IV коксе хорошо выражен</b> (обычно заострён).
ЛИЧИНКА	<b>Щетинки</b> аллоскутума <b>однородные</b> по форме и размеру – короткие и шиповидные. Медиальный шип на I коксе в виде равностороннего треугольника <b>с тупой вершиной</b> ; у голодных особей она <b>не заходит за передний край II коксы</b> .	<b>Щетинки</b> аллоскутума <b>однородные</b> по форме и размеру – короткие и шиповидные. Медиальный шип на I коксе в виде равнобедренного треугольника <b>с острой вершиной</b> ; у голодных особей она <b>заходит за передний край II коксы</b> .

Дифференциальная диагностика клещей рода *Ixodes*: *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus*

Стадия	<i>Ixodes persulcatus</i>	<i>Ixodes ricinus</i>
<b>САМКА</b>	Пунктировка скутума <b>неравномерная</b> – более крупные точки расположены в задней части срединного поля. <b>Щетинки аллоскутума</b> расположены неупорядоченно. <b>Аурикулы</b> остроугольные, с прямыми боковыми краями. <b>Соотношение створок генитального клапана</b> 1,5:1 или 2:1. Поровые поля крупные, углублённые, очертания их варьируют.	Пунктировка скутума <b>отчётливая, равномерная</b> , средняя по размерам и углублённости или по направлению назад точки крупнее, глубже и гуще расположены. <b>Щетинки аллоскутума</b> расположены четырьмя продольными рядами. <b>Аурикулы</b> дуговидные или тупоугольные, короткие. Соотношение створок генитального клапана 6:1 или 5:1. Поровые поля крупные, углублённые, по форме грушевидные.
<b>САМЕЦ</b>	Медиальный зубец I коксы длинный, острый. <b>Щетинки спинного щитка и краевого валика короткие</b> . Перитрема неправильно овальная, крупная, заметно <b>вытянута в продольном направлении</b> .	Медиальный зубец I коксы длинный, острый, далеко заходит за II коксу. <b>Щетинки спинного щитка и краевого валика длинные</b> , не меньше ширины этого валика. Перитрема неправильно удлинённо-овальная, <b>вытянута в диагональном направлении</b> .
<b>НИМФА</b>	Скутум удлинённо-овальный, задний край обычно в виде куртой дуги, слегка волнистой, иногда с изломом посередине. <b>Щетинки</b> скутума и аллоскутума <b>однородные</b> по форме и размеру – короткие и шиповидные. <b>Стернальные щетинки</b> не расщеплены, <b>на уровне II кокс отсутствуют</b> .	Скутум в задней части широкий, округлый или с изломом. <b>Щетинки</b> скутума и аллоскутума <b>дифференцированы</b> – все щетинки аллоскутума длинные палочковидные; на скутуме – короткие, шиповидные. <b>Стернальные щетинки</b> расщеплены, <b>имеются между коксами I–IV</b> .
<b>ЛИЧИНКА</b>	<b>Щетинки</b> скутума и аллоскутума <b>однородные</b> по форме и размеру (короткие и шиповидные). Стернальные щетинки не расщеплены.	<b>Щетинки</b> скутума и аллоскутума <b>дифференцированы</b> – краевые щетинки аллоскутума длинные, палочковидные; на скутуме – короткие, шиповидные. Стернальные щетинки расщеплены вдоль.

Дифференциальная диагностика гнездово-норовых клещей рода *Ixodes*

Стадия	<i>Ixodes trianguliceps</i>	<i>Ixodes apronophorus</i>	<i>Ixodes lividus</i>	<i>Ixodes crenulatus</i>
САМКА	Коксы 1–2 несут в задней части <b>крупные перепончатые придатки</b> , но <b>лишены зубцов</b> .	<b>Коксы с зубцами</b> . На коксах 1–2 есть <b>перепончатые придатки</b> . Аурикулы остроугольные, длинные, мощные.	Аурикулы в виде крепких дуговидных рёбрышек, позади них на основании гнатосомы – резкий перехват. <b>Коксы без отчётливого медиального зубца</b> и без перепончатых придатков.	Скутум в задней части сужен. <b>Боковые борозды отчётливые</b> , глубокие. <b>Поровые поля</b> неправильно овальные или округлые; <b>разделены выпуклыми хитиновыми валиками</b> .
			Скутум в задней части широкий. <b>Боковые борозды отсутствуют</b> . Поровые поля очень крупные, валиков, разделяющих поровые поля, нет.	
САМЕЦ	Коксы 1–3 несут в задней части <b>крупные перепончатые придатки</b> , но <b>лишены зубцов</b> .	<b>Коксы с зубцами</b> . Зубцы на коксах 1–2 тупые, между ними <b>крупные перепончатые придатки</b> . Перитрема крупная, больше 4-й коксы.	Коксы без перепончатых придатков и выраженных зубцов.	
			<b>Коксы 1</b> без медиального зубца. <b>Анальная бороздка впереди срезана</b> (ровная линия).	<b>Коксы 1</b> с очень коротким медиальным зубцом с закруглённой вершиной. <b>Анальная бороздка впереди дуговидная</b> .
НИМФА	Первый членик пальп широкий, <b>грушевидной формы</b> .	Первый членик пальп узкий, <b>кольцевидный</b> . <b>Присоска</b> на лапке <b>длиннее или равна</b> коготкам. <b>Между коксами</b> расположено более 18 мощных щетин; на уровне середины кокс <b>щетины имеются</b> (отличие от нимфы <i>I. persulcatus</i> ).	<b>Присоска на лапке короче коготков</b> .	
			Основание гнатосомы с <b>крупными зубцевидными корнуа</b> . Аурикулы едва заметны.	<b>Дорсальные корнуа отсутствуют</b> . Аурикулы в виде крепких дуговидных рёбрышек.
ЛИЧИНКА	Первый членик пальп широкий, <b>грушевидной формы</b> .	Первый членик пальп узкий, <b>кольцевидный</b> . Первая <b>стернальная щетинка перистая</b> . На спинной стороне коленного членика III ноги <b>три поры</b> (одна обычно видна в профиль); на брюшной - <b>пор нет</b> (отличие от личинок <i>I. persulcatus</i> ).	Основание гнатосомы с <b>крупными зубцевидными корнуа</b> . Аурикулы отсутствуют.	
			<b>Аурикулы и корнуа отсутствуют</b> , медиальные зубцы на коксах 1 отсутствуют	

Дифференциальная диагностика клещей р. *Dermacentor*

Стадия	<i>Dermacentor reticulatus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>	<i>Dermacentor silvarum</i>	<i>Dermacentor nuttalli</i>
САМКА	На спинной стороне 2-го членика пальп <b>есть шип</b> , направленный назад. Пальпы угловатые, <b>очертания хоботка вместе с пальпами шестиугольные</b> . Глаза краевые, овальные.	На спинной стороне 2-го членика пальп <b>шипа нет</b> . Пальпы ровные, <b>очертания хоботка вместе с пальпами четырёхугольные (прямоугольник)</b> .		
		<b>Глаза краевые, овальные</b> . Цвет кутикулы голодной особи тёмно-коричневый. <b>Спинной отросток перитремы</b> хорошо развит, имеет <b>хитиновое утолщение боковой каёмки</b> .	<b>Глаза краевые, овальные</b> . Цвет кутикулы голодной особи тёмно-коричневый. <b>Спинной отросток перитремы</b> хорошо развит, <b>без утолщения на боковой каёмке</b> .	<b>Глаза орбитальные, круглые</b> . Основной цвет кутикулы голодной особи тёмно-коричневый с красновато-чёрным оттенком. <b>Спиной отросток перитремы развит плохо</b> , иногда незаметен.
САМЕЦ	На спинной стороне 2-го членика пальп направленный назад <b>зубец</b> . Боковые края пальп выступают наружу и <b>очертания хоботка вместе с пальпами шестиугольные</b> .	На спинной стороне 2-го членика пальп <b>зубца нет</b> . Боковые края пальп не выступают, <b>очертания хоботка четырёхугольные (прямоугольник)</b> .		
		Перитрема с длинным отростком, на краю которого есть <b>хитиновое утолщение</b> .	Отросток перитремы короткий и <b>без хитинового утолщения</b> . 1-й вертлуг с дорсальным зубцом.	Отросток перитремы короткий и узкий. 1-й вертлуг без дорсального зубца.

Стадия	<i>Dermacentor reticulatus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>	<i>Dermacentor silvarum</i>	<i>Dermacentor nuttalli</i>
<b>НИМФА</b>	1-я лапка <b>без кольцевой борозды</b> . На скутуме <b>толстые щетины</b> , образующие 1-2 полных предкраевых ряда. Боковые выступы основания гнатосомы – в виде высокого равнобедренного треугольника и лежат по середине длины основания. Цвет твёрдых покровов <b>светло-коричневый</b> .	1-я лапка <b>с кольцевой бороздой</b> . На скутуме <b>тонкие щетины</b> , образующие неполный предкраевой ряд (или он не выражен).		<b>Глаза округлые</b> , их внутренний контур в виде полуокружности. <b>Цвет твёрдых покровов красно-коричневый</b> .
		<b>Глаза удлинённо-овальные</b> , их внутренний контур в виде очень пологой дуги. Боковые выступы основания гнатосомы в виде равнобедренного треугольника, иногда клювовидные, их вершины лежат ближе к заднему краю. <b>Цвет твёрдых покровов</b> (кроме 1-й лапки), <b>желтовато-бежевый</b> .		
		На уровне заднего края II коксы <b>две пары стернальных щетинок</b> . Наружный зубец I коксы больше внутреннего в 2 раза.	На уровне заднего края II коксы <b>три пары стернальных щетинок</b> . Наружный зубец I коксы равен внутреннему или больше него в 1,3–1,5 раза.	<b>Боковые выступы</b> основания гнатосомы в виде <b>равностороннего</b> треугольника лежат посередине длины основания.
<b>ЛИЧИНКА</b>	1-я лапка <b>без кольцевой борозды</b>	1-я лапка <b>с кольцевой бороздой</b> .		
		<b>Срединные щетинки</b> скутума в 1,5 раза <b>длиннее</b> первых щетинок аллоскутума.	<b>Срединные щетинки</b> скутума <b>равны</b> первым щетинкам аллоскутума и <b>находятся в его средней трети</b> . Боковые углы основания гнатосомы <b>острые</b> .	<b>Срединные щетинки</b> скутума <b>равны</b> первым щетинкам аллоскутума и <b>находятся в его задней трети</b> . Боковые углы основания гнатосомы <b>тупые</b> .

Дифференциальная диагностика клещей рода *Haemaphysalis* (имаго)

Фаза	<i>Haemaphysalis pospelovashstromae</i>	<i>Haemaphysalis concinna</i>	<i>Haemaphysalis punctata</i>
САМКА	II членик пальп расширяется вперёд постепенно, боковой выступ в его нижней части сглажен; пальпы в сложенном состоянии не выдаются за боковые основания гнатосомы. На гипостоме 5/5 продольных рядов зубчиков.	II членик пальп расширяется вперёд резко, образуя в нижней части боковой выступ (пальпы в сложенном состоянии заметно выступают за боковые основания гнатосомы).	III членик пальп дорсально без заднемедиального зубца. Спинай щиток округлый.
		III членик пальп дорсально имеет заднемедиальный зубец. Спинай щиток округлый.	III членик пальп дорсально без заднемедиального зубца. Спинай щиток овальный.
		Дорсальные корнуа крупные. Боковой (латеральный) выступ II членика пальп в виде острого зубца. Латеральная и медиальная стороны II членика пальп не параллельны. На гипостоме 5/5-6/6 продольных рядов зубчиков.	Дорсальные корнуа маленькие или не выражены, поровые поля очень крупные. Зубец IV кокс длиннее зубцов на II и III коксах. Вентральный зубец III членика пальп короткий.
САМЕЦ	Дорсально краевых фестонов 11, краевые борозды захватывают с каждой стороны 1–2 фестона.		
	Краевые фестоны примерно одинаковой ширины. Корнуа широкие, короткие. Пальпы в сложенном состоянии не выдаются за боковые основания гнатосомы.	Средний из краевых фестонов самый узкий, остальные – одинаковой ширины. Корнуа длинные, треугольные. Пальпы в сложенном состоянии заметно выступают за боковые основания гнатосомы.	
	II членик пальп без бокового (латерального) выступа.	II членик пальп с четким латеральным выступом. III членик пальп клювовидно изогнут, в сложенном состоянии вершины пальп заходят друг за друга. Коксы I – с умеренно длинным острым медиальным зубцом, коксы II–IV – с короткими и широкими медиальными зубцами. Аналоги поровых полей занимают ограниченную площадь основания гнатосомы, значительно разобщены.	II членик пальп с небольшим латеральным выступом или без него. Коксы I–III с умеренно длинными медиальными зубцами, коксы IV с очень длинным медиальным зубцом (его длина примерно равна длине коксы). Аналоги поровых полей занимают почти всю площадь основания гнатосомы и смыкаются спереди по срединной линии.

Дифференциальная диагностика клещей р. *Haemaphysalis* (личинки, нимфы)

Фаза	<i>Haemaphysalis pospelovashstromae</i>	<i>Haemaphysalis concinna</i>	<i>Haemaphysalis punctata</i>
<b>НИМФА</b>	Основание гнатосомы дорсально шестиугольное. Боковые выступы основания гнатосомы в виде острых длинных зубцов.	Основание гнатосомы дорсально четырёхугольное, без боковых выступов. Вентральный зубец III членика пальп небольшой, с округлой вершиной. Пальпы угловатые, II членик пальп дорсально с острым и крупным боковым выступом, III членик пальп в виде высокого треугольника с острой вершиной, его вентральный зубец короткий. Медиальный зубец кокс I наиболее длинный, притуплён, задние зубцы кокс II и III примерно одинаковые, на коксах IV – самый короткий.	Основание гнатосомы дорсально шестиугольное. Латеральный выступ II членика пальп в виде маленького зубца, перед ним резкий излом. III членик пальп колоколовидный с коротким вентральным зубцом. Все коксы с мощными, широкими в основании и заострёнными медиальными зубцами (наиболее длинные – на коксе I).
<b>ЛИЧИНКА</b>	Основание гнатосомы дорсально шестиугольное с острыми и длинными боковыми выступами. II членик пальп без бокового зубца. Пальпы стройные. Облик гнатосомы напоминает таковой рода <i>Dermacentor</i> . Зубчики на гипостоме резко различаются по размеру.	Основание гнатосомы дорсально прямоугольное, сильно вытянуто поперёк (ширина превышает длину с корнуа более чем в 2 раза. Дорсальные корнуа короткие и тупые. Латеральный выступ II членика пальп острый, сильно выдаётся в сторону. Пальпа в виде высокого треугольника с острой вершиной (боковая сторона пальп дуговидно вогнута). Медиальный зубец коксы I отчётливый, притуплённый, коксы II – короткий, коксы III – нечёткий.	Основание гнатосомы дорсально шестиугольное, с острыми боковыми выступами. Латеральный выступ II членика пальп в виде маленького зубца, перед ним излом. Все коксы с короткими медиальными зубцами, на коксах II и III они широкие, дуговидные.

## ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

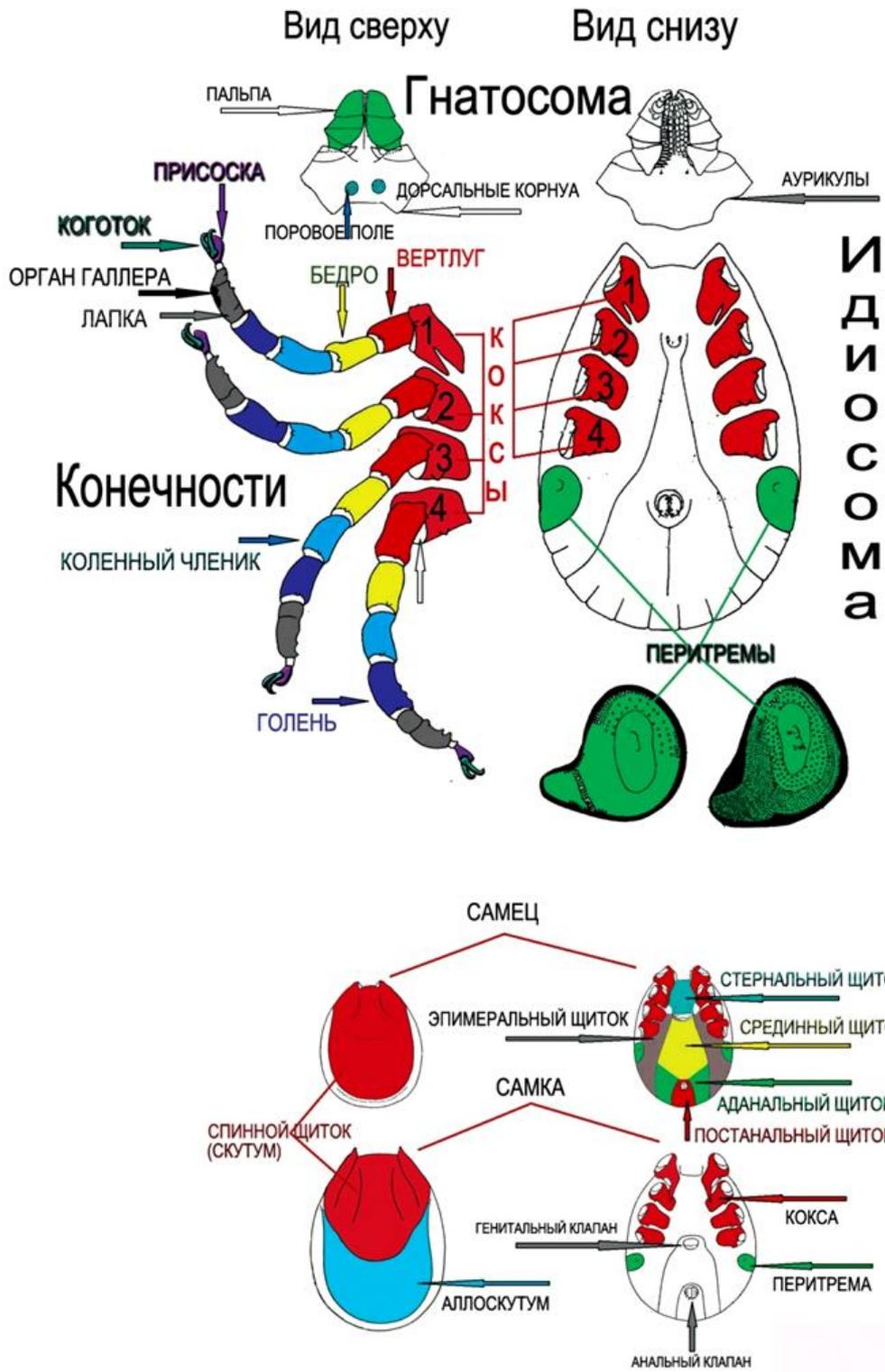


Рис. 1. Схема строения тела иксодовых клещей

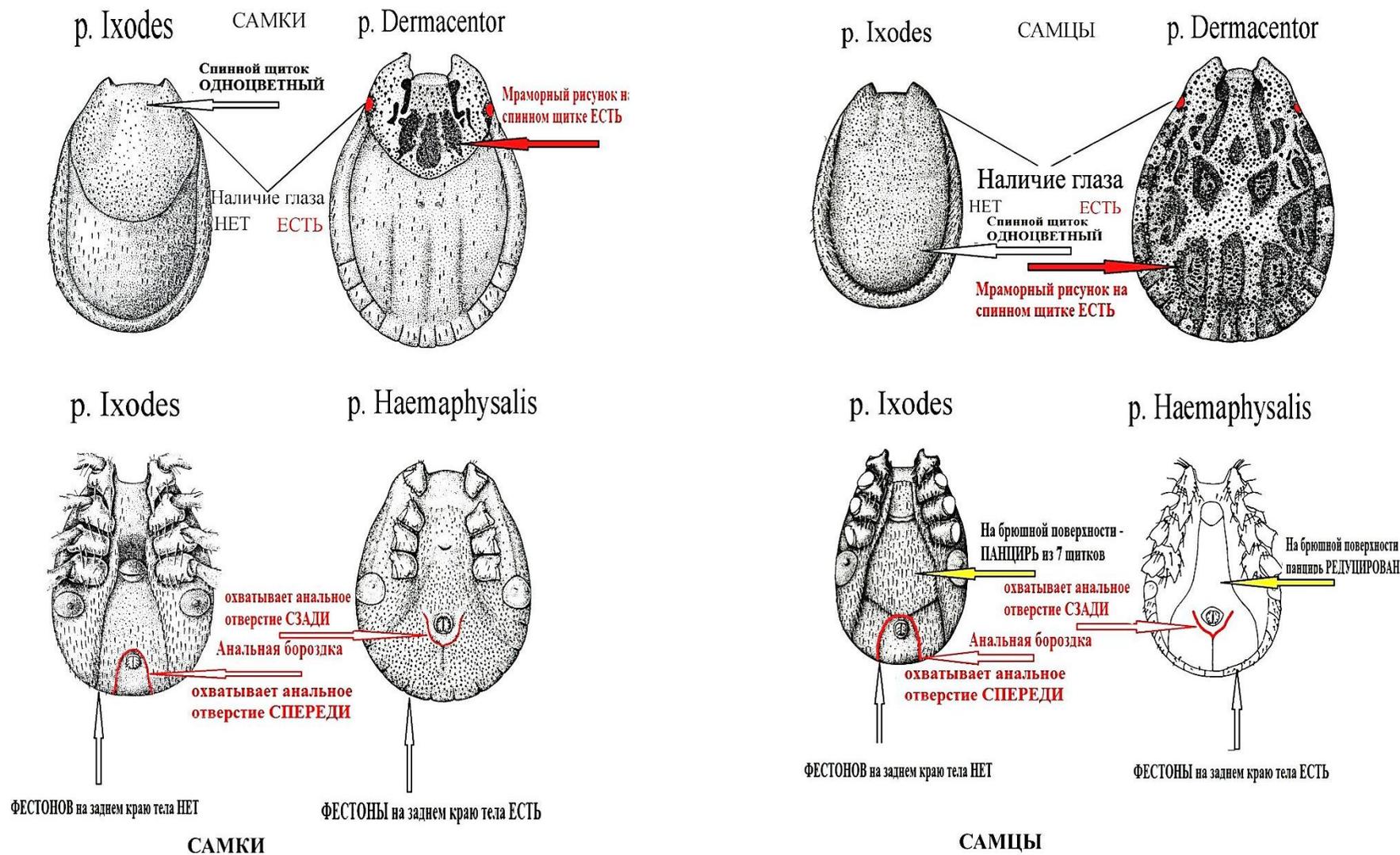


Рис. 2. Дифференциальная диагностика родов иксодовых клещей (имаго)

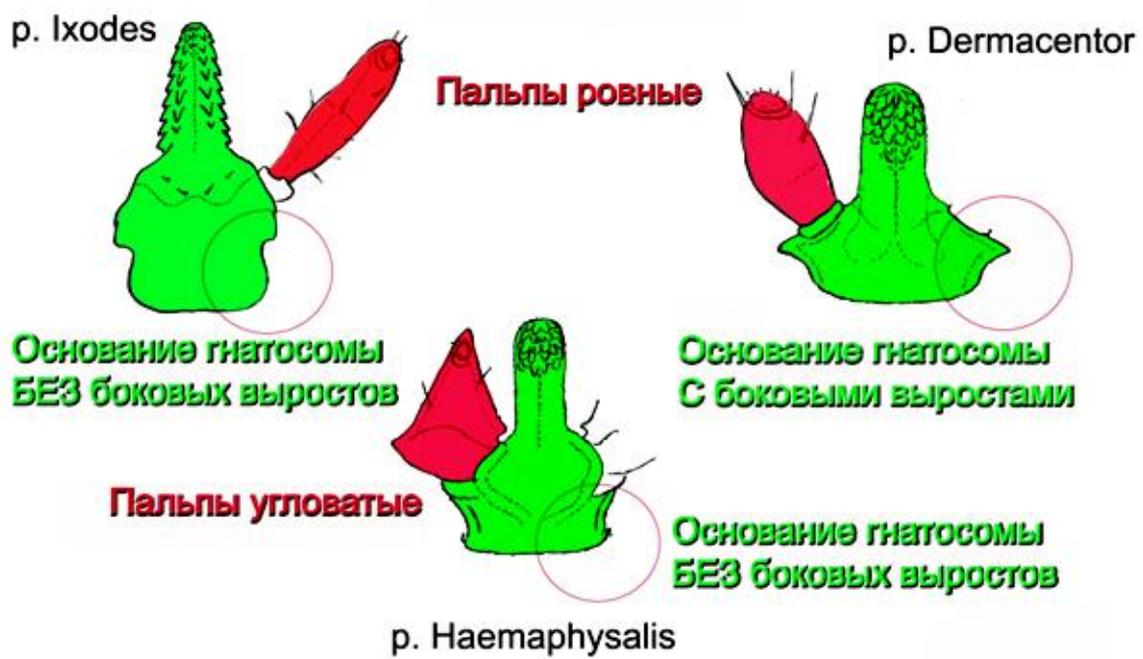


Рис. 3. Дифференциальная диагностика родов иксодовых клещей (личинки и нимфы)

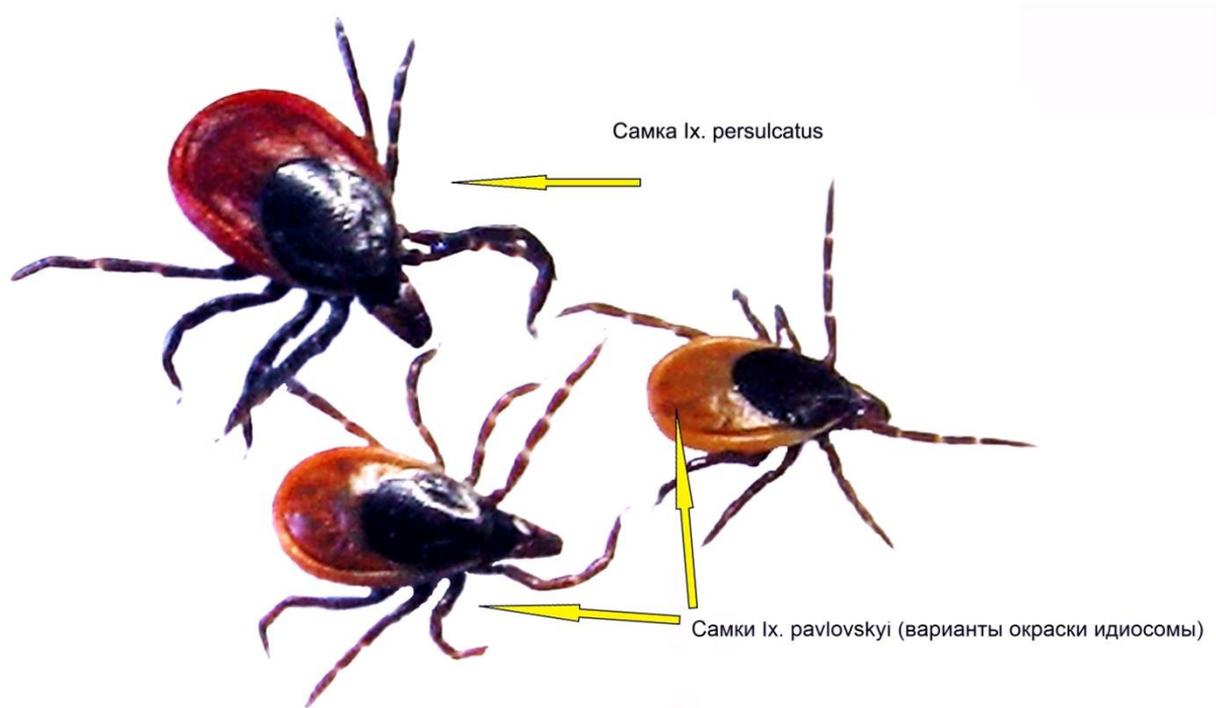
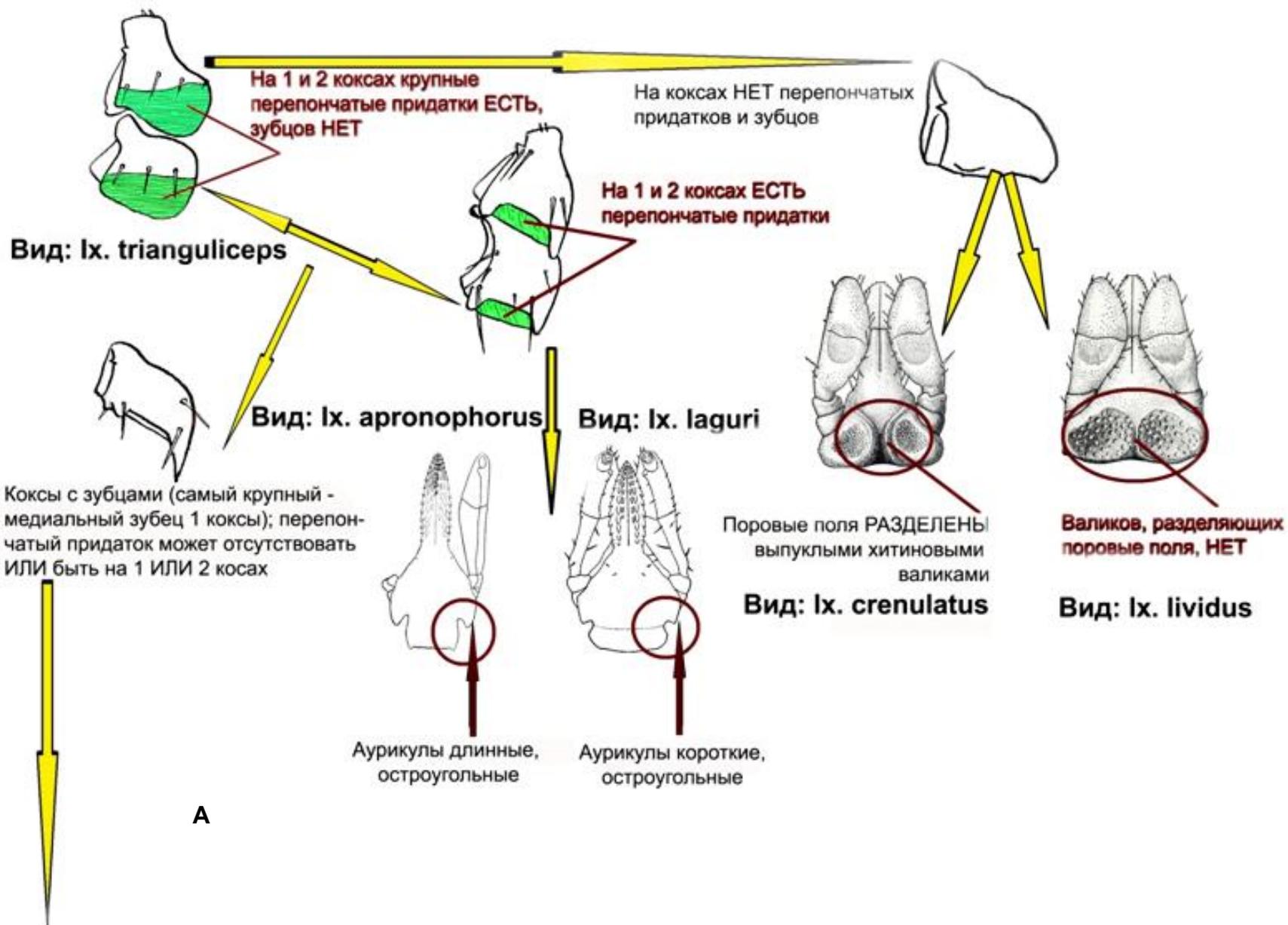


Рис. 4. Самки *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi*



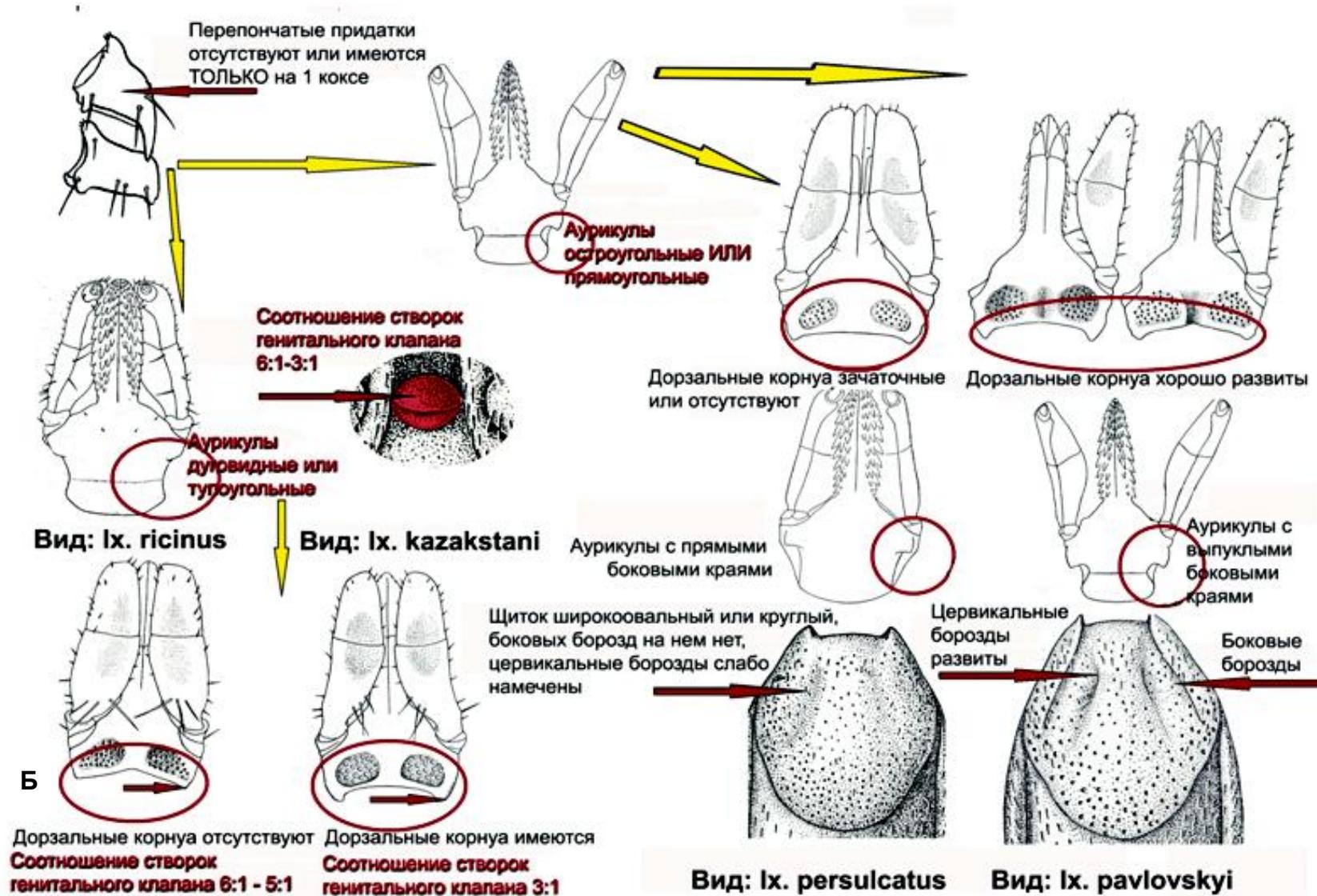


Рис. 5. Дифференциальная диагностика имаго клещей рода *Ixodes* (самки)

**Вид: Ix. trianguliceps**

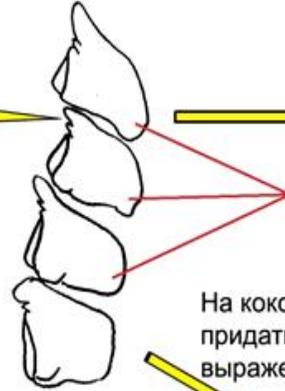
Перепончатые  
придатки на  
1 - 3 коксах



На коксах зубцов **НЕТ**

На коксах зубцы **ЕСТЬ**,  
на 1 - крупный

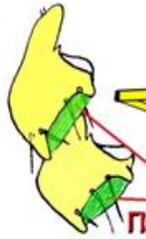
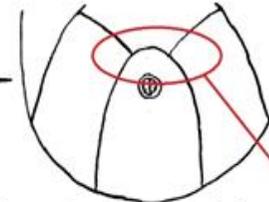
На 1 - 2 коксах могут  
быть перепончатые  
придатки



**Вид: Ix. crenulatus**

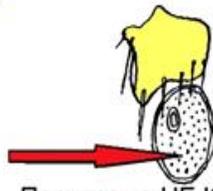
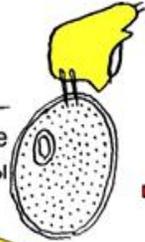
На коксах перепончатых  
придатков и отчетливо  
выраженных зубцов **НЕТ**

**ФОРМА** анальной  
бороздки **впереди**  
ануса



Перепончатые придатки  
между тупыми зубцами  
1 - 2 кокс

Перитрема крупнее  
4 коксы



Перитрема **НЕ КРУПНЕЕ**  
4 коксы

**Вид: Ix. lividus**

**ФОРМА** анальной  
бороздки **впереди**  
ануса



Щетинки спинного щитка **НЕ КРУПНЕЕ**  
щетинок краевого валика, пунктировка  
спинного щитка мелкая

**Вид: Ix. apronophorus**

**Вид: Ix. laguri**

Щетинки спинного щитка **мельче**  
щетинок краевого валика, пунктировка  
спинного щитка **крупная, резкая**



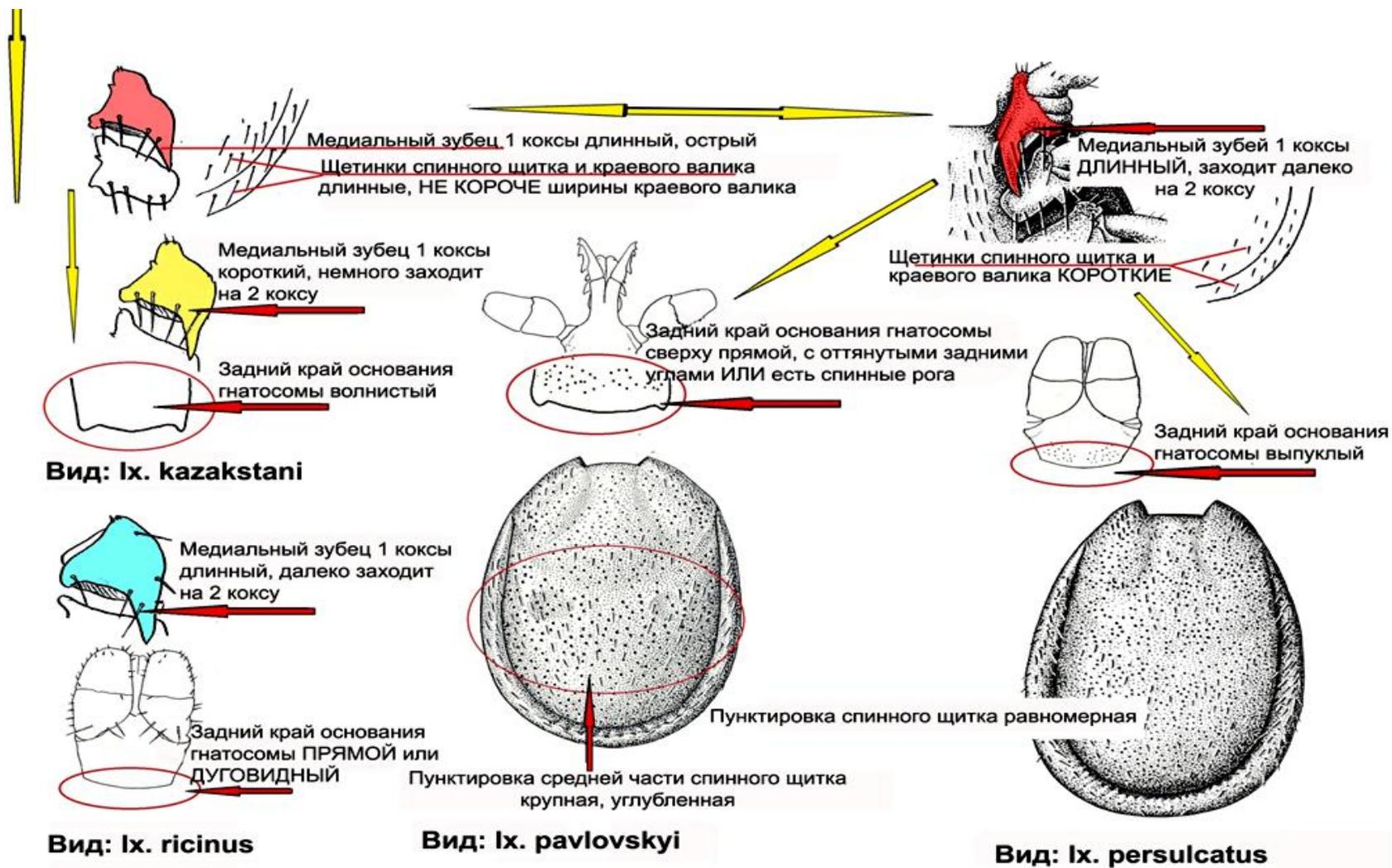


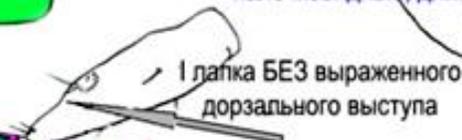
Рис. 6. Дифференциальная диагностика имаго клещей рода *Ixodes* (самцы)

Вид: *Ix. trianguliceps*

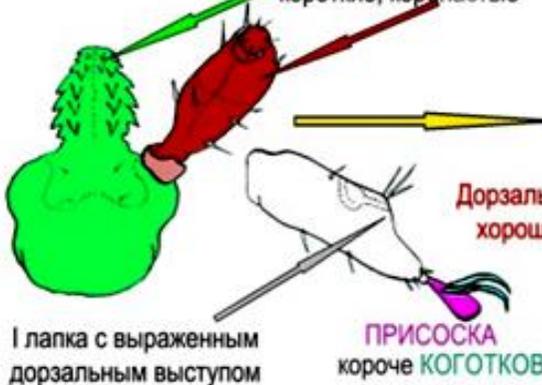


ПАЛЬПЫ длинные, стройные

Щетинки аллоскутума палочковидные, длинные



ПРИСОСКА длиннее или равна КОГОТКАМ



Дорзальные корнуа хорошо заметны

Вид: *Ix. lividus*

Дорзальные корнуа отсутствуют ИЛИ плохо выражены

Вид: *Ix. crenulatus*

Щетинки аллоскутума короткие, шиповидные

В верхней части гипостома по три ряда зубчиков с каждой стороны

Наибольшая ширина гипостома



В верхней части гипостома по два ряда зубчиков с каждой стороны

Вид: *Ix. laguri*

Длина пальп больше ширины в 4 и более раза

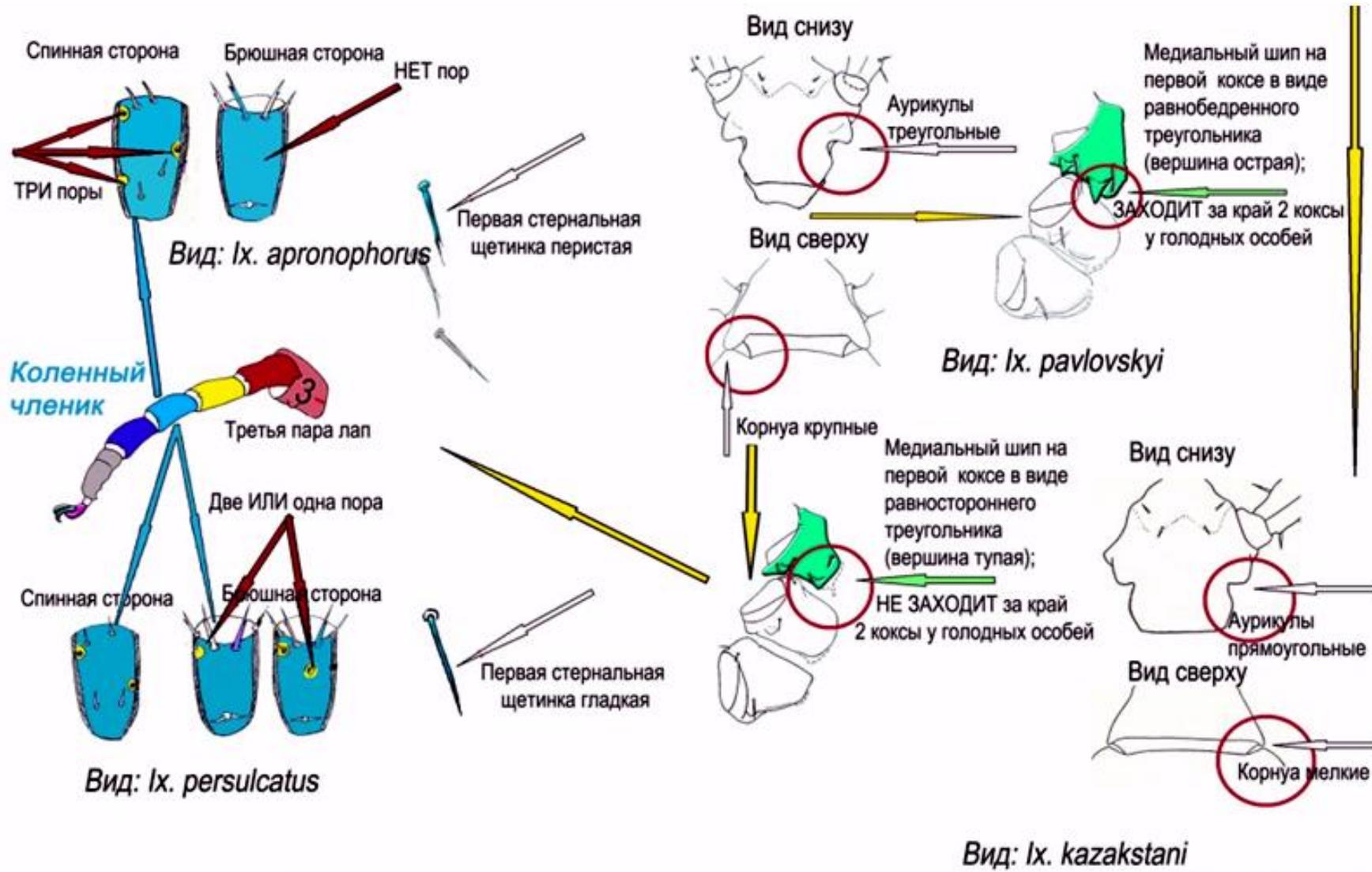
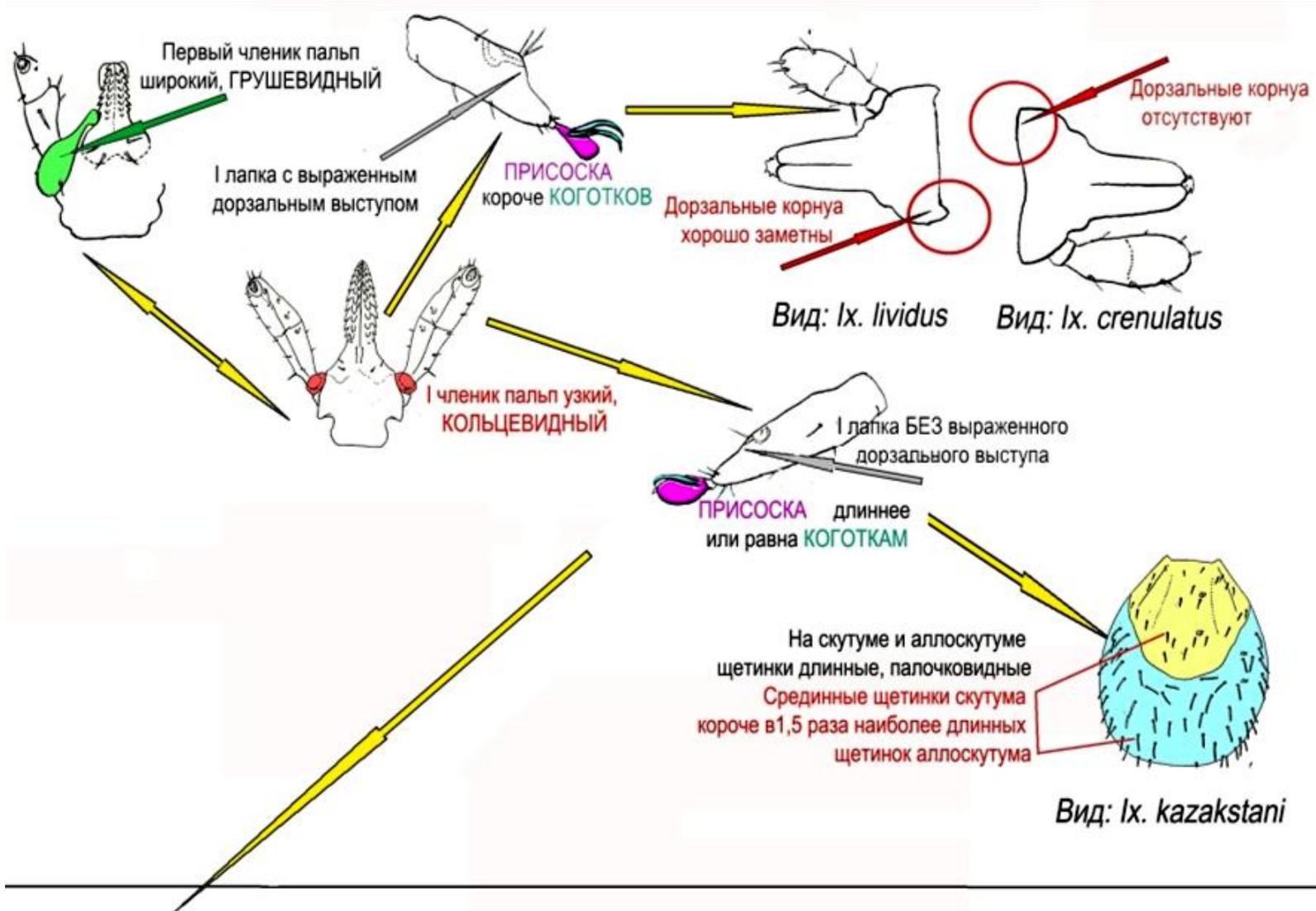


Рис. 7. Дифференциальная диагностика преимагинальных фаз развития клещей рода *Ixodes* (личинки)



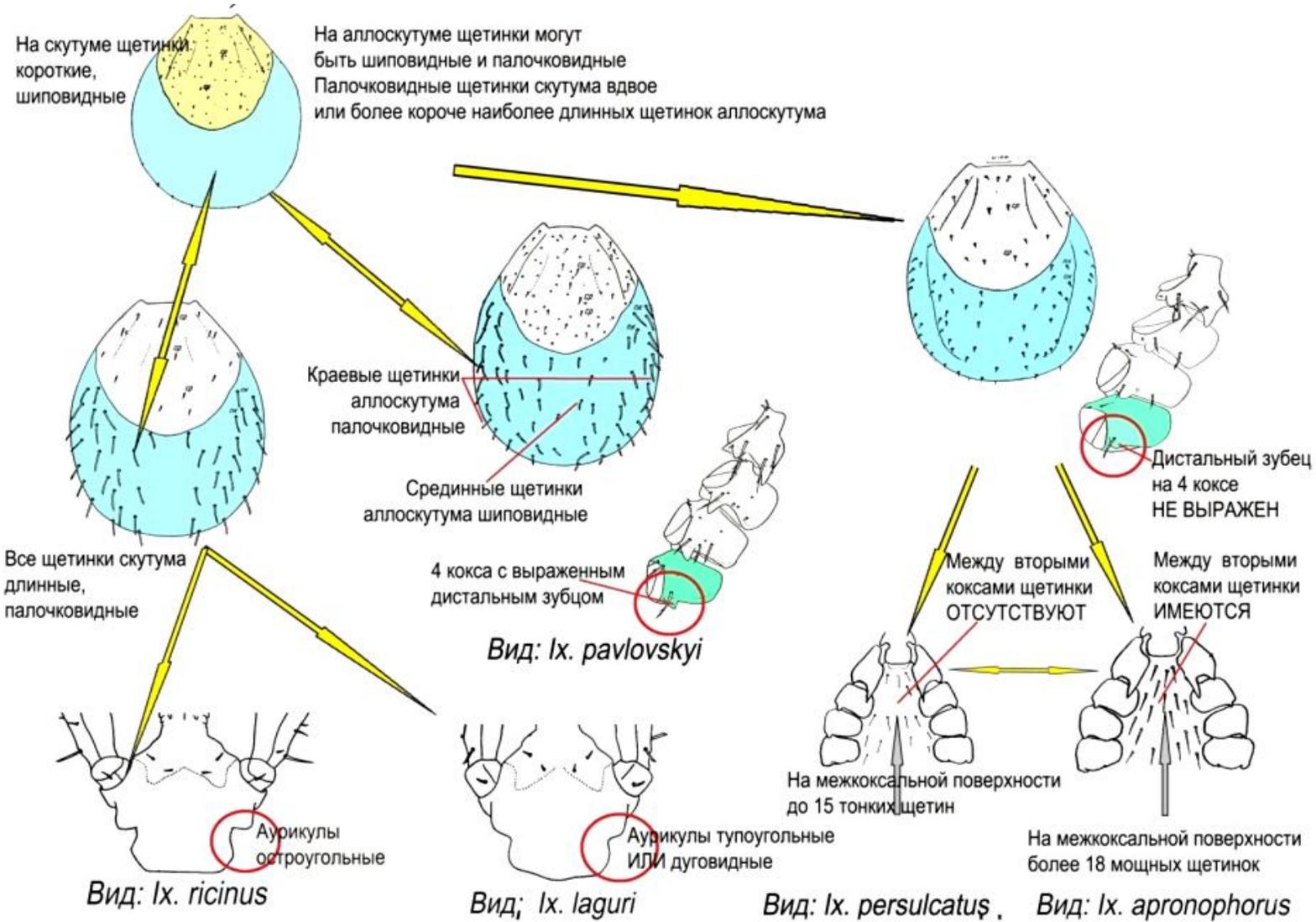
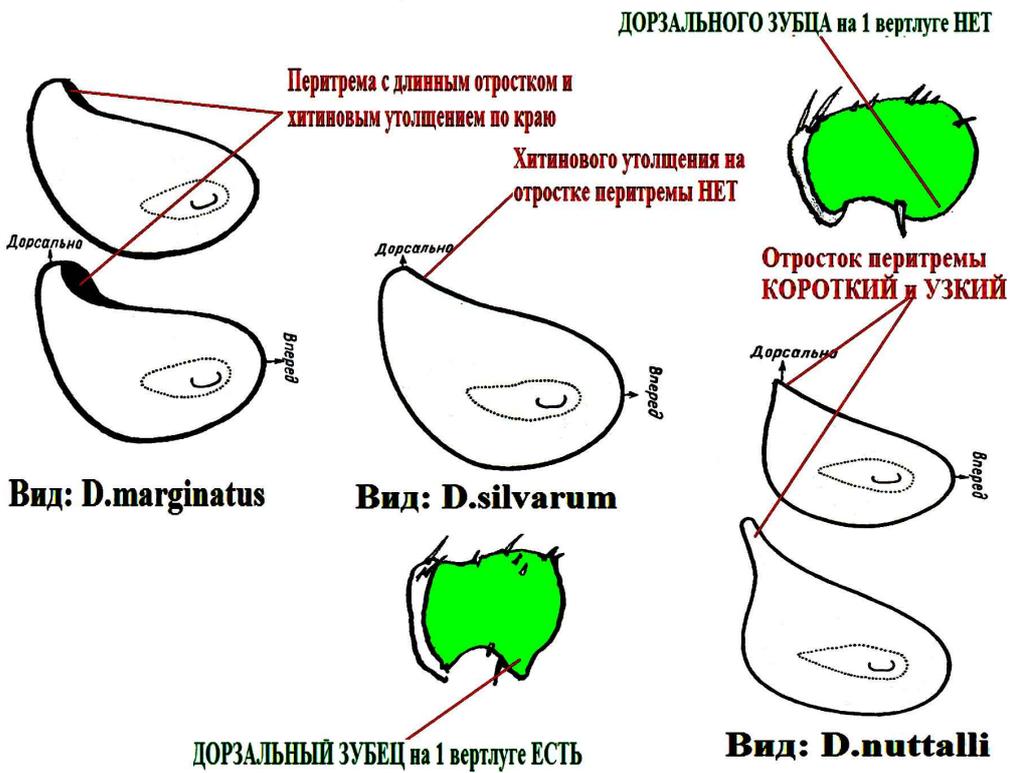
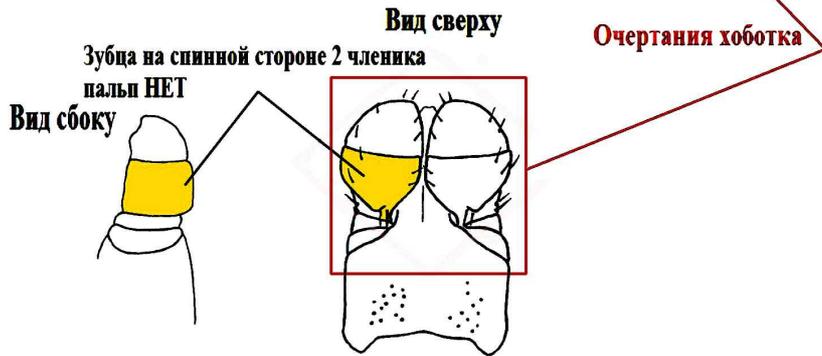
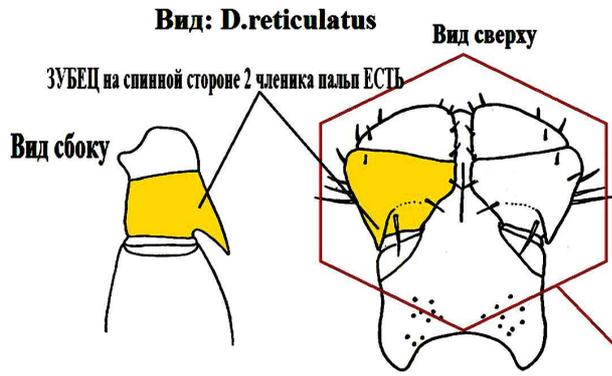


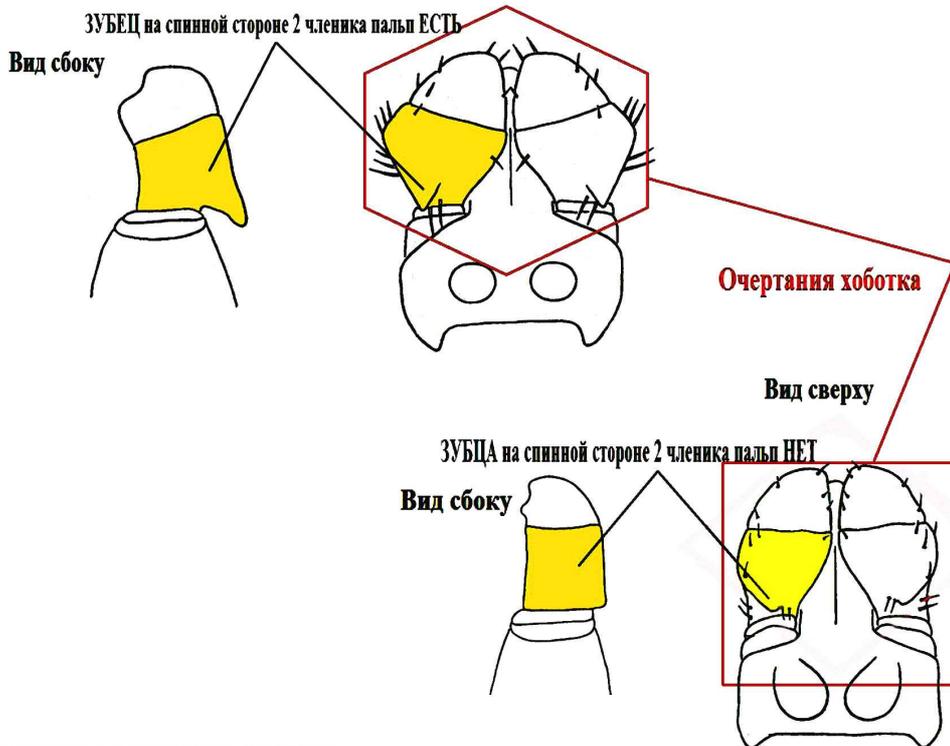
Рис. 8. Дифференциальная диагностика преимагинальных фаз развития клещей рода *Ixodes* (нимфы)



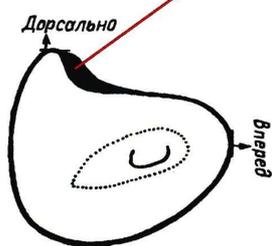
**САМЦЫ**

**Вид: D. reticulatus**

**Вид сверху**



**Спинальный отросток перитремы РАЗВИТ, хитиновое утолщение боковой каемки ЕСТЬ**



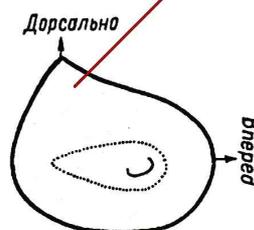
**Вид: D. marginatus**

**Спинальный отросток перитремы РАЗВИТ, утолщения боковой каемки НЕТ**



**Вид: D. silvarum**

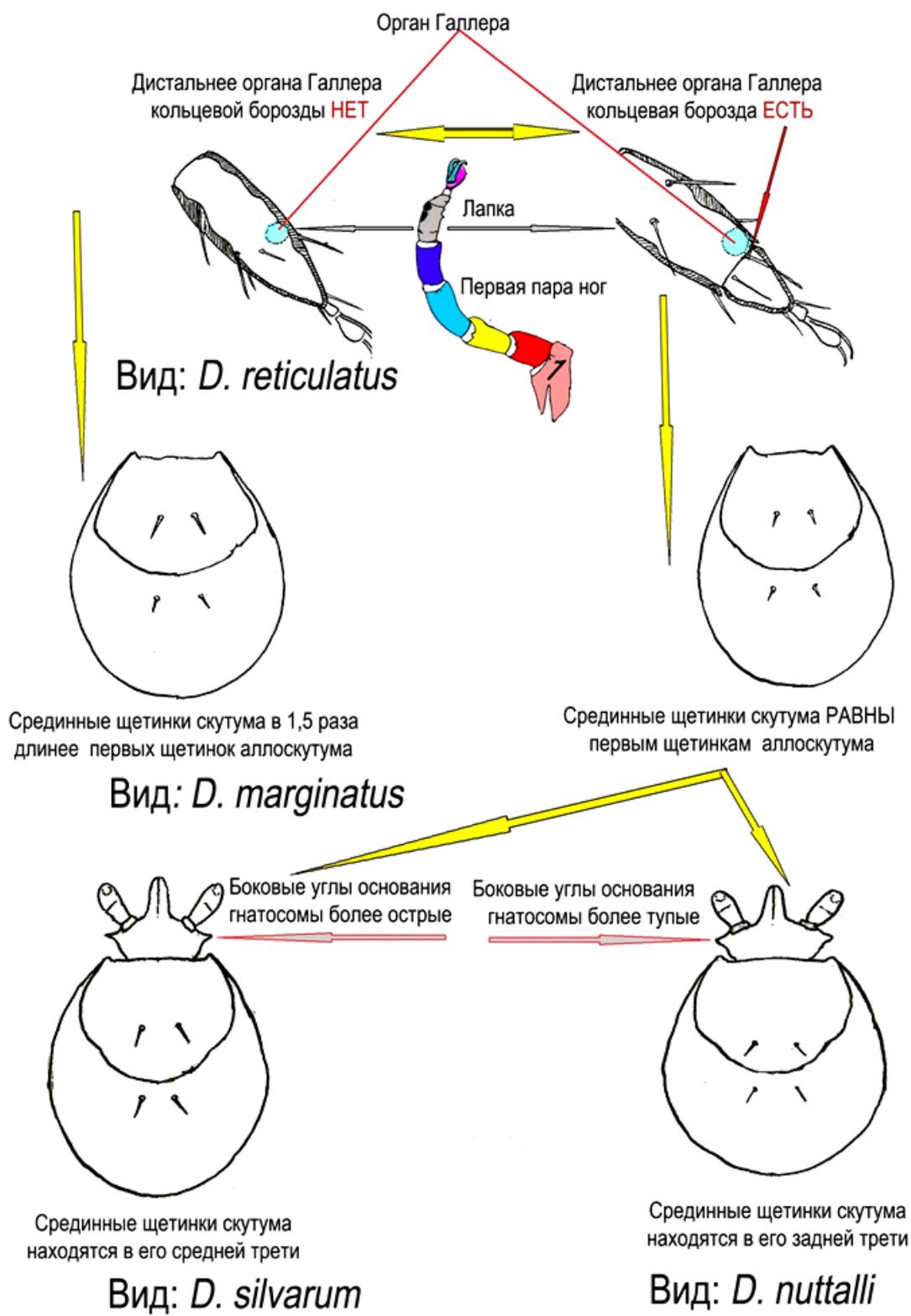
**Спинальный отросток перитремы НЕ РАЗВИТ, иногда НЕЗАМЕТЕН**



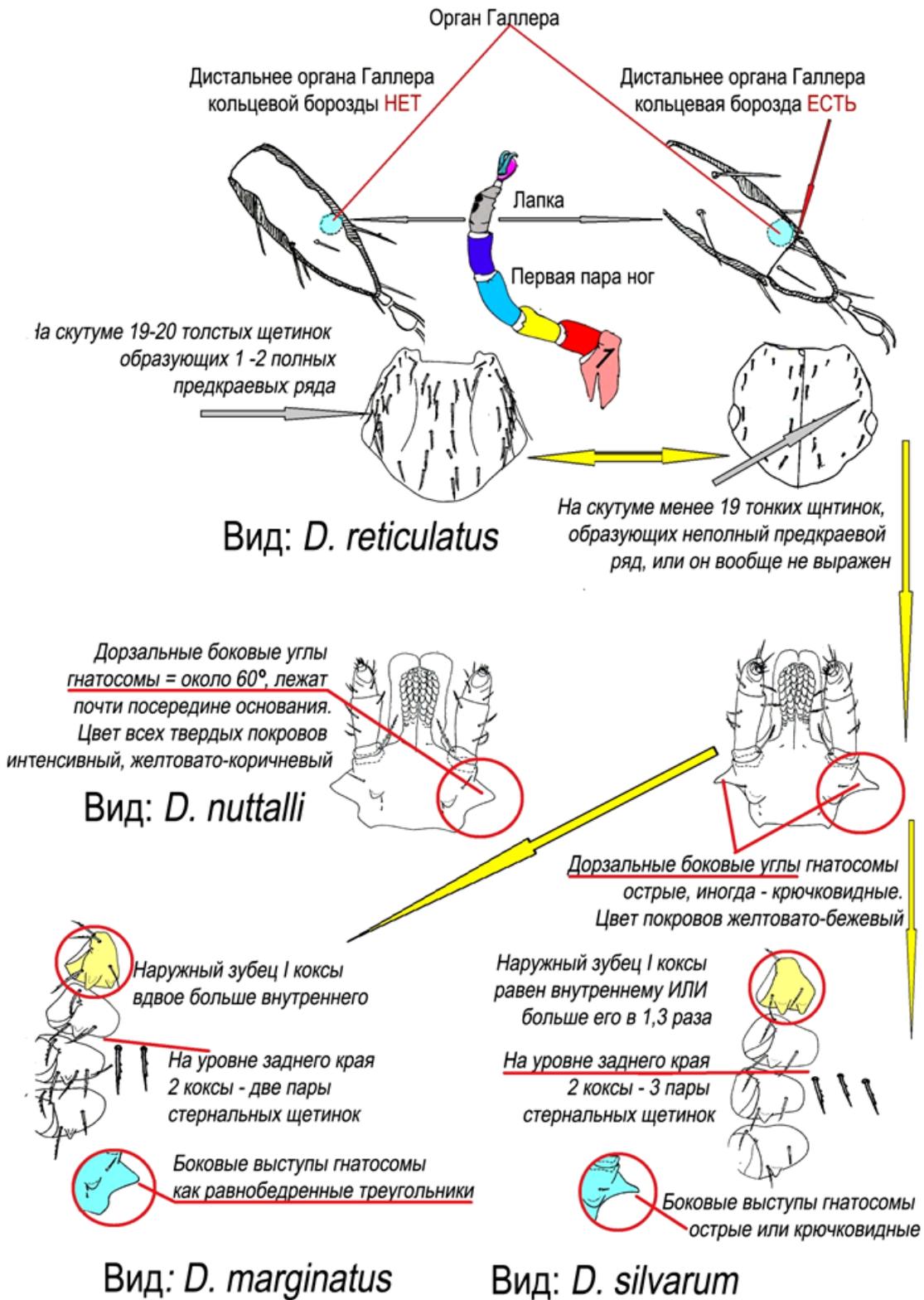
**Вид: D. nuttalli**

**САМКИ**

**Рис.9. Дифференциальная диагностика имаго иксодовых клещей р. Dermacentor**



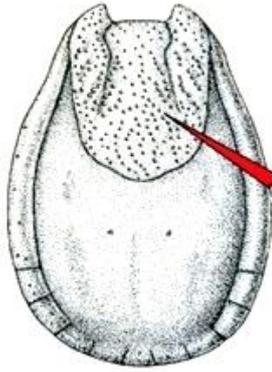
**ЛИЧИНКИ**



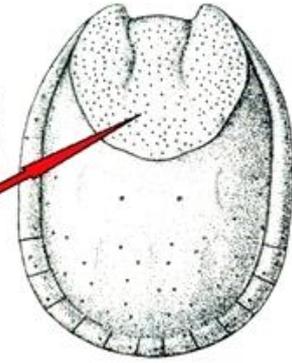
**НИМФЫ**

**Рис. 10. Дифференциальная диагностика преимагинальных фаз развития клещей рода *Dermacentor***

**САМКИ**

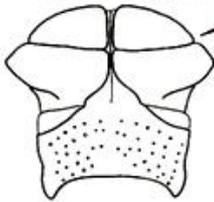


Спинальный щиток вытянут  
(длина в 1,5-1,7 раза  
больше ширины)



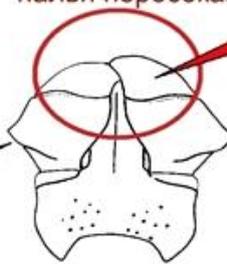
Спинальный щиток круглый  
(длина равна ширине)

Заднебоковой край 2  
и вершина 3 члеников  
пальп округлые



**САМЦЫ**

Заднебоковой край 2  
членика пальп  
с выступом

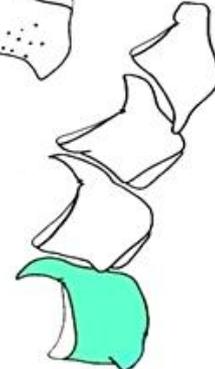


3 членик пальп загнут вовнутрь,  
в сложенном состоянии 3 членики  
пальп пересекаются

4 кокса с длинным зубцом  
(длина зубца равна  
ширине коксы)



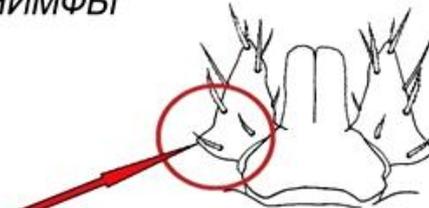
4 кокса с небольшим зубцом  
(длина зубца меньше  
половины ширины коксы)



**ЛИЧИНКИ и НИМФЫ**



2 членик пальп с  
округлыми очертаниями



2 членик пальп с  
угловатыми очертаниями

Вид: *H. punctata*

Вид: *H. concinna*

Рис. 11. Дифференциальная диагностика клещей рода *Haemaphysalis*

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алифанов, В. И. Иксодовые клещи Омской области / В. И. Алифанов, Г. И. Нецкий // Тр. Омского науч.-исслед. ин-та эпидемиол., микробиол. и гигиены. – Вып. 2. – Омск, 1954. – С. 53–62.
2. Алифанов, В. И. Об экологии и распространении клещей *Ixodes apronophorus* P. Sch. в Западной Сибири в связи с их значением как переносчиков туляремии // Зоол. журн. – 1965. – № 44 (2). – С. 291–293.
3. Алифанов, В. И. Эколого-фаунистические комплексы иксодовых клещей в Западной Сибири / В. И. Алифанов, Г. И. Нецкий, Г. Б. Мальков, И. И. Богданов [и др.] // Вопр. инфекц. патологии. – Вып. 2. – Омск, 1970. – С. 82–84.
4. Алифанов, В. И. Типы населения иксодовых клещей (*Ixodidae* Murr.) и их заражённость возбудителями природноочаговых болезней на территории Западной Сибири / В. И. Алифанов, И. И. Богданов, Г. И. Нецкий, Г. Б. Мальков // Эпидемиологическая география клещевого энцефалита, омской геморрагической лихорадки и клещевых риккетсиозов Азии в Западной Сибири. – Омск, 1973. – С. 15–26.
5. Алифанов, В. И. Иксодовые клещи Западной Сибири – переносчики клещевого энцефалита и омской геморрагической лихорадки / В. И. Алифанов, Г. И. Нецкий, И. И. Богданов // Биологическая и эпизоотологическая характеристика очагов омской геморрагической лихорадки Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 106–122.
6. Алфеев, Н. И. Затяжной цикл развития клещей *Ixodes ricinus* в природных условиях Ленинградской области // Ветеринария. – 1947. – № 7. – С. 11–12.
7. Алфеев, Н. И. О диапаузе у иксодовых клещей // Тр. Военно-мед. академии им. С. М. Кирова. – 1948. – Вып. 44. – С. 55–60.
8. Алфеев, Н. И. О длительности и формах диапаузы иксодовых клещей в связи с условиями среды // Тр. Военно-мед. академии им. С. М. Кирова. – 1954. – Вып. 58. – С. 121–138.
9. Арзамасов, И. Т. Иксодовые клещи БССР: автореф. дисс.... канд. биол. наук. – Минск, 1957. – 17 с.
10. Бабенко, Л. В. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P.Sch. // Мед. паразит. и паразитарн. болезни. – 1956. – № 4. – С. 346–352.
11. Балашов, Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) – переносчики болезней человека и животных. – Л.: Наука, 1967. – 320 с.
12. Балашов, Ю. С. Ландшафтная приуроченность в распространении иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) на территории России // Энтомологическое обозрение. – 1997. – Т. LXXVI (4). – С. 921–937.

13. Балашов, Ю. С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. – СПб.: Наука, 1998. – 287 с.
14. Балашов, Ю. С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Л.: Наука, 1982. – Т. 97. – 320 с.
15. Балашов, Ю. С. Возникновение и эволюция паразитизма у насекомых и клещей на наземных позвоночных // Паразитология. – 2006. – Т. 40.– № 5. – С. 409–424.
16. Балашов, Ю. С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. – СПб.: Наука, 2009. – 357 с.
17. Беззубова, В. П. Иксодовые клещи Новосибирской области // Природно-очаговые болезни Западной Сибири. – Новосибирск, 1965. – С. 184–192.
18. Белан, А. А. К экологии основных переносчиков вируса клещевого энцефалита в Тюменской области / А. А. Белан, А. А. Катин, А. В. Дубов // Второе акаролог. совещ.: тез. докл. – Киев: Наукова думка, 1970. – Ч. 1. – С. 53–54.
19. Белозёров, В. Н. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей // Фотопериодические адаптации у клещей и насекомых. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. – С. 100–128.
20. Белозёров, В. Н. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция // Паразитологический сборник. – Л.: Наука, 1981. – Вып. XXX. – С. 22–46.
21. Белозёров, В. Н. Фотопериодизм и сезонное развитие иксодовых клещей : автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Л., 1988.– 40 с.
22. Беляева, Н. С. Продолжительность развития иксодовых клещей на юге Хабаровского края // Первое акаролог. совещ. : тез. докл. – М.–Л., 1966. – С. 31–32.
23. Бобровских, Т. К. Предварительные данные о влиянии фотопериодизма на развитие *Ixodes trianguliceps* Vir. // Первое акарол. совещ.: тез. докл. М.–Л.: Наука, 1966. – С. 36–37.
24. Бобровских, Т. К. К вопросу о физиологическом возрасте клеща *Ixodes trianguliceps* Vir. // Второе акаролог. совещ.: тез. докл. – Киев: Наукова думка, 1970. – Ч. 1. –С. 71–72.
25. Богданов, И. И. Сравнительная эволюционная характеристика жизненных схем иксодовых клещей Западной Сибири // Зоологические проблемы Сибири. – Новосибирск: Наука, 1962. – С. 47–48.
26. Богданов, И. И. Некоторые особенности биологии клеща *Dermacentor pictus* Herm. в Западной Сибири // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1968. – № 37 (4). – С. 456–462.

27. Богданов, И. И. Многолетние изменения видового состава эктопаразитов и нидиколов мелких млекопитающих в природных очагах омской геморрагической лихорадки / И. И. Богданов, М. М. Шутеев // Природноочаговые болезни человека (вопросы эпидемиологии и профилактики). – Омск, 1981. – С. 203–211.

28. Богданов, И. И. Население иксодовых клещей Алтайского края / И. И. Богданов, Д. И. Иванов, Н. В. Волокитин // Современные проблемы эпидемиологии, диагностики и профилактики клещевого энцефалита. – Иркутск, 1990. – С. 23–24.

29. Богданов, И. И. Иксодовые клещи (Acarina, Parasitiformes, Ixodidae) Западной Сибири. Сообщение 1. Видовой состав // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр.: Ежегодник. – Вып. 4. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 1999. – С. 161–165.

30. Богданов, И. И. Иксодовые клещи (Acari, Parasitiformes, Ixodidae) Западной Сибири. Сообщение 2. Структура ареалов многочисленных и обычных видов клещей // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр. : Ежегодник. – Вып. 5. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2000. – С. 200–204.

31. Богданов, И. И. Иксодовые клещи (Ixodidae, Parasitiformes) Западной Сибири. Сообщение III. *Dermacentor nuttalli* Ol. в Западной Сибири // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр. : Ежегодник. – Вып. 6. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2001. – С. 229–231.

32. Богданов, И. И. Иксодовые клещи Западной Сибири. Сообщение IV. Сравнительная характеристика региональной экологии клещей рода *Dermacentor* Koch и их жизненных схем // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр. : Ежегодник. – Вып. 7. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2003. – С. 214–221.

33. Богданов, И. И. Иксодовые клещи Западной Сибири. Сообщение 5. Сравнительная характеристика региональной биологии и экологии клещей рода *Ixodes* Latr. и их жизненных схем // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр. : Ежегодник. – Вып. 8. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2004. – С. 79–88.

34. Богданов, И. И. Иксодовые клещи (Ixodidae, Parasitiformes) Западной Сибири. Сообщение VI. *Haemaphysalis concinna* Koch в Западной Сибири // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр. : Ежегодник. – Вып. 9. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2005. – С. 173–175.

35. Богданов, И. И. Иксодовые клещи Западной Сибири. Сообщение XI. Находки экзотических видов клещей в Западной Сибири и на прилегающих территориях // Естественные науки и экология : межвуз. сб. науч. тр. : Ежегодник. – Вып. 12. – Омск, 2008. – С. 81–84.

36. Богданов, И. И. К роли *Ixodes trianguliceps* в циркуляции ВКЭ / И. И. Богданов, В. В. Якименко, М. Г. Малькова, П. Г. Мансуров // Вирусные, риккетсиозные и бактериальные инфекции, переносимые клещами: тез. докл. междунар. конф. – Иркутск, 1996. – С. 23–24.

37.Богданов, И. И. Иксодовые клещи (Ixodidae, Parasitiformes, Acarina) Омской области / И. И. Богданов, В. В. Якименко, М. Г. Малькова // Естественные науки и экология: межвуз. сб. науч. тр.: Ежегодник. – Вып. 14.– Омск: Изд-во ОмГПУ, 2010. – С. 173–185.

38.Бусыгин, Ф. Ф. Эпидемиологическая характеристика клещевого энцефалита в Алтайском крае / Ф. Ф. Бусыгин, И. И. Богданов, Н. С. Горбунов, Е. П. Лебедев, М. А. Рассолов // Природноочаговые болезни человека: Респ. сб. научн. работ. – Омск, 1987. – С. 45–52.

39.Бусыгин, Ф.Ф. Ландшафтно-эпидемиологическое районирование Алтайского края и Кемеровской области по клещевому энцефалиту / Ф. Ф.Бусыгин, И. И. Богданов, Н. С. Горбунов, Н. В. Волокитин, Е. А. Зенков // Природноочаговые болезни человека: Респ. сб. научн. работ. – Омск, 1988. – С. 9–16.

40.Вершинина, Г. П. Клещ *Ixodes apronophorus* P. Sch. (1924) в Шегарском районе Томской области // Зоол. журн. – 1964. – № 43 (12). – С. 1873–1874.

41.Высоцкая, С. О. Методы сбора гнезд грызунов. – Л., 1953. – 28 с.

42.Гибет, Л. А. Материалы по иксодовым клещам лесостепи Западной Сибири / Л. А. Гибет, Л. И. Никифоров // Зоол. журн. – 1959. – № 38 (12). – С. 1806–1812.

43.Глашинская-Бабенко, Л. В. *Ixodes lividus* Koch как представитель норовых клещей-иксодид // Эктопаразиты. – М.: Изд-во МГУ, 1956. – Вып. 3. – С. 21–45.

44.Горбунов, Н. С. Материалы по ландшафтной эпидемиологии клещевого энцефалита в Алтайском крае // География природноочаговых болезней Алтайского края. – Л., 1976. – С. 9–15.

45.Гурбо, Г. Д. Иксодовые клещи в природных очагах зоонозов на юге Тюменской области // XI Всесоюзн. совещ. по природной очаговости болезней. – М., 1984. – С. 48–49.

46.Давыдова, М. С. Ландшафтно-географическое распределение иксодовых клещей / М. С. Давыдова, А. М. Лукин // Биологическое районирование Новосибирской области (в связи с проблемой природноочаговых инфекций). – Новосибирск: Наука, 1969. – С. 250–264.

47.Данчинова, Г. А. Экология иксодовых клещей и передаваемых ими возбудителей трансмиссивных инфекций в Прибайкалье и на сопредельных территориях : Дисс. ... доктора биол. наук. – Иркутск, 2006. – 303 с.

48.Данчинова, Г. А. Фауна и экология популяций иксодовых клещей – переносчиков клещевых инфекций в Монголии / Г. А. Данчинова, М. А. Хаснатинов, Д. Абмэд, Ж. Батаа, П. Нямдава [и др.] // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2007. – № 3 (55). Приложение. – С. 90–93.

49. Добротворский, А. К. Распределение и многолетняя динамика численности таёжного клеща в северной лесостепи Приобья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1992. – 21 с.

50. Дроздова, Ю. В. Численность и ландшафтное распределение иксодовых клещей северо-восточного Алтая // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть). – Новосибирск: Наука, 1967. – С. 21–29.

51. Жмаева, З. М. Иксодовые клещи – носители риккетсий Ку-лихорадки и клещевого сыпного тифа Азии в Северном Казахстане / З. М. Жмаева, А. М. Пчёлкина // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. – Фрунзе, 1964. – Вып. 4. – С. 39–41.

52. Западная Сибирь / отв. ред. Г. Д. Рихтер. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 488 с. – (Природные условия и естественные ресурсы СССР).

53. Заславский, В. В. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. – Л.: Наука, 1984. – 184 с.

54. Иванов, Д. И. Географическое распространение клеща *Ixodes apronophorus* // Вопр. инфекц. патологии. – Омск, 1971. – С. 258–263.

55. Иванов, Д. И. Клещ *Ixodes apronophorus* P. Sch., некоторые особенности его экологии и эпизоотологическое значение в очагах туляремии северной лесостепи Омской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1975. – 24 с.

56. Иванов, Д. И. К вопросу изучения экологии клещей *Ixodes apronophorus* и их эпизоотологического значения в очагах туляремии северной лесостепи Омской области / Д. И. Иванов, В. И. Алифанов, О. В. Равдоникас // Экология водяной крысы и борьба с ней в Западной Сибири. – Новосибирск, 1971. – С. 235–243.

57. Иванова, Н. В. Роль мелких млекопитающих в очагах природных инфекций на антропогенно трансформированной территории юго-востока Западной Сибири : автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск, 2009. – 21 с.

58. Иголкин, Н. И. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. – Томск : Изд-во Томского ун-та, 1978. – 239 с.

59. Иголкин, Н. И. Иксодовые клещи, их размещение, численность и эпидемиологическое значение в пойме Оби / Н. И. Иголкин, М. С. Давыдова, П. В. Семенов, В. В. Попов // Биологические ресурсы поймы Оби. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 292–305.

60. Иксодовые клещи: полевые исследования и дифференциальная диагностика: методическое пособие по учёту численности, сбору и определению иксодовых клещей в полевых условиях / сост. В. В. Якименко, М. Г. Малькова. – Омск : ИЦ «Омский научный вестник», 2011. – 56 с.

61. Ковалевский, Ю. В. К распространению *Ixodes persulcatus* P. Sch. и *Ixodes pavlovskyi* Rom. в Горно-Алтайской автономной области /

Ю. В. Ковалевский, З. М. Жмаева, В. М. Гранитов, Т. В. Баженов // Второе acarol. совещ.: тез. докл. – Киев : Наукова думка, 1970. – Ч. 1. – С. 249–251.

62. Коклягина, А. Т. Фауна иксодовых клещей Алтайского края // Клещевой энцефалит в Алтайском крае. – Барнаул, 1963. – С. 19–25.

63. Коклягина, А. Т. Географическое распространение иксодовых клещей в Алтайском крае // матер. Краевой конф. микробиологов, эпидемиологов и инфекционистов по природно-очаговым инфекциям в Алтайском крае. – Барнаул, 1967. – С. 31–37.

64. Колонин, Г. В. Мировое распространение иксодовых клещей. Род *Haemaphysalis*. – М. : Наука, 1978. – 70 с.

65. Колонин, Г. В. Мировое распространение иксодовых клещей. Род *Ixodes*. – М. : Наука, 1981. – 114 с.

66. Колонин, Г. В. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Hyalomma*, *Aponomma*, *Amblyomma*. – М.: Наука, 1983. – 120 с.

67. Колонин, Г. В. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Dermacentor*, *Anocentor*, *Cosmiomma*, *Dermacentonomma*, *Nosoma*, *Rhipicentor*, *Rhipicephalis*, *Boophilus*, *Margaropus*, *Anomalohimalaya*. – М.: Наука, 1984. – 96 с.

68. Колчанова, Л. П. Выявление ДНК эрлихий и анаплазм у клещей *Ixodes trianguliceps* в Тюменской области / Л. П. Колчанова, Е. А. Брагина // Паразитология. – 2011. – № 4. – С. 273–276.

69. Кочетков, А. Я. Клещи семейства Ixodidae Зауралья // Тр. ВИЭВ. – М., 1935. – № 11. – С. 124–127.

70. Кулик, И. Л. Ареал клеща *Dermacentor marginatus* в СССР / И. Л. Кулик, Н. С. Винокурова // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1982. – Вып. 3. – С. 16–23.

71. Кулик, И. Л. Ареал лугового клеща *Dermacentor pictus* в СССР (Ixodidae) / И. Л. Кулик, Н. С. Винокурова // Паразитология. – 1983 а. – № 17 (3). – С. 207–213.

72. Кулик, И. Л. Ареал клеща *Dermacentor silvarum* в СССР / И. Л. Кулик, Н. С. Винокурова // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1983 б. – Вып. 3. – С. 23–28.

73. Кучерук, В. В. Количественный учёт важнейших теплокровных носителей болезней / В. В. Кучерук, Э. И. Коренберг // Методы изучения природных очагов болезней человека. – М. : Медицина, 1964. – С. 129–153.

74. Ливанова, Н. Н. Особенности распределения клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi* на границе лесной и лесостепной зон Приобья / Н. Н. Ливанова, С. Г. Ливанов, В. В. Панов // Паразитология. – 2011. – № 45 (2). – С. 94–102.

75. Логиновский, Г. Е. Распространение и сезонный ход активности *Ixodes persulcatus* в Курганской области // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1965. – № 4. – С. 487–488.

76.Любушкина, В. М. Клещевой энцефалит в Горно-Алтайской автономной области / В. М. Любушкина, Л. А. Югова // Клещевой энцефалит в Алтайском крае. – Барнаул, 1963. – С. 30–40.

77.Малькова, М. Г. Зональные фаунистические комплексы и структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в Западной Сибири: дисс. .... докт. биол. наук. – Новосибирск, 2009. – 452 с.

78.Малькова, М. Г. Изменение границ ареалов пастбищных иксодовых клещей на территории Западной Сибири: возможные причины и последствия / М. Г. Малькова, В. В. Якименко, А. К. Танцев, В. В. Панов, Н. П. Винарская // Современные аспекты природной очаговости болезней: матер. Всеросс. научно-практ. конф. с междунар. участием, посвящ. 90-летию ФБУН «Омский научно-исследовательский институт природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора. – Омск: ООО «Издательский центр «Омский научный вестник», 2011. – С. 55–56.

79.Малькова, М. Г. Современное состояние границ ареалов пастбищных иксодовых клещей в Западной Сибири / М. Г. Малькова, В. В. Якименко, А. К. Танцев // Журн. инфекц. патол. – 2012 а. – № 19 (3). – С. 34 [Клещевой энцефалит и другие инфекции, переносимые клещами: матер. междунар. научн. конф., посвящ. 75-летию открытия вируса клещевого энцефалита (Иркутск-Листвянка, 26–29 июня 2012 г.)].

80.Малькова, М. Г. Изменение границ ареалов пастбищных иксодовых клещей рода *Ixodes* на территории Западной Сибири / М. Г. Малькова, В. В. Якименко, А. К. Танцев // Паразитология. – 2012 б. – № 46 (5). – С. 369–383.

81.Малюшина, Е. П. О северной границе распространения *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Тюменской области // Природноочаговые болезни. – Тюмень, 1963. – С. 54–55.

82.Малюшина, Е. П. Распространение *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* Vir. в Западной Сибири / Е. П. Малюшина // Первое акарол. совещ.: тез. докл. – М.–Л., 1966. – С. 129.

83.Малюшина, Е. П. Клещи *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* Vir. в природных очагах клещевого энцефалита южнотаежных лесов Западно-Сибирской равнины: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1967. – 16 с.

84.Малюшина, Е. П. Материалы к экологии клещей *Ixodes persulcatus* в очагах клещевого энцефалита Тюменской области // Природноочаговые инфекции и инвазии Западной Сибири. – Тюмень, 1969. – С. 65–69.

85.Малюшина, Е. П. Ixodidae Тюменской области // Экология животных и фаунистика. – Тюмень, 1983. – С. 52–71.

86.Матущенко, А. А. Негативные тенденции эпидемической ситуации в природных очагах клещевого энцефалита на юге Западной Сибири – результат глобальных изменения климата или вековые циклы? / А. А. Матущенко, В. В. Якименко, А. К. Танцев, М. Г. Малькова // Изменение климата и здоро-

вье населения России в XXI веке : сб. матер. междунар. семинара. – М., 2004. – С. 124–134.

87.Мерин, В. А. Экология клеща *Dermacentor nuttalli* Ol. и его значение в эпизоотологии северо-азиатского риккетсиоза // Проблемы медицинской паразитологии и природной очаговости инфекций. – М.: Медицина, 1964. – С. 621–627.

88.Методические указания МУ 3.1.1029-01. Отлов, учёт и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекций. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2001.

89.Методические указания МУ 3.1. 3012-12. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2011. – 74 с.

90.Методы расчёта основных зоолого-паразитологических индексов, применяемых при работе в природных очагах инфекций: методические рекомендации / сост. И. И. Богданов. – Омск, 1990. – 12 с.

91.Мишаева, Н. П. Использование иксодовых клещей в вирусологических и иммунологических исследованиях и техника безопасности при работе с ними: методические рекомендации / Н. П. Мишаева, В. И. Вотяков. – Минск, 1980. – 28 с.

92.Млекопитающие: справочник-определитель / М. Г. Малькова, Г. Н. Сидоров, И. И. Богданов, В. С. Крючков, А. П. Станковский. – Омск : Изд-во «ООО Издатель-Полиграфист», 2003. – 276 с. – (Животные Омской области).

93.Москвитина, Н. С. Выявление вируса лихорадки Западного Нила и его генотипирование в иксодовых клещах (*Parasitiformes: Ixodidae*) в Томске и его пригородах / Н. С. Москвитина, В. Н. Романенко, В. А. Терновой, Н. В. Иванова [и др.] // Паразитология. – 2008. – № 42 (3). – С. 210–225.

94.Нефёдов, В. Н. Предварительные данные изучения зоолого-паразитологического изучения очагов клещевого энцефалита в Алтайском крае / В. Н. Нефёдов, В. Е. Бурковский // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 1962. – № 3. – С. 338–341.

95.Нефёдова, В. В. Роль личинок клеща *Ixodes trianguliceps* в поддержании циркуляции *Babesia microti* на Среднем Урале / В. В. Нефёдова, Э. И. Коренберг, Ю. В. Ковалевский, М. В. Самохвалов, Н. Б. Горелова // Зоол. журнал. – 2012. – № 91 (9). – С. 1034–1042.

96.Нецкий, Г. И. К изучению фауны и ареалов иксодовых клещей Западной Сибири в связи с их ролью в природной очаговости некоторых инфекций / Г. И. Нецкий, В. И. Алифанов, И. И. Богданов, В. Г. Дарголец [и др.] // Первое акарол. совещ.: тез. докл. – М.–Л., 1966. – С. 146–147.

97.Нецкий, Г. И. Учёт и прогноз изменений численности клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. и *Dermacentor pictus* Herm. в природных очагах клещевого

энцефалита, омской геморрагической лихорадки и туляремии в Западной Сибири : метод. указания / Г. И. Нецкий, И. И. Богданов. – Омск, 1972. – 13 с.

98. Орлова, М. В. Фауна и экология эктопаразитов Рукокрылых Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2013. – 19 с.

99. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

100. Померанцев, Б. И. Основные направления эволюции Ixodoidea (Acarina, Parasitiformes) // Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. – 1948. – Вып. 10. – С. 5–19.

101. Попов, В. М. Иксодовые клещи Западной Сибири (систематика, характеристика, экология и географическое распространение отдельных видов, эпидемиологическое и эпизоотологическое значение, борьба с иксодовыми клещами). – Томск : Изд-во Томск. ун-та, 1962. – 259 с.

102. Природно-очаговые инфекции Республики Алтай / под общ. ред. Г. Г. Онищенко. – Горно-Алтайск. – 2012. – 90 с.

103. Разумова, И. В. Длительность жизни популяции голодных половозрелых клещей *Dermacentor pictus* Herm. // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 1966. – № 3. – С. 293–298.

104. Разумова, И. В. Анатомический метод определения физиологического возраста иксодовых клещей // Второе акарол. совещ.: тез. докл. – Киев: Наукова думка, 1970. – Ч. 2. – С. 99–101.

105. Разумова, И. В. Анатомические возрастные изменения голодных имаго иксодовых клещей (к вопросу о физиологическом возрасте). // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 1975. – № 44 (2). – С. 185–191.

106. Разумова, И. В. Физиологический возраст имаго иксодовых клещей и ускоренный метод его определения // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 1977. – № 5. – С. 557–566.

107. Разумова, И. В. О понятии «физиологический возраст» животных и его применение для иксодовых клещей // Паразитология. – 1983. – Т. XVII, вып. 5. – С. 347–354.

108. Разумова, И. В. Физиологический возраст иксодовых клещей (понятие, методы определения, популяционно-экологические вопросы, перспективы прикладного использования): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1986. – 24 с.

109. Разумова, И. В. Аналитический экспресс-метод определения физиологического возраста клещей рода *Ixodes* // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 1987. – № 6. – С. 33–38.

110. Разумова, И. В. Определение физиологического возраста живых иксодовых клещей // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 2001. – № 3. – С. 16–22.

111. Романенко, В. Н. Иксодовые клещи, встречающиеся на территории г. Томска и в прилегающих лесах // тез. докл. Сибирской зоологической конф. – Новосибирск, 2004. – С. 398–399.
112. Романенко, В. Н. Видовой состав иксодовых клещей на территории г. Томска / В. Н. Романенко, Н. Б. Чекалина // Вестн. Томск. ун-та, 2004. – № 11. – С. 132–135.
113. Романенко, В. Н. Динамика численности иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) при рекреационной нагрузке // Тр. Кемеровского отд. Русского энтомол. общ-ва. – 2007. – № 5. – С. 43–49.
114. Романенко, В. Н. Мониторинг видового состава и численности иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) в антропоургических биотопах // Вестн. Томск. ун-та. – 2009 а. – № 324. – С. 376–379.
115. Романенко, В. Н. Продолжительность сезона активности клещей рода *Ixodes* в антропогенных ландшафтах таежной зоны Западной Сибири // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке : матер. III межрегион. науч. конф. – Новосибирск. – 2009 б. – С. 243–245.
116. Романенко, В. Н. Зараженность иксодовых клещей, снятых с людей, вирусом клещевого энцефалита на территории города Томска и его окрестностей / В. Н. Романенко, Л. М. Кондратьева // Паразитология. – 2011. – № 45 (1). – С. 3–10.
117. Рубина, М. А. О развитии клеща *Ixodes apronophorus* / М. А. Рубина, Л. В. Бабенко // Зоол. журнал. – 1963. – № 42 (5). – С. 670–673.
118. Рузский, М. Д. О некоторых видах клещей (*Acarina*) на курорте Карачи // Омский мед. журн. – Омск, 1929. – № 3–4. – С. 146–149.
119. Рузский, М. Д. Зоодинамика Барабинской степи // Тр. Томск. гос. ун-та. Сер. биологическая. Вопросы зоологии. – 1946. – Т. 97. – С. 17–68.
120. Сазонов, Б. И. Суровые зимы и засухи. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 239 с.
121. Самойленко, И. Е., Оптимизация метода экспериментального моделирования естественного цикла метаморфоза переносчиков для изоляции, культивирования и изучения риккетсий новых генотипов / И. Е. Самойленко, С. Н. Шпынов, Н. В. Рудаков // Омский научный вестник. – 2006. – № 1 (35) (Приложение). – С. 93–95.
122. Санитарно-эпидемиологические правила СП 1.3.1285-03. Безопасность работы с микроорганизмами I–II групп патогенности (опасности).
123. Сапегина, В. Ф. К экологии *Ixodes trianguliceps* Vir. // Проблемы зоологических исследований в Сибири: матер. Второго совещ. зоологов Сибири. – Горно-Алтайск, 1962. – С. 210–211.
124. Сапегина, В. Ф. О находках *Ixodes pavlovskyi* Rom. в северо-восточном Алтае / В. Ф. Сапегина, Ю. С. Равкин // Паразитология. – 1969. – № 3 (1). – С. 22.

125. Сапегина, В. Ф. К экологии *Ixodes pavlovskyi* / В. Ф. Сапегина, И. В. Лукьянова, Ю. С. Равкин // тез. докл. Второго акарол. совещ. – Киев: Наукова думка, 1970. – Ч. 2. – С. 120–122.
126. Сапегина, В. Ф. Иксодовые клещи Северо-Восточного Алтая: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. Ф. Сапегина. – Новосибирск, 1972. – 24 с.
127. Сапегина, В. Ф. Распределение иксодовых клещей в лесной зоне Западной и Средней Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 67–76.
128. Сапегина, В. Ф. Особенности распределения *Ixodes persulcatus* в лесопарковой зоне г. Новосибирска / В. Ф. Сапегина, Н. А. Доронцова, В. И. Телегин, Н. Г. Ивлева, А. К. Добротворский // Паразитология. – 1985. – Т. XIX (5). – С. 370–373.
129. Соколова, Н. А. Ландшафтно-биотопическая характеристика и пространственная структура поселений узкочерепной полёвки в Западной Сибири : дисс. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2004. – 153 с.
130. Сондерс, Д. Фотопериодизм у насекомых // Биологические ритмы. – М.: Мир, 1984. – Т. 2. – С. 81–129.
131. Стариков, В. П. Млекопитающие Курганской области: учебное пособие. – Курган : Изд-во Кург. гос. пед. ин-та, 1992. – 80 с.
132. Старк, В. Н. Руководство по учету повреждений леса (с определителем). – М.–Л.: Сельхозгиз, 1931. – 356 с.
133. Столбов, Н. М. Об экологии и распространении клещей *Ixodes plumbeus* Leach в природных очагах инфекций Западной Сибири // тез. докл. Первого акарол. совещ. – М.–Л., 1966. – С. 203–204.
134. Столбов, Н. М. Распределение иксодовых клещей по ландшафтным зонам Тюменской области / Н. М. Столбов, Е. П. Малюшина, А. А. Белан, В. Р. Галимов // Тез. докл. Первого акарол. совещ. – М.–Л., 1966. – С. 205.
135. Суворова, Л. Г. К экологии клеща *Ixodes trianguliceps* Vir. в очаге клещевого энцефалита восточноевропейских южнотаежных лесов // тез. докл. Первого акарол. совещ. – М.–Л. : Наука, 1966. – С. 208–209.
136. Тагильцев, А. А. Стеклообразный сепаратор для сбора нидиколов (гнездовых сожителей) // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1955. – № 24 (3). – С. 267.
137. Тагильцев, А. А. Термоэлектроды для сбора нидиколов из гнёзд // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1957. – № 26 (3). – С. 335–336.
138. Тагильцев, А. А. Некоторые принципы и методы работы с гамазодными клещами в природных очагах арбовирусных инфекций и в лабораторных условиях / А. А. Тагильцев, Л. Н. Тарасевич // Вопр. инфекц. патол. – Омск, 1973. – С. 239–354.

139. Тагильцев, А. А. Членистоногие убежищного комплекса в природных очагах арбовирусных инфекции / А. А. Тагильцев, Л. Н. Тарасевич. – Новосибирск : Наука, 1982. – 229 с.
140. Тагильцев, А. А. Членистоногие нидиколы полевого воробья в природных очагах вирусных инфекций / А. А. Тагильцев, Л. Н. Тарасевич, И. И. Богданов, М. А. Россолов, В. В. Якименко // Паразитология. – 1984. – № 18 (1). – С. 89–95.
141. Тагильцев, А. А. Изучение членистоногих убежищного комплекса в природных очагах трансмиссивных вирусных инфекций: Руководство по работе в полевых и лабораторных условиях (принципы и методы) / А. А. Тагильцев, Л. Н. Тарасевич, И. И. Богданов, В. В. Якименко. – Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 1990. – 106 с.
142. Таёжный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение / отв. ред. тома Н. А. Филиппова. – Л.: Наука, 1985. – 416 с. – [Виды фауны СССР и сопредельных стран].
143. Фёдоров, В. Г. Материалы к фауне иксодовых клещей Омской области // Природноочаговые болезни. – Тюмень, 1963. – С. 86–88.
144. Фёдоров, В. Г. Новые данные об иксодовых клещах Тюменской области // Вопр. краевой инфекц. патол. – Омск, 1970. – С. 63–64.
145. Фёдоров, Ю. В. Дальнейшие наблюдения по значению диких птиц в качестве прокормителей иксодовых клещей в Томском очаге клещевого энцефалита // Тр. Томского НИИВС. – Томск, 1958. – Т. IX. – С. 23–26.
146. Филиппова, Н. А. О результатах ревизии видов группы *I. persulcatus* в природных очагах клещевого энцефалита / Н. А. Филиппова, Г. В. Ушакова, В. Г. Беляев // Тез. докл. Второго акарол. совещ. – Киев: Наукова думка, 1970. – Ч. 2. – С. 188–190.
147. Филиппова, Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. – Л.: Наука, 1977. – 396 с. [Фауна СССР: Паукообразные. Т. 4. Вып. 4].
148. Филиппова, Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminaе. – СПб.: Наука, 1997. – 436 с. [Фауна СССР: Паукообразные. Т. 4. Вып. 5].
149. Филиппова, Н. А. Особенности биоразнообразия Европейской фауны иксодовых клещей (Acari, Ixodidae) как переносчиков возбудителей природноочаговых болезней // Паразитология. – 2011. – № 45 (3). – С. 161–181.
150. Хазова, Т. Г. Эколого-паразитологическая характеристика природных очагов клещевого энцефалита в Красноярском крае // Бюллетень СО РАМН. – 2007. – № 4 (126). – С. 94–99.
151. Хейсин, Е. М. Продолжительность развития личинок и нимф *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Тр. Карело-Финского ун-та. – 1955. – Т. 6. – С. 5–27.

152. Чигирик, Е. Д. Иксодовые клещи Кемеровской области. Сообщение 2 / Е. Д. Чигирик, Е. А. Плешивцева-Ерошкина // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. – 1969. – № 38 (5). – С. 729–733.

153. Чигирик, Е. Д. Находки клещей *Ixodes pavlovskyi* Rom. (Ixodoidea, Ixodidae) в Кемеровской области / Е. Д. Чигирик, С. В. Истраткина, М. П. Бирюкова, А. В. Некрасова // Паразитология. – 1972. – № 6 (3). – С. 305–306.

154. Чигирик, Е. Д. Обнаружение очага высокой численности клещей *Ixodes pavlovskyi* Rom. (Parasitiformes, Ixodidae) и спонтанная заражённость их вирусом клещевого энцефалита / Е. Д. Чигирик, И. А. Селютина, М. П. Бирюкова, С. В. Истраткина // Паразитология. – 1974. – № 8 (2). – С. 181–183.

155. Шпынов, С. Н. Филогенетическая позиция *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 – резервуара и вектора микроорганизмов в Российской Федерации // Современные аспекты природной очаговости болезней: матер. Всеросс. научно-практ. конф. с междунар. участием, посвящ. 90-летию ФБУН «Омский научно-исследовательский институт природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора, г. Омск, 1–2 ноября 2011. – Омск, 2011. – С. 173–176. – (Национальные приоритеты России. 2011. Спец. вып. 2 (5)).

156. Щучинова, Л. Д. Иксодофауна Республики Алтай / Л. Д. Щучинова, М. Г. Малькова // Охрана здоровья и благополучия населения. Итоги и перспективы (к 90-летию санитарной службы): матер. научно-практ. конф. – Горно-Алтайск, 2012. – С. 181–182.

157. Якименко, В. В. Членистоногие убежищного комплекса в колониальных поселениях береговой ласточки на территории Западной Сибири и Восточного Казахстана / В. В. Якименко, И. И. Богданов, А. А. Тагильцев // Паразитология. – 1991. – № 25 (1). – С. 39–46.

158. Якименко, В. В. Экология и медицинское значение *Ixodes trianguliceps* на юге Западной Сибири / В. В. Якименко, М. Г. Малькова, И. И. Богданов, А. К. Танцев // тез. докл. VII акаролог. совещ. – СПб., 1999. – С. 90–92.

159. Якименко, В. В. *Ixodes trianguliceps* Vir. на юге Западной Сибири (распространение и некоторые особенности биологии) / В. В. Якименко, М. Г. Малькова, И. И. Богданов, А. К. Танцев // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: матер. Межрегион. науч. конф. – Новосибирск, 2002. – С. 222–225.

160. Якименко, В. В. О тенденциях в изменении ареала вируса клещевого энцефалита в Западной Сибири / В. В. Якименко, М. Г. Малькова, А. К. Танцев, Н. М. Файдулина [и др.] // Этиологические, эпидемиологические и клинические аспекты инфекционных болезней: матер. науч. конф. с междунар. участием. – Журн. инфекц. патологии. – Иркутск, 2010. – № 17 (3). – С. 157–159.

161. Яшкуль, В. К. Цикл развития, зональная приуроченность клеща *D. marginatus* в условиях Центрального Казахстана и меры борьбы с ним // Тез. докл. межвуз. конф. – Томск, 1956. – С. 22–25.
162. Anderson, J. M., Molecular differentiation of metastriata tick immatures / J. M. Anderson, N. C. Ammerman, D. E. Norris // Vector Borne Zoonotic Dis. – 2004. – N 4. – P. 334–342.
163. Arzua, M. *Amblyomma aureolatum* and *Ixodes auritulus* (Acari: Ixodidae) on birds in southern Brazil, with notes on their ecology / M. Arzua, M.A.N. Silva, K. M. Famadas, L. Beati, D. M. Barros-Battesti // Exp. Appl. Acarol., 2003. – Vol. 31. – P. 283–296.
164. Balashov, Y. S. Importance of continental drift in the diastribution and evolution of ixodid ticks // Entomol. Rev. – 1994. – Vol. 73. – P. 42–50.
165. Barker, S. C. Distinguishing species and populations of rhipicephaline ticks with ITS2 ribosomal RNA // J. Parasitol. – 1998. – Vol. 84. – P. 887–892.
166. Barker, S. C. Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names / S. C. Barker, A. Murrell // Parasitology. – 2004. – Vol. 129. – P. 15–36.
167. Black, W. C. Phylogenetic relationships among tick subfamilies (Ixodida: Ixodidae: Argasidae) based on the 18S nuclear rDNA genes / W. C. Black, J.S.H. Klompen, J. E. Keirans // Mol. Phylogen. Evol. – 1997. – N 7. – P. 129–144.
168. Camicas, J. L. Position systématique et classification des tiques (Acari: Ixodida) / J. L. Camicas, P.C. Morel // Acarologia. – 1977. – Vol. 18. – P. 410–420.
169. Camicas, J. L. Les tiques du monde. Nomenclature, stades décrits, hôtes, répartition (Acari: Ixodida) / J. L. Camicas, J. P. Hervy, F. Adam, P. C. Morel. – Orstom, Paris, 1998. – 233 p.
170. Caporale, D. A. Discriminating between *Ixodes* ticks by means of mitochondrial DNA sequences / D. A. Caporale, S. M. Rich, A. Spielman, S. R. Telford, T. D. Kocher // Mol. Phylogen. Evol. – 1995. – N 4. – P. 361–365.
171. Clifford, C. M. Systematics of the subfamily Ixodinae (Acari: Ixodidae). 1. The subgenus of *Ixodes* / C. M. Clifford, D. E. Sonenshine, J. E. Keirans, G. M. Kohls // Ann. Entomol. Soc. Am. – 1973. – Vol. 66. – P. 489–500.
172. Crampton, A. Phylogeny of ticks (Ixodida) Inferred from Nuclear Ribosomal DNA / A. Crampton, I. McKay, S. C. Barker // Int. J. Parasitol. – 1996. – Vol. 26. – P. 511–517.
173. Crosbie, P. R. DNA sequence variation in *Dermacentor hunteri* and estimated phylogenies of *Dermacentor spp.* (Acari: Ixodidae) in the New World / P. R. Crosbie, W. M. Boyce, T. C. Rodwell // J. Med. Entomol. – 1998. – Vol. 35. – P. 277–288.
174. Cruickshank, R. H. Molecular markers for the phylogenetics of mites and ticks // Syst. Appl. Acarol. – 2002. – N 7. – P. 3–14.

175. Daniel, M. A comparison of developmental dynamics of *Dermacentor reticulatus* of different geographic origins and their affection by different microclimate / M. Daniel, S. Szymanski, V. Cerny, F. Dusbabek, E. Honzakova, J. Olejnicek // *Folia Parasitol.* – 1980. – Vol. 27 (1). – P. 63–69.
176. Dobson, S. J. Phylogeny of the hard ticks (Ixodidae) inferred from 18S rRNA indicates that the genus *Aponomma* is paraphyletic / S. J. Dobson, S. C. Barker // *Mol. Phylogen. Evol.* – 1999. – N 11. – P. 288–295.
177. Evans, G. O. Principles of Acarology // CAB International, Cambridge. – 1992. – 563 p.
178. Fukunaga, M. Molecular phylogenetic analysis of ixodid ticks based on the ribosomal DNA spacer, internal transcribed spacer 2, sequences / M. Fukunaga, M. Yabuki, A. Hamase, J. H. Oliver, M. Nakao // *J. Parasitol.* – 2000. – Vol. 86. – P. 38–43.
179. Guglielmone, A.A. Description of the larva and redescription of the nymph and female of *Ixodes neuquenensis* Ringuelet, 1847 (Acari: Ixodidae), a parasite of the endangered species *Dromiciops gliroides* Thomas, 1847 (Microbiotheria: Microbiotheriidae) / A. A., Guglielmone, J. M. Venzal, G. Amico, A. J. Mangold, J. E. Keirans // *Syst. Parasitol.* – 2004. – Vol. 57. – P. 211–219.
180. Guglielmone, A. A. The phylogenetic position of *Ixodes stilesi* Neumann, 1911 (Acari: Ixodidae): morphological and preliminary molecular evidences from 16S rDNA sequences / A. A. Guglielmone, J. M. Venzal, D. A. Acuña González, S. Nava, A. Hinojosa, A. J. Mangold // *Syst. Parasitol.* – 2006. – Vol. 65. – P. 1–11.
181. Gylfe, A. Phylogeographic relationships of *Ixodes uriae* (Acari: Ixodidae) and their significance to transequatorial dispersal of *Borrelia garinii* / A. Gylfe, M. Yabuki, M. Drotz, S. Bergstrom, M. Fukunaga, B. Olsen // *Hereditas.* – 2001. – Vol. 134.– P. 195–199.
182. Kain, D. E., Mitochondrial DNA sequence variation in *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) / D. E. Kain, F. A. H. Sperling, H. V. Daly, R. S. Lane // *Heredity.* – 1999. – Vol. 83. – P. 378–386.
183. Klompen, H. A new subfamily, *Bothriocrotinae* n. subfamily, for the genus *Bothriocroton* Keirans, King & Sharrad, 1994 status amend (Ixodida: Ixodidae), and the synonymy of *Aponomma* Neumann, 1899 with *Amblyomma* Koch, 1844 / H. Klompen, S. J. Dobson, S. C. Barker // *Syst. Parasitol.* – 2002. – Vol. 53. – P. 101–107.
184. Klompen, H. Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA / H. Klompen, M. Lekveishvili, W. C. Black // *Mol. Phylogen. Evol.* – 2007. – Vol. 43. – P. 936–951.
185. Klompen, J. S. H. Phylogenetic relationship in the family Ixodidae with emphasis on the genus *Ixodes* (Parasitiformes: Ixodidae) // *Acarology IX : Symposia. Columbus* / J. S. H. Klompen, G. R. Needham, R. Mitchell, D. J. Horn & W. C. Welbourn. – Ohio Biological Survey. – 1999. – P. 349–354.

186. Klompen, J. S. H. Systematic and biogeography of hard ticks, a total evidence approach / J. S. H. Klompen, W. C. Black, J. E. Keirans, D. E. Norris // *Cladistic*. – 2000. – Vol. 16. – P. 79–102.
187. Korenberg, E. I. The tick *Ixodes pavlovskyi* as a host of spirochetes pathogenic for humans and its possible role in the epizootiology and epidemiology of borrelioses/ E. I. Korenberg, V. V. Nefedova, N. B. Gorelova, V. N. Romanenko // *Vector-borne and Zoonotic Diseases*. – 2010. – N 10 (5). – P. 453–458.
188. Kovalev, S. Y. Phylogeographical structure of the tick *Ixodes persulcatus*: A novel view / S. Y. Kovalev, T. A. Mukhacheva // *Ticks Tick Borne Dis*. – 2012. – N 3 (4). – P. 212–218.
189. Krantz, G. W. A manual of Acarology: 2nd Edition. – Oregon State University Bookstores ; Corvallis, 1978. – 509 p.
190. Labruna, M. B. Taxonomic status of *Ixodes didelphidis* (Acari: Ixodidae) / M. B. Labruna, M. T. Marrelli, M. B. Heinemann, A. B. Fava [et al.] // *J. Med. Entomol*. – 2002. – Vol. 39. – P. 135–142.
191. Lebedeva, N. N. Distribution of *Haemaphysalis concinna* Koch in the Soviet Union and some general features of its ecology / N. N. Lebedeva, E. I. Korenberg // *Folia parasitol*. – 1981. – Vol. 28 (3). – P. 249–261.
192. Lees, A. D. The seasonal diurnal activities of individual sheep ticks (*Ixodes ricinus*) / A. D. Lees, A. Milne // *Parasitology*. – 1951. – Vol. 41 (2). P. 189–208.
193. Mangold, A. J. 18S rRNA gene sequence and phylogenetic relationships of European hard-tick species (Acari: Ixodidae) / A. J. Mangold, M. D. Bargues, S. Mas-Coma // *Parasitol. Res*. – 1998. – Vol. 84. – P. 31–37.
194. Marrelli, M. T. Taxonomic and phylogenetic relationships between neotropical species of ticks from genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) inferred from second internal transcribed spacer sequences of rDNA / M. T. Marrelli, L.F. Souza, R.C. Marques, M.B. Labruna [et al.] // *J. Med. Entomol*. – 2007. – Vol. 44. – P. 222–228.
195. Mclain, D. K., Evolution of the rDNA spacer, ITS2, in the ticks *Ixodes scapularis* and *I. pacificus* (Acari: Ixodidae) / D. K. Mclain, D. M. Wesson, F. H. Collins, J. H. Oliver // *Heredity*. – 1995 a. – Vol. 75. – P. 303–319.
196. Mclain, D. K. Variation in ribosomal DNA internal transcribed spacer 1 among eastern population of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) / D. K. Mclain, D. M. Wesson, J. H. Oliver, F. H. Collins // *J. Med. Entomol*. – 1995 б. – Vol. 32. – P. 353–360.
197. Mitani, H. *Ixodes philipi* (Acari: Ixodidae): Phylogenetic status inferred from mitochondrial cytochrome oxidase subunit I gene sequence comparison / H. Mitani, M. Takahashi, M. Masuyama, M. Fukunaga // *J. Parasitol*. – 2007. – Vol. 93. – P. – 719–722.

198. Mixon, T. R. Inferring the population structure and demographic history of the tick, *Amblyomma americanum* Linnaeus / T. R. Mixon, S. L. Lydy, G. A. Dasch, L. A. Real // J. Vector. Ecol. – 2006. – Vol. 31. – P. 181–192.
199. Mtambo, J. *Rhipicephalus appendiculatus* and *R. zambeziensis* (Acari: Ixodidae) from Zambia: a molecular reassessment of their species status and identification / J. Mtambo, M. Madder, W. Van Bortel, D. Berkvens, T. Backeljau // Exp. Appl. Acarol. – 2006. – Vol. 41. – P. 115–128.
200. Murrell, A. The value of idiosyncratic markers and changes to conserved tRNA sequences from the mitochondrial genome of hard ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae) for phylogenetic inference / A. Murrell, N. H. J. Campbell, S. C. Barker // Syst. Biol. – 2003. – Vol. 52. – P. 296–310.
201. Morel, P. C. Morphologie des stades preimaginaux des Ixodidae s. str. d'Europe occidentale. IV Generalite sur le sousgenre Ixodes (Ixodes) / P. C. Morel, C. Perez // Acarologia. – 1977. – N 19 (2). – P. 201–208.
202. Murrell, A. A totalevidence phylogeny of ticks provides insights into the evolution of life cycles and biogeography / A. Murrell, N. J. H. Campbell, S. C. Barker // Mol. Phylogen. Evol. – 2001. – Vol. 21. – P. 244–258.
203. Nava, S. The natural hosts of larvae and nymphs of *Amblyomma tigrinum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae) / S. Nava, A. J. Mangold, A. A. Guglielmone // Vet. Parasitol. – 2006. – Vol. 140. – P. 124–132.
204. Nava, S. An overview of systematics and evolution of ticks / S. Nava, A. A. Guglielmone, A. J. Mangold // Front Biosci. – 2009. – Jan. 1. 14. – P. 2857–77.
205. Navajas, M. The application of molecular markers in the study of diversity in acarology: a review / M. Navajas, B. Fenton // Exp. Appl. Acarol. – 2000. – Vol. 24. – P. 751–774.
206. Nordberg, S. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen // Acta zoologica Fennica. – 1936. – N 2. – 170 p.
207. Norris, D. E. Comparison of the mitochondrial 12S and 16S ribosomal DNA genes in resolving phylogenetic relationship among hard ticks (Acari: Ixodidae) / D. E. Norris, J. S. H. Klompen, W. C. Black // Ann. Entomol. Soc. Am. – 1999. – Vol. 92. – P. 117–129.
208. Norris, D. E. Population genetics of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) based on mitochondrial 16S and 12S genes / D. E. Norris, J. S. H. Klompen, J. E. Keirans, W. C. Black // J. Med. Entomol. – 1996. – Vol. 33. – P. – 78–89.
209. Norris, D. E. Taxonomic status of *Ixodes neotomae* and *I. spinipalpis* (Acari: Ixodidae) based on mitochondrial DNA evidence / D. E. Norris, J. S. H. Klompen, J. E. Keirans, R. S. Lane, J. Piesman, W. C. Black // J. Med. Entomol. – 1997. – Vol. 34. – P. 696–703.
210. Oliver, J. H. Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida) // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1989. – Vol. 20. – P. 397–430.

211. Petney, T. N. *Argas persicus* sensu stricto does occur in Australia / T. N. Petney, R. H. Andrews, L. A. McDiarmid, B. R. Dixon // Parasitol. Res. – 2004. – Vol. 93. – P. 296–299.
212. Poucher, K. L. Molecular genetic key for the identification of 17 Ixodes species of the United States (Acari: Ixodidae): a methods model / K. L. Poucher, J. Hutcheson, J. E. Keirans, L. A. Durden, W. C. Black // J. Parasitol. – 1999. – Vol. 85. – P. 623–629.
213. Qiu, W. G. Geographic uniformity of the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*) and its shared history with tick vector (*Ixodes scapularis*) in the Northeastern United States / W. G. Qiu, D. E. Dykhuizen, M. S. Acosta, B. J. Luft // Genetics. – 2002. – Vol. 160. – P. 833–849.
214. Rees, D. J. Molecules and morphology: evidence for cryptic hybridization in African *Hyalomma* (Acari: Ixodidae) / D. J. Rees, M. Dioli, L. R. Kirkendall // Mol. Phylogen. Evol. – 2003. – Vol. 27. – P. 131–142.
215. Reichard, M. V. Sequence variation of the ribosomal DNA second internal transcribed spacer region in two spatially distinct populations of *Amblyomma americanum* (L.) (Acari: Ixodidae) / M. V. Reichard, A. A. Kocan, R. A. Van Den Bussche, R. W. Barker, J. H. Wyckoff, S. A. Ewing // J. Parasitol. – 2005. – Vol. 91. – P. 260–263.
216. Rich, S. M. Distribution of the *Ixodes ricinus*-like ticks of eastern North America / S. M. Rich, D. A. Caporale, S. R. Telford, T. D. Kocher [et al.] // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – Vol. 92. – P. 6284–6288.
217. Robbins, R. G. Systematics and ecology of the subgenus *Ixodiopsis* (Acari: Ixodidae: Ixodes) : Thomas Say Foundation Monographs / R. G. Robbins, J. E. Keirans // Entomological Society of America. – Lanham, 1992. – Vol. 14. – 159 p.
218. Shao, R. Evolution of duplicate control regions in the mitochondrial genomes of metazoa: A case study with Australasian *Ixodes* ticks / R. Shao, S. C. Barker, H. Mitani, Y. Aoki, M. Fukunaga // Mol. Biol. Evol. – 2004. – Vol. 22. – P. 620–629.
219. Shpynov S. *Ixodes persulcatus*, a major vector of Alphaproteobacteria in Russia // Ticks and Tick-borne Diseases, 2012. – N 3/ – P. 305–307.
220. Simon, C. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers / C. Simon, F. Frati, A. Beckenbach, B. Crespi [et al.] // Ann. Entomol. Soc. Am. – 1994. – Vol. 87. – P. 651–701.
221. Superina, M. New distributional and host records for *Amblyomma pseudoconcolor* Aragao, 1908 (Acari: Ixodidae: Amblyomminae) / M. Superina, A. A. Guglielmone, A. J. Mangold, S. Nava, M. Lareschi // Syst. Appl. Acarol. – 2004. – N 9. – P. 41–43.
222. Teglas, M. B. Genetic structure of the tick *Ornithodoros coriaceus* (Acari: Argasidae) in California, Nevada, and Oregon / M. B. Teglas, B. May,

P. R. Crosbie, M. R. Stephens, W. M. Boyce // J. Med. Entomol. – 2005. – N 12. – P. 247–253.

223. Van Zee J., Piesman High SNP density in the blacklegged tick, *Ixodes scapularis*, the principal vector of Lyme disease spirochetes / J. Van Zee, W. C. Black IV, M. Levin, J. Goddard, J. J. Smith // Ticks and Tick-borne Diseases. – 2013. – Vol. 4, Iss. 1–2. – P. 63–71.

224. Venzal, M. A collection of ticks (Ixodidae) from wild birds in Uruguay / M. Venzal, M. L. Felix, A. Olmos, A. J. Mangold, A. A. Guglielmono // Exp. Appl. Acarol. – 2005. – Vol. 36. – P. 325–331.

225. Vial, L. Molecular divergences of the *Ornithodoros sonrai* soft tick species, a vector of human relapsing fever in West Africa / L. Vial, P. Durand, C. Arnathau, L. Halos [et al.] // Microbes Infect. – 2007. – N 8. – P. 2605–2611.

226. Walter, D. E. 1996. Acari. The Mites / D. E. Walter, G. Krantz and E. Lindquist. — URL: <http://tolweb.org/Acari/2554/1996.12.13> in *The Tree of Life Web Project*, <http://tolweb.org/> Version 13 December 1996.

227. Walter, D. E. Mites. Ecology, Evolution and Behaviour / D. E. Walter, H. C. Proctor. – Wallingford, 1999. – 322 p.

228. Wesson, D. M. Investigation of the validity of species status of *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) using Rdna / D. M. Wesson, D. K. McLain, J. H. Oliver, J. Piesman, F. H. Collins // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1993. – Vol. 90. – P. 10221–10225.

229. Wolstenholme, D. R. Animal mitochondrial DNA: structure and evolution // Int. Rev. Cytol. – 1992. – Vol. 141. – P. 173–261.

230. Xu, G. Molecular phylogenetic analyses indicate that the *Ixodes ricinus* complex is a paraphyletic group / G. Xu, Q. Q. Fang, J. E. Keirans, L. A. Durden // J. Parasitol. – 2003. – Vol. 89. – P. 452–457.

231. Zahler, M. Relationships between species of the *Rhipicephalus sanguineus* group: a molecular approach / M. Zahler, N. A. Filippova, P. C. Morel, R. Gothe, H. Rinder // J. Parasitol. – 1997. – Vol. 83. – P. 302–306.

*Научное издание*

Якименко, Валерий Викторович  
Малькова, Марина Георгиевна  
Шпынов, Станислав Николаевич

ИКСОДОВЫЕ КЛЕЩИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ  
ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ,  
ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Редактор М. Е. Герасимова  
Компьютерная вёрстка Н. Н. Кокин

Сдано в набор 30.06.2013. Подписано к печати 16.09.2013. Формат 60x84/16.  
Бумага офсетная. Гарнитура Times New Roman. Печать оперативная.  
Усл.-печ. л. 14,5. Уч.-изд. л. 14,7. Тираж 500. Заказ 81.  
ООО Издательский центр «Омский научный вестник»  
Тел.: 8-905-921-98-22. E-mail: evga-18@mail.ru

Отпечатано в ООО «Полиграфический центр «Кан»  
644033, г. Омск, ул. Красный Путь, 30, а  
Тел. 24-70-79