

Сезонные изменения в популяциях *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* на границе лесной и лесостепной зон Приобья

Н. Н. ЛИВАНОВА^{1,4}, С. Г. ЛИВАНОВ¹, Л. А. ГРИГОРЬЕВА², В. В. БОРГОЯКОВ^{3,4}, Н. В. ТИКУНОВА⁴

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: nata-livanova@yandex.ru

² Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

³ ООО “ИнтерЛабСервис”
115035, Москва, ул. Садовническая, д. 20/13, стр. 2

⁴ Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН
630090, Новосибирск, просп. акад. Лаврентьева, 8

Статья поступила 09.07.2015

Принята к печати 05.08.2015

АННОТАЦИЯ

Выявлены отличия в сезонных изменениях относительного обилия, возрастной структуры и зараженности возбудителями вирусного клещевого энцефалита и клещевых боррелиозов в популяциях взрослых клещей *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*, обитающих в пределах равнинной части Тогучинского р-на и окрестностей новосибирского Академгородка в 2011–2012 гг. (граница лесной и лесостепной зон Приобья). Полученные для *I. persulcatus* результаты не противоречат опубликованным ранее. Активация и пик массовой активности *I. pavlovskyi* отмечены в более поздние сроки (III декада мая), чем у *I. persulcatus*. Сезонные изменения физиологического возраста *I. pavlovskyi* в целом сохраняют тенденции, выявленные для *I. persulcatus*. Исключение составляет III декада апреля, когда, в отличие от *I. persulcatus*, в сборах явно преобладают молодые особи. Показана большая роль *I. persulcatus* в поддержании циркуляции ВКЭ и *I. pavlovskyi* – боррелий *Borrelia burgdorferi* s.l.

Ключевые слова: иксодовые клещи, лесостепное Приобье, относительное обилие, физиологический возраст, вирус клещевого энцефалита *Borrelia burgdorferi*, *Borrelia miyamotoi*.

Вирус клещевого энцефалита (ВКЭ) и клещевые боррелиозы – распространенные инфекции человека, передаваемые клещами [Jongejan, Uilenberg, 2004]. Случай заболе-

ваний ВКЭ и боррелиозами (возбудители *Borrelia afzelii*, *B. garinii*, *B. miyamotoi*) регистрируются в теплоумеренной зоне Евразии, от Средиземного моря до Тихого океа-

на. Основными переносчиками возбудителей этих инфекций служат клещи группы *Ixodes persulcatus* – *I. ricinus* (подтип Chelicera, класс Arachnida) [Korenberg, 2004]. Для Сибири и Дальнего Востока России эпидемически значимы два представителя группы – клещи *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930) и *Ixodes pavlovskyi* (Pom., 1946), ареал которых во многом определяет распространение ВКЭ, спирохет *B. afzelii*, *B. garinii* и *B. miyamotoi* [Chausov et al., 2010; Korenberg et al., 2010].

В России случаи заболеваемости населения ВКЭ и боррелиозом носят сезонный характер и регистрируются исключительно в весенне-летний период. В это время клещи, закончившие послепиночное доразвитие, максимально активны и способны нападать на теплокровных прокормителей, в том числе на человека [Nuttall, Labuda, 1994]. Установлено, что выживание клещей *I. persulcatus* до момента нападения на хозяина-прокормителя происходит за счет питательных резервов предшествующего этапа развития. В момент активации отдельные особи в одной популяции имеют различающееся количество питательных веществ, так как продолжительность периода от линьки до активизации у них варьирует и, как следствие, интенсивность расходования запасов различается [Балашов, 1962; Лыков, 1966]. Разработанные и апробированные гистологические методы позволяют охарактеризовать динамику пищевых ресурсов в организме иксодид и, соответственно, определить физиологический возраст [Балашов, 1967; Хижинский, 1968; Успенский, Репкина, 1974; Репкина, 1976; Разумова, 1980; Uspensky, 1995]. С помощью отработанных методик определения физиологического возраста членистоногих показана зависимость вероятности и частоты передачи теплокровному ВКЭ с количеством питательных запасов клещей [Разумова, Алексеев, 1991]. Не менее важным аспектом определения физиологического возраста клещей является устойчивость особей различного физиологического возраста к акарицидам. Показано, что чем меньше физиологический возраст *I. persulcatus*, тем выше устойчивость к поражающим препаратам [Uspensky, Ioffe-Uspensky, 2006]. Эта

особенность выявлена и для других видов членистоногих [Darrow, Whetstone, 1972; Rupes et al., 1972].

В случае с *I. pavlovskyi*, имеющим высокую степень филогенетического родства с *I. persulcatus* и повсеместно обитающим на тех же территориях, многие экологические и медицинские аспекты остаются малоизученными [Филиппова, 1977; Ливанова и др., 2012]. Исследование возрастных изменений популяции клещей *I. pavlovskyi* в полевой сезон 2011 г. позволило предположить о более высокой напряженности природных очагов инфекций, поддерживаемых с участием обоих видов членистоногих [Григорьева, Ливанова, 2012]. В свою очередь, для получения фактов, подтверждающих предположение с учетом сведений, накопленных для *I. persulcatus*, необходимо сопоставить сезонную динамику активности и физиологический возраст клещей в условиях одного сезона. Выявление степени участия обоих видов клещей в поддержании циркуляции вируса клещевого энцефалита и боррелий как наиболее социально значимых природно-очаговых инфекций в максимально приближенных условиях также представляет интерес в связи с полным отсутствием данных подобного плана. Изложенное выше и послужило целью исследования, результаты которого приведены в работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Учеты и отлов взрослых клещей проводились в 2011 и 2012 гг. в пределах равнинной части Тогучинского р-на (Новосибирская обл.) и в окрестностях Новосибирского Академгородка на территории Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (Советский р-н г. Новосибирска). Удаленные ключевые участки выбраны с учетом максимального сходства ландшафта, растительности и антропогенной трансформированности. Начиная с 2009 г. здесь отмечены относительно высокие для региона показатели обилия клещей, при этом в Тогучинском р-не зафиксирован *I. persulcatus*, в лесопарке новосибирского Академгородка – оба вида с преобладанием *I. pavlovskyi* [Ливанова и др., 2011]. В Тогучинском р-не (в пределах 54°53' с. ш.,

83°21'–84°21' в. д.) обследованы березово-сосновые леса с включениями осинников среди полей и залежей. На территории ЦСБС СО РАН и в его окрестностях (54°48'–54°50' с. ш., 83°05'–83°49' в. д.) учеты и отлов проведены в сосновых лесах с примесью березы и осины, среди залежей. На ключевых участках заложены фиксированные маршруты протяженностью 5 км.

Учеты клещей проводились ежедекадно с 24 апреля по 5 июня в первую половину дня при максимально близких показателях температуры воздуха и инсоляции. Вид имаго определен на основании морфологических критериев с использованием бинокуляра [Филиппова, 1977]. До молекулярно-генетического анализа клещей хранили живыми при +4 °C в камерах дифференцированной влажности, для определения физиологического возраста фиксировали в 9%-ном формалине. Всего отловлено 957 имаго *Ixodes* spp.

Для определения физиологического возраста клещи вскрыты в фосфатном буфере pH 7,2. Кусочки жирового тела и кишечник отпрепарированы, промыты в 50%-ном этаноле в течение 20–30 мин и окрашены в насыщенном растворе судана III в 70%-ном этаноле. Далее образцы промыты в 50%-ном растворе этанола и заключены в глицерин [Балашов, Григорьева, 2010; Григорьева, 2011а, б]. Исследовано 245 особей *I. persulcatus* и 224 – *I. pavlovskyi*.

Выделение суммарной ДНК из клещей выполнено с использованием наборов Proba NK kit (DNA-Технология, Москва, Россия) согласно инструкции производителя. Образцы хранили в 50 мкл TE буфера при -70 °C. Выявление ДНК боррелий проведено методом двухраундовой мультиплексной ПЦР. Для детекции ДНК *B. burgdorferi* s. l. использованы праймеры, направленные к генам 5S и 23S рРНК и позволяющие амплифицировать вариабельный межгенный спейсер 5S-23S рРНК. ДНК *B. miyamotoi* выявлены праймерами, направленными к гену glpQ [Боргояков и др., 2010]. Размеры полученных фрагментов ДНК определены визуально сопоставлением с молекулярными маркерами DNA Molecular Weight Marker XIV (Roche Applied Science, Германия). РНК вируса клещевого

энцефалита выявлена методом ОТ-ПЦР в режиме реального времени с использованием наборов РеалБест РНК ВКЭ (ЗАО “Вектор-Бест”, Новосибирск, Россия) согласно инструкции производителя. Исследовано 236 особей *I. persulcatus* и 217 – *I. pavlovskyi*. Статистическая обработка результатов выполнена при помощи программ Past 2.6, Microsoft Excel. Определена средняя арифметическая (M), средняя ошибка средней арифметической (m), ранговая корреляция Спирмена (R_s). Для оценки статистической значимости различий между сопоставляемыми средними величинами использован критерий Стьюдента (t).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основании морфологических признаков 957 отловленных клещей отнесены к двум видам: *I. persulcatus* (516 ос.) и *I. pavlovskyi* (441). *I. persulcatus* присутствовал на обоих ключевых участках. В лесопарке новосибирского Академгородка *I. persulcatus* встречается спорадично (35 ос. за весь период полевых исследований). *I. persulcatus*, отловленные в лесопарке Академгородка, для определения физиологического возраста и молекулярно-генетических методов не использовались.

Анализ данных учетов выявил отличия сезонной активности клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* (рис. 1). В III декаду апреля относительное обилие активных клещей *I. persulcatus* превышает зафиксированное для *I. pavlovskyi* в 2 раза, а активность этого вида клещей достигает максимальной отметки в первую декаду мая (62 особи на флаго-км). В этот период отмечено плавное нарастание показателей относительного обилия *I. pavlovskyi* вплоть до III декады мая. Вторая декада мая для *I. persulcatus* характеризуется неуклонным снижением показателей относительного обилия активировавшихся голодных имаго, и к III декаде этот показатель не превышает отметки в 17,5 ос. на единицу учета. К этому времени *I. pavlovskyi* максимально активен – 43 ос. на флаго-км. В I декаду июня относительное обилие активировавшихся клещей остается практически неизменным относительно III декады мая: *I. persulcatus* – 16,7 особей на флаго-км, *I. pavlovskyi* – 42 особи на

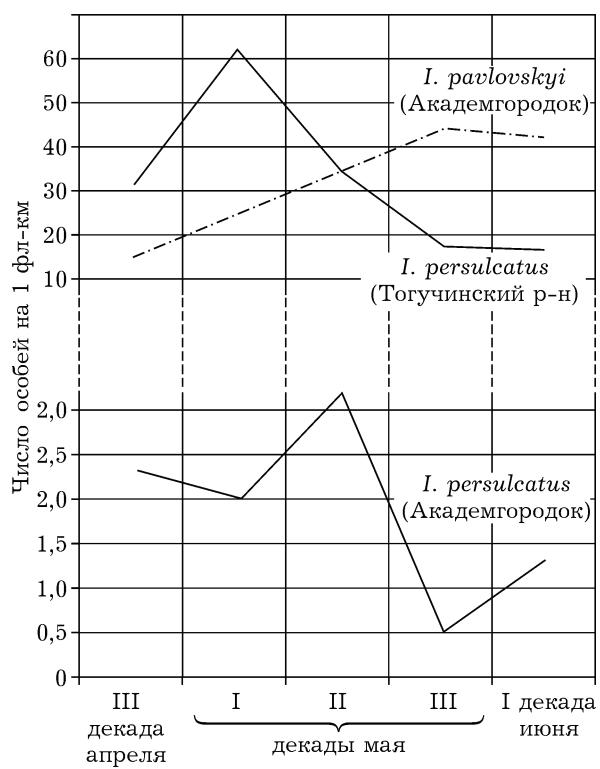


Рис. 1. Сезонная динамика показателей относительного обилия в 2011–2012 гг. в популяциях клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, обитающих в пределах равнинной части Тогучинского р-на и окрестностях новосибирского Академгородка

флаго-км. Важно отметить, что показатели относительного обилия, полученные для клещей *I. persulcatus* в лесопарке Академгородка и в Тогучинском р-не, связаны положительной корреляционной зависимостью ($R_s = 0,6$). В то же время выявлена обратно пропорциональная зависимость между ходом сезонной активности клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в лесопарке Академгородка ($R_s = -0,7$).

Изменение обилия активных *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* сопряжено с процессами смены их физиологического возраста (рис. 2). В популяции *I. persulcatus* в III декаду апреля в подавляющем большинстве активны зрелые и молодые особи. Логично заключить, что кривая, характеризующая изменения обилия, стремится вверх за счет активации физиологически молодых клещей *I. persulcatus*. Дальнейшее снижение доли клещей этой возрастной группы тесно связано с увеличением доли зрелых и старых особей, старением популяции и неуклонным, но плавным снижением показателей относительного обилия. Уже в I декаду июня в уловах *I. persulcatus* преобладают старые особи. Сезонные изменения возраста *I. pavlovskyi* в целом сохраняют тенденции, выявленные для *I. persulca-*

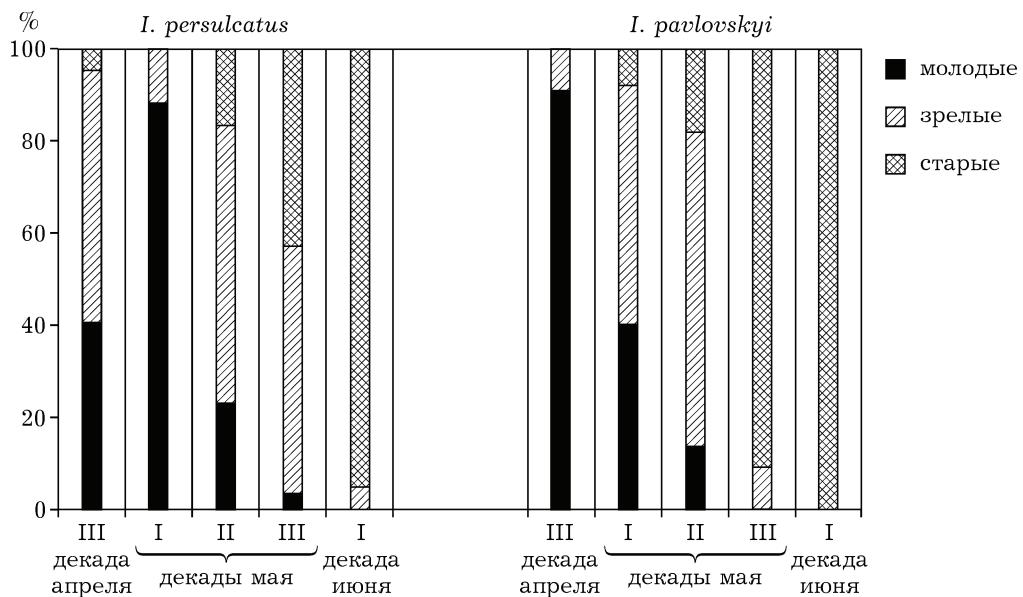


Рис. 2. Сезонные изменения физиологического возраста в популяциях клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в 2011–2012 гг.

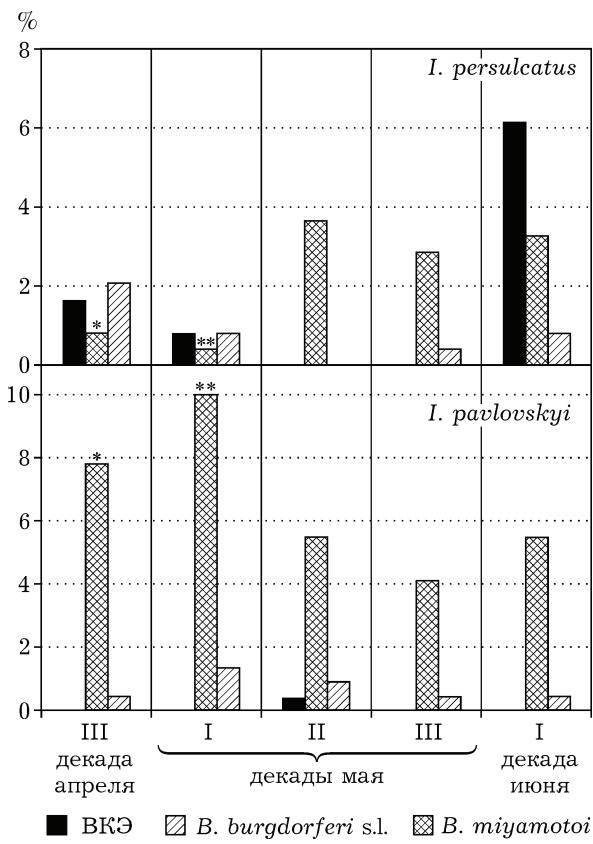


Рис. 3. Сезонные изменения встречаемости клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* с нуклеиновыми кислотами ВКЭ и боррелий

tus. Однако в III декаду апреля в сборах явно преобладают молодые особи. Уже к I декаде мая в уловах зарегистрированы истощенные клещи, а соотношение молодых и зрелых составляет 1 : 1. К концу мая – началу июня прослеживается неуклонное старение популяции, нарастание обилия клещей *I. pavlovskyi* за счет старых истощенных особей.

На рис. 3 представлены результаты исследования зараженности клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* вирусом клещевого энцефалита и боррелиями. РНК вируса клещевого энцефалита зарегистрирована у клещей *I. persulcatus* в $10,09 \pm 1,9\%$, у *I. pavlovskyi* – в $0,5 \pm 0,46\%$ случаев. Выявленные отличия значимо достоверны ($p > 0,01$). Значимая разница ($p > 0,01$) прослеживается и в зараженности обоих видов клещей представителями комплекса *B. burgdorferi* s.l. Доля образцов *I. pavlovskyi* с ДНК *B. burgdorferi* s.l. составила за весь период наблюдений $36,7 \pm 3,2\%$ и превысила таковую для *I. persulcatus* ($11,9 \pm$

$\pm 2,1\%$) в 3 раза. Встречаемость клещей, зараженных *B. miyamotoi*, составляет $4,2 \pm 1,3\%$ для *I. persulcatus* и $6,0 \pm 1,6\%$ для *I. pavlovskyi*, выявленные отличия статистически незначимы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что процесс послезимовочной активации клещей довольно длителен, а даты начала активности в одной и той же точке зависят от множества причин, включая погодные условия [Арумова, Рубина, 1974]. Для юга Западной Сибири отмечается относительно раннее начало активности *I. persulcatus*, которое приходится, на вторую-третью декады апреля [Коренберг, 1974]. Сезонная активность *I. persulcatus* достигает максимальной отметки между III декадой мая и июня и имеет один выраженный пик. К началу III декады июня обилие нападающих имаго *I. persulcatus* резко снижается. В целом результаты, полученные в ходе нашего исследования для *I. persulcatus*, ожидаемы и не противоречат опубликованным ранее. Ход активности имаго *I. pavlovskyi* имеет характерные особенности. Во-первых, активация *I. pavlovskyi* происходит с небольшим смещением на более поздние сроки относительно таковой для *I. persulcatus*, во-вторых, показатели относительного обилия после максимальной активации меняются несущественно. Возможно, таким образом происходит снижение паразитарной нагрузки на прокормителей имаго, так как несмотря на большую приверженность имаго *I. persulcatus* к средним и крупным млекопитающим, возможности крупных птиц в выкармливании клещей этого вида велики [Наумов, 1961]. Не исключено также, что таким образом происходит разделение во времени биологически схожих имаго *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, готовых к копуляции [Филиппова, 2001]. Показана зависимость между высоким относительным обилием активных клещей и увеличением доли осемененных самок в популяции *I. persulcatus* и *I. ricinus* [Бабенко и др., 1979].

На фоне изменения показателей относительного обилия выявлено увеличение физиологического возраста клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*. Результаты, полученные нами

для *I. persulcatus*, ранее показаны для популяций из Западного Саяна [Расницын, Репкина, 1980]. Авторы объясняют появление пика кривой обилия клещей *I. persulcatus* преобладанием в популяции молодых неистощенных особей и выравниванием процессов отмирания и активации. К нарастанию численности приводит и преобладание в популяции активных взрослых голодных имаго над истощенными и отмирающими. Дальнейшее постепенное нарастание скорости отмирания старых истощенных клещей и спад процессов активации снижают показатели обилия. В то же время, данные для *I. persulcatus*, полученные нами и другими исследователями, отличаются от сведений, характеризующих процессы, протекающие в популяции клещей *I. pavlovskyi*. При анализе сезонной динамики относительного обилия имаго *I. pavlovskyi* можно предположить, что оба вида по-разному реагируют на температурно-влажностный режим весенне-летнего периода года. По всей видимости, интенсивность активации *I. pavlovskyi* в сравнении с *I. persulcatus* приходится на более засушливый и теплый период конец мая – июнь. Интересно, что по данным Е. И. Болотина с соавт. [1977] в Западном Сихотэ-Алине клещи *I. pavlovskyi*, в отличие от *I. persulcatus*, отдают предпочтение территориям, отличающимся большей суммой температур, а количество осадков для численности этого вида клещей не играет решающей роли. Установленный нами факт наибольшей активации и обилия имаго *I. pavlovskyi* в конце мая – июне демонстрирует, что пик активности формируется при наличии особей всех активных возрастных групп, до начала гибели старых, истощенных. Одним из факторов, влияющих на сезонный ход активности имагинальной фазы развития, может служить также состояние кормовых ресурсов в апреле – мае. Несмотря на высокое биологическое сходство *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, имаго последнего приурочены главным образом к птицам. По данным многолетних исследований, в период второй половины мая и первой половины лета в лесопарке Академгородка суммарное обилие птиц увеличивается почти в 2 раза [Цыбулин, 1985]. Увеличение доли

активных физиологически старых *I. pavlovskyi* в уловах III декады мая и I декады июня, возможно, является результатом низкой агрессивности и, как следствие, медленного расходования питательных веществ. Экспериментально показано, что чем реже клещ находится на растительности в ожидании добычи, тем медленнее протекают обменные процессы и дольше срок активной жизни [Арумова, Рубина, 1974]. Срок жизни увеличивается в результате наиболее экономного расходования запасов питательных веществ.

Анализ данных сезонной встречаемости клещей, в образцах которых зафиксированы нуклеиновые кислоты ВКЭ и боррелий, также выявил различия. В районе наших исследований пик встречаемости *I. persulcatus*, гипотетически способных передать патоген, приходится на I декаду июня. При этом почти в равной степени это может оказаться вирус клещевого энцефалита и представитель группы *B. burgdorferi* s.l. Относительно высокие показатели встречаемости имаго *I. persulcatus* с РНК ВКЭ в I декаде июня 2012 г., возможно, не только результат трансфазовой передачи и способности сохранения вируса до конца жизни клещей. Показана возможность сперматофорной передачи ВКЭ от самцов самкам при копуляции [Чунихин и др., 1983]. В природе осемененные самки составляют до 50 % и более, при этом максимально высокие показатели встречаемости осемененных самок отмечены в период спада обилия активных клещей [Бабенко и др., 1979]. Участие *I. pavlovskyi* в поддержании циркуляции ВКЭ неоднократно продемонстрировано [Chausov et al., 2010; Mikryukova et al., 2014]. В случае с *I. pavlovskyi* обращают на себя внимание низкие показатели встречаемости образцов с РНК ВКЭ. Образцы *I. pavlovskyi* с вирусной РНК зарегистрированы во второй декаде мая в период подъема относительного обилия и преобладания в популяции молодых и зрелых особей. В работе Н. П. Мишаевой и В. И. Вотякова [1978] приводятся сведения о том, что дольше клещи *I. ricinus* остаются голодными, тем ниже содержание вируса. Количество вируса начинает снижаться после пика даже в ста-

бильно благоприятных условиях. Чем выше температура окружающей среды, тем интенсивнее процессы снижения вирусной инфицированности [Мишаева, 1985]. На сегодняшний день данный вопрос требует тщательной дальнейшей проработки.

Выявленные достоверные отличия во встречаемости клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* с ДНК боррелий свидетельствуют о большей роли последних в поддержании их циркуляции. Низкая частота встречаемости клещей *I. persulcatus* с боррелиями в конце апреля и начале мая ранее описана [Балашов и др., 1997] и в настоящее время данными, объясняющими это явление, мы не располагаем. В то же время нами отмечены относительно высокие показатели встречаемости *I. pavlovskyi*, в образцах которых детектирована ДНК боррелий. Вероятно, подобная ситуация в популяции складывается за счет подавляющего преобладания молодых и зрелых клещей, у которых, в отличие от *I. persulcatus*, запасов питательных веществ в организме достаточно для процветания спирохет группы *B. burgdorferi* s.l.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процессы, протекающие в популяциях близкородственных клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, имеют характерные особенности и, вероятно, могут усиливать эпидемическую опасность территорий, одновременно занимаемых обоими видами. Смещение во времени пика активности *I. pavlovskyi* относительно такового для *I. persulcatus* в условиях одного сезона может приводить к пролению эпидемической активности природных очагов. К усилинию напряженности, вероятнее всего, будет приводить и разница в физиологическом возрасте одномоментно активирующихся клещей разных видов. Различия в возрастном составе в популяциях *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* делают возможной и более высокую устойчивость таких территорий к обработке акарицидными препаратами. Кроме того, уже на этом этапе исследований мы можем считать, что одновременное присутствие *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* способствует увеличению риска

передачи возбудителей ВКЭ и клещевых боррелиозов.

Работа поддержана проектом РНФ № 15-14-20020 и частично выполнена по программам ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (№ 01201351187 и № VI.51.1.5).

ЛИТЕРАТУРА

- Арумова Е. А., Рубина М. А. Первое проявление активности клещей *Ixodes persulcatus* и продолжительность их жизни в Западных Саянах // Мед. паразитол. 1974. № 2. С. 179–186.
- Бабенко Л. В., Буш М. А., Арумова Е. А., Скадиньш Е. А. Сезонные изменения уровня оплодотворенности самок *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. до попадания их на хозяев и значение этого явления в жизни популяций клещей // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1979. № 5. С. 71–79.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodidea) – переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. 319 с.
- Балашов Ю. С. Определение физиологического возраста и возрастной состав голодных самок *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в Ленинградской области // Мед. паразитол. 1962. № 1. С. 47–55.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Х. Локализация боррелий в организме клеща *Ixodes persulcatus* на разных стадиях развития // Паразитология. 1997. Т. 31, № 2. С. 97–103.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А. Оценка биологического возраста самок таежного клеща (*Ixodes persulcatus*: IXODIDAE) по изменениям запасов жира в организме // Там же. 2010. Т. 44, № 4. С. 289–296.
- Болотин Е. И., Колонин Г. В., Киселёв А. Н., Матюшина О. А. Распространение и экология *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) в Сихотэ-Алине // Там же. 1977. Т. 11, № 3. С. 225–229.
- Боргояков В. Ю., Фоменко Н. В., Панов В. В., Чикова Е. Д. Исследования инфицированности таежных клещей боррелиями на территории Новосибирского научного центра СО РАН // Там же. 2010. Т. 44, № 6. С. 543–556.
- Григорьева Л. А. Формалиновая фиксация материала для определения возраста *Ixodes persulcatus* (Ixodinae) по состоянию жировых запасов // Там же. 2011а. Т. 45, № 1. С. 64–66.
- Григорьева Л. А. Морфофизиологические изменения в организме питающихся клещей, Ixodinae // LAP LAMBERT Academic Publishing. 2011б. 239 с.
- Григорьева Л. А., Ливанова Н. Н. Возрастные изменения в популяции *Ixodes pavlovskyi* (Ixodinae) в Новосибирске и его окрестностях // Паразитология. 2012. Т. 46, № 4. С. 249–252.

- Коренберг Э. И. Некоторые проблемы популяционной экологии иксодовых клещей // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 2. С. 165–178.
- Ливанова Н. Н., Ливанов С. Г., Панов В. В. Особенности распределения клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi* на границе лесной и лесостепной зон Приобья // Паразитология. 2011. Т. 45, № 3. С. 94–103.
- Ливанова Н. Н., Тикунова Н. В., Ливанов С. Г., Фоменко Н. В. Определение видовой принадлежности клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi occidentalis* (Ixodidae) на основании результатов анализа фрагмента гена COI (цитохромоксидазы I) // Там же. 2012. Т. 46, № 5. С. 340–349.
- Лыков В. А. Послезимовочная активация, обилие и физиологический возраст активирующихся клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Пермской области // Ученые зап. Пермск. ун-та, 1966. 130 с.
- Мишаева Н. П., Вотяков В. И. Влияние физиологического состояния клещей на интенсивность размножения в них вируса клещевого энцефалита // Вопр. вирусологии. 1978. № 2. С. 232–238.
- Мишаева Н. М. Принципы подавления воспроизведения вируса клещевого энцефалита и распространения под действием иммунитета против клещей и вирусных антигенов у позвоночных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИПиВЭ, 1985.
- Наумов Р. Л. Изучение роли птиц в прокормлении клещей в очаге клещевого энцефалита в Красноярском крае // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1961. № 4. С. 417–424.
- Разумова И. В., Алексеев А.Н. Влияние физиологического возраста клещей *Dermacentor marginatus* (Ixodidae) на их заражение и проникновение вируса клещевого энцефалита в слюну // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 147–155.
- Разумова И. В. Клеточное строение кишечного эпителия как показатель физиологического возраста иксодовых клещей (Ixodidae) // Там же. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 369–375.
- Расницын С. П., Репкина Л. В. Изменение физиологического возраста и обилия клещей *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) в сезоне активности // Там же. 1980. Т. 14, № 6. С. 493–498.
- Репкина Л.В. Неравномерность старения кишечного эпителия голодных клещей *Ixodes persulcatus* // Там же. 1976. Т. 10, вып. 6. С. 526–530.
- Успенский И. В., Репкина Л. В. Физиологический возраст и чувствительность к ДДТ клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. природной популяции // Там же. 1974. Т. 8, вып. 1. С. 3–11.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. Fauna СССР. Паукообразные. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 396 с.
- Филиппова Н. А. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 361–375.
- Хижинский П. Г. Расходование запасных питательных веществ голодными самками *Ixodes persulcatus* P. Sch. в течение жизни // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1968. Т. 37, вып. 3. С. 291–297.
- Цыбулин С. М. Птицы диффузного города. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985.
- Чунихин С. П., Стефуткина Л. Ф., Королев М. Б., Решетников И. А., Хозинская Г. А. Половая передача вируса клещевого энцефалита у иксодовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 17. С. 11–16.
- Chausov E. V., Ternovoi V. A., Protopopova E. V., Kononova J. V., Konovalova S. N., Pershikova N. L., Romanenko V. N., Ivanova N. V., Bolshakova N. P., Moskvitina N. S., Loktev V. B. Variability of the tick-borne encephalitis virus genome in the 5' noncoding region derived from ticks *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskyi* in Western Siberia // Vector Borne Zoonotic Dis. 2010. Vol. 10, N 4. P. 365–375.
- Darrow D. I., Whetstone T. M. Age and susceptibility of nymphal lone star ticks to selected ixodidides // J. Econ. Entomol. 1972. Vol. 65, N 1. P. 156–158.
- Jongejan F., Uilenberg G. The global importance of ticks // Parasitology. 2004. Vol. 129. P. 3–14.
- Korenberg E. I. Problems in the study and prophylaxis of mixed infections transmitted by ixodid ticks // Int. Journ. Med. Microbiol. 2004. Suppl. 37. P. 80–85.
- Korenberg E. I., Nefedova V. V., Romanenko V. N., Gorelova N. B. The tick *Ixodes pavlovskyi* as a host of spirochetes pathogenic for humans and its possible role in the epizootiology and epidemiology of Borrelioses // Vector Borne Zoonotic Dis. 2010. Vol. 10. P. 453–458.
- Mikryukova T. P., Moskvitina N. S., Kononova Y. V., Korobitsyn I. G., Kartashov M. Y., Tyutenkova O. Y., Protopopova E. V., Romanenko V. N., Chausov E. V., Gashkov S. I., Konovalova S. N., Moskvitin S. S., Tupota N. L., Sementsova A. O., Ternovoi V. A., Loktev V. B. Surveillance of tick-borne encephalitis virus in wild birds and ticks in Tomsk city and its suburbs (Western Siberia) // Ticks Tick Borne Dis. 2014. Vol. 5, N 2. P. 145–151.
- Nuttall P. A., Labuda M. Tick-borne encephalitis subgroup // Ecological dynamics of tick-borne zoonoses / eds. D. Sonenshine, T. Mather. New York; Oxford: Oxford University Press, 1994. P. 351–391.
- Rupes V., Chmela J., Ledvinka J., Novak K., Témín K., Hozák A., Sládková D. The age of *Ixodes ricinus* ticks as a factor of their susceptibility to pp-DDT, imidan and carbaryl // Folia Parasitol. (Praha). 1972. Vol. 19, N 3. P. 217–226.

Uspensky I. Physiological age of ixodid ticks: Aspects of its determination and application // J. Med. Entomol. 1995. Vol. 32, N 6. P. 651–764.

Uspensky I., Ioffe-Uspensky I. Potential risk of pathogen transmission by acaricide-poisoned ticks // Int. Journ. Med. Microbiol. 2006. Vol. 296, Suppl. 40. P. 217–224.

Seasonal Changes in Populations of *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovsky* on the Border Between the Forest and Forest-Steppe Zones of the Ob Region

N. N. LIVANOVA^{1,4}, S. G. LIVANOV¹, L. A. GRIGORYEVA², V. V. BORGOYAKOV^{3,4}, N. V. TIKUNOVA⁴

¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: nata-livanova@yandex.ru

² Zoological Institute, RAS
199034, St. Petersburg, Universitetskaya Emb., 1

³ InterLabService Ltd.
115035, Moscow, Sadovnicheskaya str., 20/13, b. 2

⁴ Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, SB RAS
630090, Novosibirsk, Lavrent'eva ave., 8

Seasonality of epidemic and epizootic processes of tick-borne encephalitis (TBE) and borreliosis among the populations of *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskyi* was studied. The study was carried out in 2011–2012 on the flatland part of Toguchin and in the vicinities of Akademgorodok in Novosibirsk, on the border between the forest and forest-steppe zones of the Ob region. The results obtained for *I. persulcatus* did not contradict the previously published studies. The starting point and peak of mass activity of *I. pavlovskyi* ticks were registered later (the III decade of May) than that of *I. persulcatus* ticks. Seasonal variations in the physiological age of *I. pavlovskyi* ticks were similar to that of *I. persulcatus* ticks. The only exception to this was detected in the III decade of April when young specimens prevailed in the population of *I. pavlovskyi* ticks in contrast to the *I. persulcatus* population. The large influence of *I. persulcatus* on the circulation of TBE was shown, as well as the influence of *I. pavlovskyi* on the spreading of *Borrelia burgdorferi* s.l.

Key words: ixodid ticks, forest-steppe zones of the Ob region, relative abundance, physiological age, tick-borne encephalitis virus, *Borrelia burgdorferi*, *Borrelia miyamotoi*.