

УДК 576.895.421

**ОСОБЕННОСТИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ ФАУНЫ
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, IXODIDAE)
КАК ПЕРЕНОСЧИКОВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ
ПРИРОДНООЧАГОВЫХ БОЛЕЗНЕЙ**

© Н. А. Филиппова

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: ixodina@zin.ru
Поступила 17.11.2010

Анализируется диапазон некоторых характеристик биологического разнообразия иксодовых клещей в европейской и сопредельной с ней фауне. В их числе: таксономическое и морфологическое разнообразие, разнообразие жизненных циклов, паразито-хозяйинных отношений, видовых ареалов и биотопических связей. Оценивается значение разных сторон биологического разнообразия иксодовых клещей в качестве предпосылки взаимоотношений с возбудителями природноочаговых болезней.

Цель статьи — продемонстрировать значение фундаментальных аспектов данных по биологическому разнообразию иксодовых клещей как основы для изучения взаимоотношений переносчик—возбудитель в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней.

Понятие «биологическое разнообразие» употребляется в литературе в разных трактовках: от более углубленных биоценологической направленности, нацеленных на сохранение живой природы, до таксономического кадастра. Однако не представляется возможным под какую-либо из неоднозначных трактовок подвести представленные в данной статье материалы о биологическом разнообразии иксодовых клещей. Для анализа биоценологических аспектов разнообразия на современном уровне в семействе этих своеобразных паразитов — облигатных кровососов на всех активных фазах жизненного цикла, резервуаров и переносчиков многих групп патогенов, не имеется достаточных данных. Подлежащими охране компонентами биоценозов иксодовые клещи не являются. Чисто таксономический аспект, учитывая большое медицинское и ветеринарное значения иксодид, можно принять лишь, как отправной этап знаний о разнообразии сем. Ixodidae. Поэтому в данной статье понятие «биологическое разнообразие» по отношению к иксодовым клещам принято в самом прямом смысле сочетания этих двух слов.

Биологическое разнообразие иксодовых клещей рассматривается ниже с позиций систематики, опирающихся на морфологическую концепцию вида. Вид иксодовых клещей всегда наделен особенностями паразитизма как общими для этого семейства в целом и общими для своего подсемейства, так и специфическими. На фоне такого сочетания каждый вид наряду с таксономической и морфологической дискретностью сформировал свой комплекс жизненных проявлений — свою дискретную экологическую нишу (в смысле Хатчинсона (Hutchinson, 1965)). Составляющие экологическую нишу характеристики изменяются в зависимости от географического положения в ареале, конкретных трофических, биотопических и поведенческих связей, сохраняя при этом видоспецифичность. В результате в сем. Ixodidae при ограниченном видовом составе существует многогранное биологическое разнообразие, на котором базируется далеко не познанное разнообразие возможностей связей с возбудителями опасных природноочаговых болезней.

Биоразнообразие иксодовых клещей в целом, в том числе в европейской и сопредельной фауне сформировано и продолжает формироваться при участии совокупного проявления как исторически сложившихся и рецентных особенностей этого семейства клещей, так и многих биотических и абиотических факторов в их динамике в прошлом и настоящем. В статье будут рассмотрены только некоторые внешние проявления биологического разнообразия иксодовых клещей, оказывающие, однако, существенное влияние на сложность связей в системе вид клеща—вид патогена в паразитарных системах природных очагов, в которых переносчик служит экологической средой для развития и размножения патогена. В числе таких проявлений ниже рассмотрены разнообразие таксономического состава и морфологии всех активных фаз онтогенеза, разнообразие особенностей цикла развития, типов паразитизма, трофических связей, разнообразие видовых ареалов и биотопических связей, а также некоторые другие характеристики образа жизни.

Поясним, что условное понятие «сопредельная фауна» подразумевает виды, которые распространены примерно до 1—1.5 тыс. км на восток и юго-восток от границ Европы и имеют большое значение в переносе возбудителей опасных природноочаговых болезней. В основном это касается видов, в той или иной мере представленных на юго-востоке Европы и широко за ее пределами; всего 7 видов распространены вне географических границ Европы.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗНООБРАЗИЯ

Мировая фауна сем. Ixodidae насчитывает порядка 700 видов, группирующихся в 12—13 рецентных родов (Guglielmone et al., 2010). Видовой состав данного семейства в европейской и сопредельной с ней фауне ограничен и убывает в направлении с юга на север. В принятых нами условных территориальных границах насчитывается 58 видов, некоторые из них известны по единичным обнаружениям. У южных границ Европы насчитывается 47—48 видов (не считая относимых к случайно заносным), а близ

северных границ совокупного ареала сем. Ixodidae в Палеарктике — только 5 видов. В рассматриваемых географических границах европейской и сопредельной с ней фауны представлено всего 5 родов, если следовать принятому в новейшем каталоге видов иксодовых клещей мировой фауны (Guglielmone et al., 2010) объединению родов *Rhipicephalus* и *Boophilus* и рассматривать второй в качестве подрода первого. На основании наружной морфологии для каждого рода усилиями многих поколений систематиков разработан подродовой состав в объеме палеарктической фауны в целом (см.: Филиппова, 1977, 1997). На упомянутых выше таксономических уровнях состав рассматриваемой фауны иксодид конкретизирован в приведенном ниже списке.

Таксономический состав сем. Ixodidae Murray, 1877
в европейской и сопредельной фауне

Подсем. Ixodinae Murray, 1877

Род IXODES Latreille, 1795

Подрод IXODES, Latreille, 1795

- I. acuminatus* Neumann, 1901 (E, PC)¹
- I. apronophorus* Schulze, 1924 (EC, PEC)
- I. candavius* Cerny et Rosicky, 1960 (C)²
- I. eldaricus* Djaparidze, 1950 (EC, PEC)
- I. gibbosus* Nuttall, 1916 (EC)
- I. laguri* Olenov, 1929 (EC, PEC)
- I. redikorzevi* Olenov, 1927 (EC, PEC)
- I. ricinus* (Linnaeus, 1758) (EC, PEC)
- I. pavlovskyi* Pomerantzev, 1946 (C, PC)
- I. persulcatus* Schulze, 1930 (EC, PEC)

Подрод PHOLEOIXODES Schulze, 1942

- I. arboricola* Schulze et Schlottke, 1929 (EC, PEC)
- I. crenulatus* Koch, 1844 (EC, PEC)
- I. hexagonus* Leach, 1815 (E, PC)
- I. kaiseri* Arthur, 1957 (EC, PEC)
- I. lividus* Leach, 1915 (EC, PEC)
- I. rugicollis* Schulze, 1935 (E ?)²

¹ Вид представлен в рассматриваемой фауне в целом: E — европейской, EC — европейской и сопредельной, C — только сопредельной; по отношению к фауне России: PE — европейской, PEC — европейской и сопредельной, PC — только сопредельной.

² Единичная находка.

Подрод EXOPALPIGER Schulze, 1935

- I. ghilarovi* Filippova et Panova, 1988 (EC, PEC)
- I. trianguliceps* Birula, 1895 (EC, PEC)

Подрод SCAPHIXODES Schulze, 1941

- I. berlesei* Birula, 1895 (EC, PEC)
- I. caledonicus* Nuttall, 1910 (EC, PC)
- I. unicavatus* Neumann, 1908 (E, PC)

Подрод TRICHOTOIXODES Resnik, 1961

- I. brunneus* Koch, 1844 (E, PC)
- I. frontalis* (Panzer, 1898) (EC, PEC)

Подрод POMERANTZEVELLA Feider, 1965

- I. simplex* Neumann, 1906 (EC, PEC)

Подрод ESCHATOCEPHALUS Frauenfeld, 1853

- I. vespertilionis* Koch, 1844 (EC, PEC)

Подрод CERATIXODES Neumann, 1902

- I. uriae* White, 1852 (EC, PEC)

Род НАЕМАРХИСАЛИС Koch, 1844

Подрод ALLOCEREA Schulze, 1918

- Hm. inermis* Birula, 1895 (EC, PEC)

Подрод ALLOPHYSALIS Hoogstraal, 1959

- Hm. pospelovashtromae* Hoogstraal, 1966 (EC, PEC)

Подрод ABOIMISALIS Dias, 1963

- Hm. punctata* Canestrini et Fanzago, 1878 (EC, PEC)

Подрод HERPETOBIA Canestrini 1890

Hm. sulcata Canestrini et Fanzago, 1877 (EC, PEC)

Подрод ORNITHORHYSALIS Hoogstraal et Wassef, 1973

Hm. caucasica Olenev, 1928 (EC, PEC)

Hm. hispanica Gil Collado, 1938 (E, PC)

Подрод НАЕМАРHYSALIS Koch, 1844

Hm. concinna Koch, 1844 (EC, PEC)

Подрод SEGALIA Dias, 1968

Hm. parva (Neumann, 1897) (EC, PEC)

Подрод RHIPISTOMA Koch, 1844

Hm. erinacei Pavesi, 1844 (EC, PEC)

Род DERMACENTOR Koch, 1844

Подрод DERMACENTOR Koch, 1844

D. reticulatus (Fabricius, 1894) (EC, PEC)

Подрод SERDJUKOVIA Dias, 1963

D. marginatus (Sulzer, 1776) (EC, PEC)

D. niveus Neumann, 1897 (EC, PEC)

D. pomerantzevi Serdjukova, 1951 (E, PE)²

D. silvarum Olenev, 1931 (C, PC)

Род RHIPICERHALUS Koch, 1844

Подрод RHIPICERHALUS Koch, 1844

R. pumilio Schulze, 1935 (EC, PEC)

R. rossicus Yakimov et Kohl-Yakimova, 1911 (EC, PEC)

R. sanguineus (Latreille, 1806) (EC, PEC)

R. schulzei Olenev, 1929 (EC, PEC)

R. turanicus Pomerantzev, 1940 (EC, PEC)

Подрод DIGINEUS Pomerantzev, 1936

R. bursa Canestrini et Fanzago, 1877 (EC, PEC)

Подрод воорNILUS Curtice, 1821

R. annulatus (Say, 1821) (EC, PEC)

Род HUALOMMA Koch, 1844

Подрод HUALOMMA Koch, 1844

Hl. aegyptium (Linnaeus, 1758) (EC, PEC)

Подрод EUNUALOMMA Filippova, 1984

Hl. anatolicum Koch, 1844 (EC, PEC)

Hl. asiaticum Schulze et Schlottke, 1929 (EC, PC)

Hl. dromedarii Koch, 1844 (C, PC)

Hl. excavatum Koch, 1844 (EC, PC)

Hl. impeltatum Schulze et Schlottke, 1930 (C, PC)

Hl. marginatum Koch, 1844 (EC, PEC)

Hl. rufipes Koch, 1844 (EC, PEC)

Hl. schulzei Olenev, 1931 (C, PC)

Hl. scupense Schulze, 1919 (EC, PEC)

Hl. turanicum Pomerantzev, 1946 (C, PC)

Из-за требований к объему статьи приходится опустить рассмотрение разнообразия среди некоторых тонких наружных структур, а также внутренней морфологии и функций органов, влияющих на роль иксодовых клещей как резервуаров и переносчиков возбудителей. Основное внимание уделено наружной морфологии всех активных фаз, особенностям их преобразований по ходу онтогенеза и половому диморфизму половозрелой фазы.

Резкие различия в наружной морфологии полов — свойство всех иксодид. Строение вентрального наружного скелета и ротовых органов самцов в разных подсемействах зависит от того, свойственны ли им афагия или обязательное питание. В подсем. *Ixodina* самцы — афаги. У них вся вентральная поверхность идиосомы покрыта твердыми щитами; ротовые органы сильно редуцированы по сравнению с таковыми самки. В подсем. *Amblyomminaе* самцы — облигатные кровососы. В зависимости от родовой принадлежности им свойственны варианты частичной или полная редукция вентрального скелета и нормальное развитие ротовых органов при различии их формы на уровне родов.

У многих видов рассматриваемой фауны в процессе линьки на половозрелую фазу происходит резкое изменение строения основания гнатосомы,

пальп, кокс и некоторых других органов. Морфологические преобразования такого типа служат надежной основой для дифференциации подродов внутри родов (Филиппова, 1977, 1997). Подродам иксодовых клещей свойственна морфологическая дискретность на любой активной фазе онтогенеза. Внутри подрода обычно наблюдается несколько интеркалярных надвидовых групп из близкородственных видов (получивших название по одному из входящих в нее видов). Виды внутри каждой группы морфологически более сходны между собой, чем с видами другой группы того же подрода, что определяется степенью родства. Морфологические различия интеркалярных групп друг от друга отчетливее выражены обычно на половозрелой фазе, а дискретность групп может проявляться не на всех фазах.

В противоположность этому среди иксодид широко представлены виды, у которых сохраняется общая для всех активных фаз морфологическая тенденция по женской линии. В их числе имеются виды, у которых по ходу онтогенеза на одной из фаз нарушаются видоспецифические пропорции (форма) некоторых органов. Подобные факты получили название «морфологические инверсии в онтогенезе». Они выявлены у некоторых близкородственных видов и осложняют их детерминацию по фазам, подвергающимся таким нарушениям. Например, у *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* (группа *persulcatus*) пропорции скутума сходны у личинки и очень изменяются у самки в сторону удлинения у второго вида, тогда как у нимфы они удлинены у первого вида. Того же порядка инверсии пропорций аурикул у этой пары близких видов. У 4 близких видов группы *sanguineus* — *R. sanguineus*, *R. turanicus*, *R. rossicus* и *R. pumilio* инверсии наблюдаются у некоторых структур хетомов идиосомы и пальп. У видов группы *anatolicum* — *Hl. anatolicum* и *Hl. excavatum* установлен следующий вариант инверсий. Первый вид характеризуется относительно крупными размерами многих твердых структур на личиночной и нимфальной фазах и мелкими размерами тех же структур обоих полов; второй вид, наоборот, характеризуется мелкими размерами тех же структур неполовозрелых фаз и крупными — у обоих полов. Среди отряда Acari морфологические инверсии в онтогенезе свойственны только сем. Ixodidae и обусловлены дисбалансом в онтогенезе вследствие гипертрофического питания и гиперморфизма (Филиппова, 2006; Filippova, 2007). Морфологические инверсии создают интегральный для всех фаз онтогенеза одновременно видоспецифический признак, что особенно существенно для подтверждения самостоятельности близких видов внутри интеркалярных групп. Феномен морфологических инверсий выявлен: в пределах рода *Ixodes* у ряда близкородственных видов внутри подродов *Ixodes*, *Pholeoixodes*, *Scaphixodes*, в пределах рода *Haemaphysalis* у некоторых близких видов подродов *Haemaphysalis*, *Ornithophysalis*, в пределах рода *Rhipicephalus* у ряда близких видов подрода *Rhipicephalus*, в пределах рода *Hyalomma* у некоторых близких видов подрода *Euhyalomma*.

Для некоторых видов с обширными ареалами установлены внутривидовые таксоны уровней подвида и (более низкого) морфотипа. Эти таксономические уровни обоснованы степенью морфологических различий на протяжении всей активной части онтогенеза в зависимости главным образом как от особенности ареала, так и от географического положения вида в ареале (Филиппова, 2004, 2007). Например, виды *I. pavlovskyi*, *I. laguri*, *Hm. erinacei*, *Hl. asiaticum* и некоторые другие подразделяются на геогра-

фические подвиды, отличающиеся и структурными, и морфометрическими признаками. Виды *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. crenulatus*, *D. marginatus* и некоторые другие с обширными ареалами подразделяются на географические морфотипы, отличающиеся преимущественно на основании морфометрических признаков. Степень внутривидовой таксономической дифференциации согласуется с историческими причинами: особенностями процессов микроэволюции в зависимости от генезиса ареалов или биотопических и паразито-хозяйных связей.

Проанализируем рассмотренные примеры таксономического и морфологического разнообразия в приложении к вопросам роли иксодид как переносчиков возбудителей природноочаговых болезней. Нельзя забывать о том, что организм особей каждого вида клеща — дискретная экологическая среда для возбудителя. В связи с этим на первом месте стоит точное определение вида-переносчика, основанное на знании всех проявлений изменчивости. Интеркалярные надвидовые группы, состоящие из близкородственных видов, вносят свою лепту в представление о характере разнообразия установленных и потенциальных связей с возбудителями в природных очагах инфекций. Близкородственные виды внутри групп выступают в качестве родственной среды для вида (геновида, штамма) или близкородственных видов возбудителя. Анализ обширной литературы свидетельствует, что основными переносчиками возбудителей клещевых энцефалитов—вирусов рода *Flavivirus* и возбудителей иксодового клещевого боррелиоза (болезни Лайма)—спирохет рода *Borrelia* в европейской, сопредельной и палеарктической фауне в целом служат виды *I. persulcatus*, *I. ricinus*, *I. pavlovskiy*, входящие в интеркалярную группу *persulcatus*³ внутри подрода *Ixodes*. Такая ситуация сложилась в результате коэволюции видов группы *persulcatus* и близких штаммов и геновидов соответствующих названным группам патогенов (Филиппова, 1990, 2008). Она привела к еще одному варианту разнообразия связей переносчик—патоген, а именно к возможности для особей каждого из этих видов клещей служить резервуаром и переносчиком микстинфекции. Пример с другими партнерами коэволюции в системе переносчик—возбудитель: основными переносчиками 3 близких видов рода *Rickettsia* — возбудителей 3 клинических форм пятнистой лихорадки, широко распространенных на юге Европы и сопредельных территориях (в России — астраханская лихорадка), служат виды *R. sanguineus* и *R. pumilio* (Тарасевич, 2002). Эти виды относятся к интеркалярной группе *sanguineus* в пределах подрода *Rhipicephalus* (Филиппова, 2008). Можно отметить связи возбудителя лихорадки Крым—Конго (вирус из рода *Nairovirus*) с *Hl. marginatum* (основной переносчик) и близкими ему видами из того же подрода *Euhyalomma* в объеме нозоареала, охватывающего юг Европы (в том числе юг России) и сопредельные южные и юго-восточные территории.

³ Степень родства этих видов установлена на сравнительно-морфологической основе (Филиппова, 1973) и подтверждена молекулярными методами (Fukunada et al., 2000).

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ, ТИПОВ ПАРАЗИТИЗМА И ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

Иксодовые клещи — временные эктопаразиты с длительным питанием (Балашов, 2009). В зависимости от видовой принадлежности, климатических условий в ареале, сезонных особенностей питания и ряда других показателей каждая фаза питается на хозяине обычно в течение нескольких суток: от 2 до 7 личинка и нимфа, от 3 до 12 — половозрелая. Продолжительность непаразитического периода жизни каждой фазы определяет ее абсолютный возраст. В конкретных условиях обитания вида на протяжении ареала абсолютный возраст каждой фазы зависит еще и от того, развивается ли она без диапаузы или с диапаузой. Совершенно очевидно, что непаразитический период каждой фазы и цикла развития особи в целом значительно продолжительнее паразитического периода.

Разнообразие паразито-хозяйных отношений складывается из сочетания вариантов таких проявлений образа жизни иксодид, как жизненный цикл, тип паразитизма и вытекающий из него диапазон трофических связей.

Жизненные циклы в плане паразито-хозяйных отношений могут быть треххозяйными, двуххозяйными и однохозяйными. Большинству видов европейской и сопредельной фауны свойствен треххозяйный цикл развития. Он характеризуется тем, что каждая активная фаза — личинка, нимфа, половозрелый клещ (в подсем. *Ixodinae* самец, как правило, не питается; в подсем. *Amblyommina* питаются оба пола) после насыщения отпадает с хозяина, а следующая фаза присасывается к новой особи хозяина. Доразвитие каждой фазы после питания, процессы линьки на старшую фазу, ее доразвитие, откладывание яиц самкой и вылупление личинок происходят вне хозяина. У некоторых видов, паразитирующих на подвижных животных (*R. bursa*, *Hl. anatolicum*, *Hl. marginatum*, *Hl. dromedarii* частично и *Hl. scupense* частично), выработался двуххозяйный цикл развития. Такой цикл характеризуется безотрывным питанием личинки и нимфы на одной особи хозяина. Отдельные виды (*R. annulatus*, *H. scupense* частично, *H. dromedarii* частично) перешли к однохозяйному циклу развития. В этом случае на одной особи хозяина, не покидая ее, питаются все фазы, начиная с личинки, а отпадают напавшие самки и самцы.

Имеющиеся отклонения при треххозяйном цикле дополняют варианты разнообразия (личинка *Hm. inermis* питается в течение всего нескольких часов; самцы некоторых видов родов *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, *Hyalomma* в холодный период могут задерживаться на хозяине в присосавшемся состоянии в течение нескольких месяцев).

В определение особенностей паразитизма иксодовых клещей вписываются 2 основные схемы, учитывающие место встречи голодной особи клеща с хозяином и место ее отпадения после насыщения, за которыми закреплены названия: пастбищный и гнездово-норный типы паразитизма. Каждый из них включает несколько модификаций, которые определяются взаимосвязанными характеристиками: конкретизацией места осуществления контакта с хозяином каждой фазой клеща и места прохождения ее развития в непаразитический период после насыщения и отпадения с хозяина. В пределах интересующей нас фауны примерно 80 % видов характеризу-

ются пастбищным типом паразитизма, в их числе наиболее опасные переносчики возбудителей природно-очаговых болезней человека. На долю гнездово-норных паразитов приходится около 20 % видов, многие из которых поддерживают циркуляцию патогенов среди диких животных в природных очагах. Для каждого типа паразитизма наблюдается большое разнообразие вариантов паразито-хозяйственных отношений.

Пастбищный тип паразитизма охватывает виды всех родов. При наиболее распространенном исходном пастбищном типе паразитизма контакт клеща с хозяином осуществляется путем подстерегания хозяина в активный период его жизнедеятельности в свойственной ему среде обитания — на пастбище в широком смысле слова. В качестве потенциальных хозяев могут выступать животные как не имеющие постоянного убежища, так и имеющие таковое. Подстерегание сопровождается отрывом клеща от грунта и напользанием на растения (травы, кустарник), прошлогодний сушняк, валежник или иной субстрат. Видовая принадлежность и фаза клеща, с одной стороны, и особенности микроклимата в биотопе — с другой, определяют вертикальный ярус локализации клеща. А последний обуславливает возможность встречи с хозяином в силу его размерного диапазона и поведенческой специфики в активный период жизнедеятельности. В пределах территории обитания данной особи хозяина происходит отпадение сытых клещей, которые находят микроукрытия, где осуществляется развитие и линька на следующую фазу или откладывание яиц. Одним из вариантов рассмотренного типа паразитизма следует считать примитивный пастбищный паразитизм (Филиппова, 1977, 2010). Этот вариант охватывает виды примитивного древнего подрода *Exopalpiger* (род *Ixodes*, в европейской фауне: *I. trianguliceps* и *I. ghilarovi*) и характеризуется таксономическими, паразито-хозяйственными, биотопическими и зоогеографическими связями, носящими архаические черты.

В аридных условиях наблюдается еще несколько модификаций (Бердыев, 1980). При пастбищно-норном типе паразитизма (*Hl. asiaticum*, *Hl. dromedarii*) контакт половозрелой фазы клеща обычно с «бездомным» хозяином осуществляется вне убежища, а контакт неполовозрелых фаз — в норе их хозяев — грызунов. Характерно, что упомянутые виды на половозрелой фазе не пассивно подстерегают хозяина на каком либо субстрате, а в поисках хозяина активно передвигаются по грунту, беспорядочно или направленно его преследуют. Пастбищно-стойловый тип паразитизма наблюдается у видов, паразитирующих и на крупных диких, и на сельскохозяйственных животных: контакт с хозяином осуществляется как в природных условиях вне укрытий, так и в естественных или искусственных убежищах.

У видов с пастбищным типом паразитизма продолжительность треххозяйного цикла развития обычно занимает 3—4, реже 1—2 года. При неблагоприятных условиях, повлекших повторные диапаузы, цикл развития *I. ricinus* и *I. persulcatus* затягивается до 5 и 6 лет (Жмаева, 1969; Коротков, 2010).

Трофические связи видов с пастбищным типом паразитизма обширны по охвату как таксономических, так и экологических групп позвоночных животных. В качестве хозяев используются многие виды позвоночных животных, обитающие в пределах биотопов, свойственных данному виду клеща. При этом таксономический круг хозяев обычно различен у разных

фаз жизненного цикла клеща и зависит от ряда причин. В их число входят морфологические составляющие с обеих сторон, например соответствие структуры кожных покровов позвоночным возможностям нарушать их целостность строением ротового аппарата данного вида клеща. Также должны совпадать поведенческие показатели: вертикальный ярус активной жизнедеятельности потенциального хозяина и возможности вертикальных миграций и локализации данной фазы данного вида клеща на субстрате. Обе эти причины обуславливают различия в таксономическом или экологическом круге хозяев разных фаз жизненного цикла при сохранении такового у каждой фазы клеща. Личиночная фаза *I. ricinus* и *I. persulcatus* в ожидании хозяина занимает вертикальный ярус в диапазоне 0—20 см и питается на мелких животных. Ими могут быть мелкие млекопитающие, птицы из экологической группы, собирающей корм в этом ярусе, мелкие ящерицы. Более крупная с более прочными покровами и более подвижная нимфальная фаза способна подниматься по растительности и разным субстратам несколько выше, что позволяет ей вступать в контакт не только с мелкими, но и с животными среднего размера. Половозрелая фаза поднимается по растительности до 50 см, а в незначительном количестве обнаруживалась при сборе на флаг с кустов до 80—100 см. В аналогичном вертикальном диапазоне половозрелая фаза видов *D. niveus* и *R. pumilio* обнаруживалась нами на травах, кустарнике, валежнике в пойменных биотопах сопредельных аридных территорий. Большое разнообразие в приведенную схему вертикальной локализации вносят климатические условия в разных географических точках ареала, особенности биотопа, погодные условия, ритмы суточных миграций клещей. Половозрелая фаза названных и других видов с пастбищным типом паразитизма обычно присасывается к средним и крупным подвижным животным.

Круг хозяев *I. persulcatus*, самого опасного переносчика возбудителей клещевого энцефалита и иксодового клещевого боррелиоза (болезни Лайма), насчитывает в европейской и сопредельной фауне для неполовозрелых фаз свыше 100 видов птиц и для всех фаз свыше 50 видов млекопитающих (Таежный клещ, 1985). Обширный круг хозяев свойствен многим видам-переносчикам с пастбищным типом паразитизма (*I. ricinus*, *Hm. concinna*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*, *D. silvarum*, *D. niveus*, *R. rossicus*, *R. pumilio*). У широко распространенного в Европе представителя примитивного пастбищного паразитизма *I. trianguliceps* диапазон хозяев менее широкий в связи с ограниченным вертикальным ярусом жизнедеятельности особей. Личиночная и нимфальная фазы локализуются в толще почвенной подстилки на ее поверхности или в самом нижнем вертикальном ярусе других субстратов. В таких ярусах личинки и нимфы контактируют с мелкими млекопитающими — различными видами землероек и полевок, которые в процессе жизнедеятельности передвигаются шагом и собирают клещей волосяным покровом с данных субстратов. Самки способны в ожидании хозяев осваивать вертикальный ярус примерно до 10 см. Это создает возможность для клеща быть подцепленными волосяным покровом также и мышей, передвигающихся в том числе прыжками, реже волосяным покровом других мелких млекопитающих. Естественно, что при пастбищном паразитизме у видов с обширными ареалами наблюдается географический аспект смены хозяев.

Гнездово-норный тип паразитизма в пределах рассматриваемой фауны чаще свойствен видам рода *Ixodes*, реже встречается в родах *Haemaphysalis* и *Rhipicephalus*. Разнообразие паразито-хозяйинных связей видов с гнездово-норным типом паразитизма обусловлено иными причинами, прежде всего, таксономической и экологической спецификой хозяина и связанными с ней особенностями конструкции и микроклимата норы или гнезда. В силу этого таксономический или экологический круг хозяев ограничен вплоть до единственного вида. В течение всегда треххозяйинного цикла развития клеща, как правило, не происходит смены вида хозяина. Реже смена вида хозяина вызвана трофическими или топическими его связями (например, когда хищник занимает нору съеденного сурка, суслика, менее крупного хищника или любого другого обитателя норы).

Каждому конкретному виду клеща с гнездово-норным типом паразитизма свойствен свой вариант (варианты) сезонной синхронизации жизненных циклов паразита и хозяина: каждая фаза клеща имеет преимущественные трофические связи с определенной возрастной группой хозяина. Рассмотрим несколько примеров паразито-хозяйинных отношений при гнездово-норном паразитизме видов с обширными ареалами.

Типичный норный паразит млекопитающих *I. (Pholeoixodes) crenulatus* в азиатской части ареала в качестве основных хозяев использует все виды сурков рода *Marmota* (с преобладанием серого сурка) и таких представителей хищных млекопитающих как барсук, степной хорек, лисица обыкновенная, корсак. Состав основных хозяев из разных отрядов — грызунов и хищных млекопитающих — находит объяснение в тесном переплетении топических и трофических связей сурков и хищников. Все они имеют норы среднего диаметра, сложной конструкции, с удаленной от входа гнездовой камерой, в которой обеспечивается стабильность микроклимата, где и локализуются клещи. Названные виды хищных часто используют норы своих жертв — сурков и мелких хищных, способствуя обмену особями клещей не только между отдельными норами, но и удаленными поселениями хозяев. Разнообразие, генерируемому таксономической неоднородностью хозяев, сопутствуют различия в сезонной активности клеща. Сурки — зимоспящие животные. У хищных млекопитающих сезонная активность продолжительнее, чем у сурков, или даже круглогодичная. При паразитировании на сурках установлена согласованность сезонного ритма развития *I. crenulatus* и хозяина: каждая фаза жизненного цикла клеща паразитирует преимущественно на определенной возрастной группе хозяина. В оптимальных условиях паразитирования на сером сурке цикл развития занимает 3 года. Сезон паразитирования *I. crenulatus* на хищных млекопитающих более длительный, а столь строгой синхронизации в циклах активности паразита и хозяина не наблюдается.

I. crenulatus являет собой пример норного паразита, у которого смена таксономических групп хозяев находится в динамике. Это особенно ярко выражено в направлении с востока ареала на запад и определяется не только географическим аспектом таксономической замены хозяев, но в значительной мере и влиянием деятельности человека, что подтверждается в том числе и коллекционным материалом ЗИН РАН. Так, на западе ареала, где степной сурок еще в плейстоцене был широко распространен в степях Крыма, Кавказа, Украины, достигая Дуная и среднего течения Рейна (Гро-

мов и др., 1965), а в настоящее время сохранились лишь небольшие разрозненные его поселения на юге Украины, *I. crenulatus* ныне паразитирует почти всецело на хищных млекопитающих (преимущественно зимоспящих). Установлены и совсем недавно возникшие трофические связи. В Восточной Европе это паразитирование на еноте-полоскуне (Филиппова, 1977), акклиматизированном всего лишь несколько десятилетий назад (в исконном ареале этого хозяина в Северной Америке *I. crenulatus* отсутствует). В Западной Европе, где прогрессирует сокращение численности диких хищных млекопитающих, *I. crenulatus* стал массовым паразитом собак (Arthur, 1963).

Паразито-хозяйинные связи близкого вида *I. (Pholeoixodex) lividus* имеют существенные отличия. Это прежде всего монофаг — паразит береговой ласточки, одногодичный цикл развития которого протекает в грунтовой гнезде хозяина. При этом также наблюдается строгое соответствие паразитирования каждой фазы развития клеща на определенной возрастной группе хозяина.

Паразит морских птиц *I. (Ceratiodes) uriae*, по наблюдениям на островах близ Мурманского побережья Баренцева моря (Карпович, 1973), имеет предпочтительные связи с чистиковыми (сем. Alcidae). Развитие происходит в скальных гнездах хозяев или в субстрате и трещинах скал возле гнезд. Связи с другими таксономическими группами птиц существуют постольку, поскольку их гнезда на птичьих базарах соседствуют с гнездами кайр. Все фазы клеща питаются в первую половину лета, а вылупившиеся позднее особи остаются в подстилке гнезда на зимовку в голодном состоянии. Такую особенность цикла следует оценивать как адаптацию к образу жизни кайр, которые в конце июля или в начале августа покидают базары. В зависимости от воздействия на сроки развития свойственного высоким широтам колебания летних температур каждая фаза клеща может зимовать от 1 до 3 раз, а цикл завершается за 4—6 лет. В менее высоких широтах в зависимости от климатических условий, таксономической принадлежности и образа жизни хозяев цикл развития *I. uriae* короче (Arthur, 1963).

Норный паразит *R. schulzei* в качестве основных хозяев использует сусликов рода *Spermophilus*, реже разные виды песчанок, селящихся вблизи нор сусликов, или мелких хищных млекопитающих. На примере паразитирования *R. schulzei* в разных точках его ареала на малом, желтом и краснощекком сусликах показано, что все фазы клеща во все сезоны локализуются в верхних отделах сложной системы ходов норы, но не в гнездовой камере, удаленной на глубину до 90—150 см (см.: Филиппова, 1977). Эти факты дали основание считать такой тип паразитизма примитивным гнездово-норным (Нельзина, Данилова, 1960). Цикл развития *R. schulzei* в разных точках ареала длится 1—2 года.

Приведенные в данном разделе характеристики иксодовых клещей составляют базу для решения конкретных вопросов переноса патогенов конкретными видами. Разносторонние биотические и абиотические факторы определяют многообразие путей реализации индивидуальных жизненных циклов. Неподдающееся учету число вариантов паразито-хозяйинных связей на протяжении жизненного цикла иксодовых клещей создают базу для разнообразия горизонтальных (через питание на зараженном хозяине) и вертикальных (трансфазовая, трансвариальная, половая передачи) путей

циркуляции в природной среде патогенов и передаче их теплокровным животным и человеку.

Не менее важна для анализа возможных закономерностей эволюционных процессов в паразитарных системах природных очагов с участием иксодовых клещей универсальная для иксодовых клещей особенность их жизненного цикла — обязательное сочетание в нем относительно короткого паразитического и значительно более длительного свободноживущего периодов. Поскольку период жизни вне хозяина у видов с пастбищным типом паразитизма обычно протекает в микроукрытиях почвы или припочвенного вертикального яруса, развитие и распространение таких видов подчиняется тем же закономерностям, что и всех наземных малоподвижных членистоногих, обитающих в аналогичных условиях. При пастбищном типе паразитизма связи с таксономической принадлежностью хозяина очень широкие и уходят на второй план в регуляции указанных закономерностей. При гнездово-норном типе паразитизма факторы, влияющие на закономерности развития и распространения вида клеща опосредованы через связи с таксономическими или экологическими группами хозяев.

РАЗНООБРАЗИЕ АРЕАЛОВ И БИОТОПИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

В территориальных пределах фауны, принятых в данной статье, иксодовые клещи заселяют все теплоумеренные природные зоны. В разных зонах далеко не однозначно сочетание таких показателей, как количество видов, их таксономическая принадлежность, связи с биотопами, численность и образ жизни каждого вида. Число видов, приуроченных к зональным и горным лесам и их дериватам, несколько меньше, чем видов, обитающих в более теплых и сухих зонах степей и пустынь.

Диапазон вертикального распространения определяется прежде всего видовой принадлежностью и степенью экологической пластичности вида. Имеются виды, приуроченные к равнинам и незначительным абсолютным высотам. Но обширные ареалы большинства видов трехмерные. Они занимают и равнинные, и горные биотопы, в том числе лесные (*I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. trianguliceps*, *D. reticulatus*, *Hm. concinna* и др.), а также степные и пустынные (*I. redikorzevi*, *I. laguri*, *I. crenulatus*, *D. marginatus*, *R. turanicus*, *Hm. punctata*, *Hm. sulcata*, *Hm. erinacei*, *Hl. marginatum*, *Hl. asiaticum*, *Hl. anatolicum*, *Hl. excavatum*, *Hl. scupense* и др.). Некоторым из таких видов свойственны отвечающие их требованиям взаимопроникающие биотопы в смежных зонах или горных районах. Ряд видов имеет экстразональное распространение (см. ниже).

Разнообразие видовых ареалов в рассматриваемой фауне усугубляется индивидуальностью их формирования в процессе сложной геохронологической истории климата, рельефа, флоры и фауны. Наибольшую роль в формировании особенностей рецентных ареалов в Европе сыграли оледенение (плейстоцен) и постледниковые преобразования природы, а на сопредельных южных и юго-восточных территориях — смены климата и горообразовательные процессы. На изменение границ ареалов продолжают влиять как природные факторы, так и разносторонняя деятельность человека: сведение лесов, распашка земель, обводнение и осушение террито-

рий, урбанизация, истребление исконных хозяев (что особенно касается видов с гнездово-норным паразитизмом), интродукция отдельных видов млекопитающих.

Видовые ареалы искодовых клещей на рассматриваемой территории различаются по совокупности характеристик: территориальному положению, площади, геологическому возрасту и на его продолжении неоднократным воздействиям смены рельефа, изменениям климата, растительности, круга хозяев. На протяжении геологического возраста вида такие воздействия приводили к возникновению или, наоборот, к исчезновению естественных преград, что отразилось на территориальной протяженности и степени целостности каждого видового ареала.

По характеру распределения на территории видовые ареалы искодид можно подразделить на относительно непрерывные и в разной степени дизъюнктивные. В рассматриваемой фауне первому типу сопутствуют незначительные по площади более или менее удаленные изоляты геологического, реже заносного происхождения. Дизъюнктивные ареалы имеют много вариантов в зависимости от сочетания количества и протяженности дизъюнкций, площади изолятов, их геологического возраста и других конкретных причин формирования.

Практически сплошное распространение в пределах определенных природных зон или подзон и характерных для них биотопов, сопровождаемое небольшим количеством мелких дизъюнктивных территорий, свойственно многим процветающим, с высокой численностью видам с пастбищным типом паразитизма или его модификациями. Ареалом такого типа в подзонах средней и южной равнинной и горной тайги в Восточной Европе и на сопредельных (и более удаленных) восточных территориях обладает один из самых значимых переносчиков *I. persulcatus*. В Европе ареал этого вида сформировался в послеледниковый период. Характерны лесные ареалы европейского типа, свойственные видам *I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *D. reticulatus*. Наибольшие непрерывные территории ареалов этих видов расположены на равнинной территории и незначительных возвышенностях Европы и занимают зональные послеледниковые типы лесов от южной тайги на северо-востоке до широколиственных на юге. Их горные лесные западноевропейские, крымский и кавказско-переднеазиатский изоляты имеют геологический возраст от позднеплиоценового до плейстоценового и отделены либо степной зоной, возникшей в послеледниковый период (поздний плейстоцен—голоцен), либо уничтожением лесов человеком. Виды *I. trianguliceps* и *D. reticulatus* имеют еще и более удаленные восточные горные лесные изоляты. Ареалы с обширной непрерывной территорией и наличием изолятов свойственны и многим видам с высокой численностью родов *Hemaphysalis*, *Rhipicephalus*, *Hyalomma*, населяющим зоны степей и пустынь более на южных и юго-восточных сопредельных территориях.

Разнообразие вариантов демонстрируют дизъюнктивные ареалы видов как с пастбищным, так и гнездово-норным типами паразитизма. Они могут быть представлены весьма обширными разрозненными территориями, а также многочисленными не столь обширными по площади изолятами с разной степенью разобщенности, и характерны как для видов, обитающих в пределах природных зон, так и на стыке зон, а также для видов с типично экстразональным распространением. Например, *I. redikorzevi*, *Hm. inermis*,

Hm. caucasica, *Hm. parva*, *Hm. concinna* населяют чаще островные горные леса юга Европы и сопредельных юго-восточных территорий, но выходят в горные и зональные степи. Виды *I. eldaricus*, *I. laguri*, *I. crenulatus*, *I. kaisereri*, *Hm. concinna*, *D. marginatus*, *D. ushakovae*, *R. turanicus*, *R. schulzei* чаще населяют все типы зональных и горных степей, реже — редколесья предгорного и среднего вертикальных поясов.

Типичные экстразональные ареалы свойственны видам с разными типами паразитизма, в том числе видам, достигающим высокой численности. Чаще им свойственно обитание в условиях повышенного увлажнения разных зон. Это могут быть разных типов тугайные леса по берегам рек и озер, а также близкие к ним по условиям микроклимата лесные и кустарниковые заросли по крутым склонам долин горных рек, другие околородные биотопы, заболоченности. Такие ареалы могут простираются соответственно от зональных и горных лесов, через все типы степей до пустынных равнин или ограничиваться меньшим количеством смежных зон. Среди видов с пастбищным типом паразитизма экстразональные ареалы свойственны *R. pumilio*, *D. niveus*, *Hl. excavatum* и (с некоторыми оговорками) *R. rossicus*, приуроченным к гигрофильным биотопам в зонах степей и пустынь. Экстразональные ареалы сопутствуют многим видам с гнездово-норающим типом паразитизма, у которых причина дизъюнкций обусловлена, с одной стороны, таксономической принадлежностью основного хозяина и его требованиями к биотопу, а с другой — распространенностью биотопа в разных природных зонах. Так, вид *I. apronophorus* паразитирует на водяной полевке, ондатре, реже на некоторых других грызунах и обитает в их норах практически со 100 % влажностью в околородных биотопах — по берегам морей, озер, в поймах рек, на сплавилах, на заболоченностях в диапазоне зон тайги, смешанных и широколиственных лесов, лесостепной и степной. Вид *I. lividus*—паразит береговой ласточки, развивается в ее гнездах (с высокой влажностью), вырытых в обрывах мягкого грунта по берегам рек, озер и других водоемов в диапазоне тех же зон. Паразит морских птиц *I. uriae* развивается в их гнездах на птичьих базарах на побережьях бассейна Атлантического океана от зоны тундры до субтропиков (далее через все климатические пояса вплоть до Антарктического побережья!). Особое место занимает всесветный ареал паразита домашней собаки *R. sanguineus*, множественный дизъюнктивный характер которого в Европе возник и продолжает увеличиваться в результате деятельности человека.

Трансгрессии ареалов близкородственных видов установлены во всех природных зонах. Особенности трансгрессий — их взаимоположение, геохронологические характеристики, разнообразие механизмов репродуктивной изоляции в зоне трансгрессии, вносят существенный «вклад» в палитру биоразнообразия исходных клешей по ряду показателей. Особенности трансгрессий могут свидетельствовать о генезисе ареалов и путях становления близких видов (Филиппова, 2001, 2002). Каждый из близких видов-переносчиков в зоне трансгрессии может служить пригодной экологической средой для одного вида (или группы близких видов) возбудителя, равно и для комбинации возбудителей разной таксономической принадлежности, а также создавать дополнительные возможности для горизонтальной циркуляции возбудителей (Филиппова, 1999, 2008). Контуры и

Таксономическое положение и типы паразитизма некоторых
близкородственных видов-переносчиков с трансгрессирующими ареалами

Роды	Подроды	Группы	Виды	Тип паразитизма
<i>Ixodes</i>	<i>Ixodes</i>	<i>persulcatus</i>	<i>I. persulcatus</i> — <i>I. ricinus</i>	Пастбищный
»	»	»	<i>I. persulcatus</i> — <i>I. pavlovsky</i>	»
»	<i>Pholeoixodes</i>	<i>crenulatus</i>	<i>I. crenulatus</i> — <i>I. kaiseri</i>	Гнездово-нор- ные
<i>Dermacentor</i>	<i>Serdjukovia</i>	<i>marginatus</i>	<i>D. marginatus</i> — <i>D. silvarum</i>	Пастбищный
»	»	»	<i>D. marginatus</i> — <i>D. ushakova</i>	»
»	»	»	<i>D. ushakovae</i> — <i>D. niveus</i>	»
<i>Rhipicephalus</i>	<i>Rhipicephalus</i>	<i>sanguineus</i>	<i>R. sanguineus</i> — <i>R. turanicus</i>	»
»	»	»	<i>R. rossicus</i> — <i>R. pumilio</i>	»
<i>Hyalomma</i>	<i>Euhyalomma</i>	<i>anatolicum</i>	<i>Hl. anatolicum</i> — <i>Hl. excavatus</i>	»
»	»	<i>asiaticum</i>	<i>Hl. asiaticum</i> — <i>Hl. dromedarii</i>	»

площади трансгрессий, а также степень сообитания в них близкородственных видов, очень разнообразны. Эти показатели зависят как от истории формирования, так и от рецентных особенностей биотопических, хозяйственных и сезонных связей каждого вида в паре (или группе). Возможность сообитания видов с разной степенью родства внутри интеркалярной группы обеспечивается генетической изоляцией (Балашов и др., 1998) или многостепенными морфологическими и поведенческими механизмами прекопуляционной репродуктивной изоляции (Филиппова, 2001, 2002). В пределах европейской и сопредельной фауны известны трансгрессии ареалов близкородственных видов из многих подродов всех родов. Таксономическое положение и типы паразитизма наиболее значимых для изучения проблем природной очаговости видов с трансгрессирующими ареалами приведены ниже.

Таким образом, в зоне трансгрессии ареалов близкородственных видов имеются уникальные возможности для умножения разнообразия горизонтальной и вертикальной циркуляции возбудителя. В оценке такой ситуации на первом месте стоит степень сообитания близкородственных видов. В пределах одной и той же территории такие виды могут предпочитать разные биотопы или на половозрелой фазе могут быть разобщены по хозяевам. Но нередко имеет место совпадение и биотопов, и хозяев. Тогда для 2 (или более) близких видов клещей открыта возможность паразитирования последовательно или одновременно на одной и той же особи хозяина-резервуара для возбудителя. Это создает предпосылки для попеременного попадания вида (геновида, штамма) возбудителя в организм 2 или более, хотя и близких, но разных видов клещей. Возможность возбудителю выживать и развиваться дает близкое родство видов клещей, т. е. близкая, но все же различная среда. Нельзя исключить возможность влияния такого нарушения стабильности среды на изменчивость таксонов возбудителя. Степень разнообразия влияния организма клеща, как среды на патогена, повышается и за счет вариантов вертикальной циркуляции патогенна (трансфазовая, трансвариальная, половая передачи). Влияние степени контакта близких видов на разнообразие связей с патогенами зависит также от предполагаемого числа поколений переносчиков в зоне перекрыва-

ния ареалов. Диапазон числа поколений определяется, исходя из предполагаемого геологического возраста зоны перекрывания ареалов и продолжительности в ней жизненного цикла видов (Филиппова, 1999).

Рассматриваемая фауна представлена как видами, сформировавшимися в Европе, так и в значительной степени видами-пришельцами с юга и востока. И это не только виды, ныне относимые к сопредельному компоненту. Можно назвать занимающие значительные пространства в Европе ареалы видов восточного происхождения: *I. persulcatus*, *I. crenulatus*, *Hm. concinna*. Ареалы видов европейского происхождения чаще весьма обширны. Некоторые простираются через всю Европу на восток вплоть до Урала (*I. ricinus*); некоторые достигают Средней Сибири (*I. trianguliceps*), а после перерыва даже Средней Азии (*I. kaiseri*, *D. reticulatus*, *D. marginatus*) и Дальнего Востока (*I. arboricola*, *I. lividus*). Ареалы ряда видов продолжают на юго-восток, охватывая Закавказье, Талышские горы, Эльбурс и Иранское нагорье (*I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *Hm. inermis*, *D. niveus*). Реже ареалы видов европейского происхождения занимают ограниченные, обычно горные территории (*I. ghilarovi*, *I. hexagonus*, *I. unicavatus*, *I. caledonicus*). Значительная часть видов имеет южное или юго-восточное происхождение. К числу таковых следует отнести многие виды родов *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Haemaphysalis*. Их пространственные ареалы тяготеют к южным границам рассматриваемой фауны, реже занимают лишь сопредельные территории (С, РС в Списке: Таксономический состав европейской и сопредельной фауны). Несмотря на ограниченное распространение на европейской территории, некоторые виды южного происхождения (*Hl. marginatum*, *Hl. asiaticum*, *R. pumilio* и др.), находясь близ северной границы своего ареала, сохраняют численность, достаточную для поддержания природных очагов опасных болезней человека на юге России.

Кратко представленные в данном разделе лишь некоторые характеристики разнообразия ареалов и биотопических связей видов (доказанных переносчиков и спонтанных носителей возбудителей) позволяют расширять и углублять традиционные подходы к изучению многообразия паразитарных систем с участием иксодовых клещей в природных очагах трансмиссивных болезней. При изучении вопроса об изменчивости возбудителя нельзя не учитывать факты, свидетельствующие о том, что в зонах раздельного и совместного обитания близких видов клещей их участие в качестве экологической среды для циркуляции возбудителей в паразитарных системах неоднозначно. Гипотезы генезиса во времени и пространстве разных типов ареалов и биотопических связей видов-переносчиков позволяют по аналогии с ними предположительно судить о генезисе коэволюции в системе вид переносчика—вид возбудителя. Фактические данные о специфических связях вид клеща (группа близкородственных видов)—вид (группа близкородственных патогенов) на какой-либо территории ареала переносчика позволяет предсказывать существование такой же паразитарной системы в других, пока не изученных частях ареала. Прогностическое значение синтеза характеристик видового ареала клеща и факта переноса им возбудителя не исчерпало себя по отношению к достаточно давно выявленным природноочаговым болезням (клещевой энцефалит, болезнь Лайма, лихорадка Ку и др.), широко распространенным на рассматриваемой территории. Еще более перспективно использование прогностиче-

ской составляющей синтеза данных о разнообразии ареалов и условий обитания (с учетом разнообразия таксономических связей в системе вид переносчика—вид патогена) для изучения таких опасных и особоопасных болезней, как лихорадки: Крым—Конго, Западного Нила и астраханской. Природные очаги этих болезней в последнее время регистрируются на европейской и сопредельных территориях (Тарасевич, 2002; Чаусов и др., 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный анализ биологического разнообразия иксодовых клещей позволяет ориентироваться в диапазоне зоологических и паразитологических аспектов переноса патогенов. Приведенные материалы коснулись главным образом видов с обширными ареалами, высокой численностью и доказанной ролью резервуаров и переносчиков возбудителей в паразитарных системах природных очагов наиболее опасных трансмиссивных болезней. Из-за ограниченного объема журнальной статьи рассмотренные характеристики охватывают далеко не всю палитру биологического разнообразия иксодовых клещей и его значения для изучения проблем природной очаговости.

За кадром осталась вполне возможная проекция рассмотренных характеристик биоразнообразия иксодовых клещей на оценку связей с некоторыми группами возбудителей, не упоминаемых в статье.

Вне поля зрения в плане разнообразия паразито-хозяйинных связей, особенностей ареалов и других жизненных проявлений остались виды, достаточно редкие в принятых территориальных пределах рассматриваемой фауны. Это особенно относится к видам ряда подродов рода *Ixodes* — паразитам разных экологических групп птиц, гнездящимся в кронах деревьев, в высокогорных скалах, на морских побережьях, а также к паразитам летучих мышей. Усложненные сезонными миграциями хозяев дизъюнктивные ареалы, разнообразие типов гнезд птиц и убежищ летучих мышей, многообразные связи с синантропными биотопами и некоторые другие характеристики таких видов могли бы пополнить представления о биологическом разнообразии иксодид.

Почти полностью выпал вопрос о возможных путях микроэволюции. Реконструкции на эту тему (Филиппова, 1973, 1990, 2001, 2004, 2007) представляют пока единственную основу для реконструкций микроэволюции в некоторых таксонах возбудителей природноочаговых инфекций, например у спирохет рода *Borrelia* (Коренберг, 1996).

Значительно пополнить представление о разнообразии мог бы более подробный анализ исторического аспекта формирования рассмотренной фауны иксодовых клещей и ее зоогеографических связей с более удаленными фаунами. География расселения видов-переносчиков служит основой для реконструкции возможных путей распространения трансмиссивных инфекций в прошлом, настоящем и будущем. Такие данные представляются тем более актуальными в связи с нарастающим объемом информации о роли видов иксодовых клещей рассматриваемой фауны в переносе патогенных вирусов и риккетсий, о связях которых с иксодовыми клещами ра-

нее отсутствовали достоверные данные или таковые имелись только для удаленных территорий (Тарасевич, 2002; Москвитина и др., 2008; Чаусов и др., 2009).

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья подготовлена с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070). Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 09-04-00738а).

Список литературы

- Апанаскевич Д. А. 2003. Дифференциация близкородственных видов *Hyalomma anatolicum* и *H. excavatum* (Acar: Ixodidae) в объеме их ареалов на основании изучения всех фаз жизненного цикла. *Паразитология*. 37 (4): 259—280.
- Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. 1998. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus*—*I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae). *Энтомол. обозр.* 77 (3): 713—721.
- Бердыев А. Б. 1980. Экология иксодовых клещей Туркменистана и их роль в эпизоотологии природноочаговых болезней. Ашхабад: Ылым. 281 с.
- Громов И. М., Бибииков Д. И., Калабухов П. И., Мейер М. Н. 1965. Наземные белличы (Maripitinae). М.: Наука. 466 с. [Фауна СССР, Млекопитающие. 3 (2)].
- Жмаева З. М. 1969. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южнотаежных лесах. В кн.: Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск: Удмуртия. 118—141.
- Коренберг Э. И. 1996. Таксономия. Филогенетические связи и области формообразования спирохет рода *Wagleria*, передающихся иксодовыми клещами. *Успехи соврем. биол.* 116 (4): 389—406.
- Коротков Ю. С. 2009. Экология таежного клеща в условиях глобального потепления климата: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. СПб. 30 с.
- Москвитина Н. С., Романенко В. Н., Терновой В. А., Иванова Н. В., Протопопова Е. В., Кравченко Л. Б., Кононова Ю. В., Куранова В. Н., Чаусов Е. В., Москвитин С. С., Першикова Н. Л., Гашков С. И., Коновалова С. Н., Большакова Н. П., Локтев В. Б. 2008. Выявление вируса Западного Нила и его генотипирование в иксодовых клещах (Parasitiformes, Ixodidae) в Томске и его пригородах. *Паразитология*. 42 (3): 210—225.
- Нельзина Е. Н., Данилова Г. М. 1960. *Rhipicephalus sculzei* Ol. (сем. Ixodidae) — новый паразит малого суслика. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*. 29 (3): 291—300.
- Тарасевич И. В. 2002. Астраханская пятнистая лихорадка. М.: Медицина. 171 с.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение / Под ред. Н. А. Филипповой. 1985. Л.: Наука. 416 с.
- Филиппова Н. А. 1973. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *I. persulcatus* и взаимоотношения с *I. ricinus* (L.). *Паразитология*. 7 (1): 3—13.
- Филиппова Н. А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука. 396 с. [Фауна СССР, Паукообразные. 4 (4)].
- Филиппова Н. А. 1990. Таксономические аспекты переноса возбудителя болезни Лайма. *Паразитология*. 24 (4): 257—267.

- Филиппова Н. А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. СПб.: Наука. 439 с. [Фауна России. 4 (5)].
- Филиппова Н. А. 1999. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней. *Паразитология*. 33 (3): 223—241.
- Филиппова Н. А. 2001. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии. *Паразитология*. 35 (5): 361—375.
- Филиппова Н. А. 2002. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*—*I. ricinus* (Ixodidae). *Паразитология*. 36 (6): 457—468.
- Филиппова Н. А. 2004. Изменчивость рисунка твердых дорсальных покровов идиосомы и других фенотипических признаков как проявление микроэволюции вида *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae). *Паразитология*. 38 (5): 369—387.
- Филиппова Н. А. 2006. Морфологические инверсии в онтогенезе иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) с позиций концепции гиперморфофаза и их значение для систематики. *Паразитология*. 40 (1): 3—25.
- Филиппова Н. А. 2007. Таксономическая внутривидовая дифференциация у иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) с позиций морфологической концепции вида. *Паразитология*. 41 (6): 409—427.
- Филиппова Н. А. 2008. Особенности рангов род и подрод и интеркалярное объединение групп видов у иксодовых клещей (Acari, Ixodidae). *Паразитология*. 42 (4): 249—263.
- Arthur D. R. 1963. *British ticks*. London. Butter-Worths. 213 p.
- Filippova N. A. 2007. The phenomenon of morphological inversions in the ontogeny of some Palearctic species of ixodid ticks (Acari: Ixodidae). *Intern. Journ. of Acarology*. 33 (1): 61—72.
- Fukunaga M., Yabuki V., Hamase A., Oliver J. H., Nakao M. 2000. Molecular phylogenetic analysis of ixodid ticks based on the ribosomal DNA spacer, internal transcribed spacer 2, sequences. *Journ. Parasitol.* 86 (1): 38—43.
- Hutchinson G. E. 1965. The niche: An abstractly inhabited hyper-volume. In: *Ecological theatre and the play. Evolutionary play*. New Haven. Yale University Press: 26—78.
- Guglielmone A. A., Robbins R. G., Apanaskevich D. A., Petney T. N., Estrada-Pena A., Horak I. G., Shao R., Barker S. C. 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari; Ixodida) of the world; a list of valid species names. *Zootaxa*. 2528: 1—28.

CHARACTERISTIC FEATURES OF BIODIVERSITY
IN EUROPEAN IXODID TICKS (ACARI, IXODIDAE) AS VECTORS
OF DISEASES WITH NATURAL FOCI

N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, biodiversity, taxonomy, morphology, life cycle, type of parasitism, host-parasite relations, distribution range, biotopical connections, host-pathogen connections.

SUMMARY

The diapason of some biodiversity characteristics of ixodid ticks of the fauna of Europe and adjacent territories is analyzed. These characteristics include taxonomic and morphological diversity, the diversity of life cycles, host-parasite relations, species ranges, and biotopic associations. The significance of different aspects of biodiversity of ixodid ticks as a prerequisite of interrelations with pathogens with natural foci is estimated.