История изучения клещей с аномалиями экзоскелета и их роль в эпидемиологии трансмиссивных инфекций

Е. В. Дубинина[1], Ю. А. Вержуцкая[2], А. Я. Никитин[2]

[1] Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, e-mail: anadev@yandex.ru;

[2] Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора, Иркутск, e-mail: nikitin_irk@mail.ru

Работа посвящена актуальной проблеме распространения инфекций, передаваемых клещами, и роли в заболеваемости населения клещей с аномалиями экзоскелета. В 90-х годах XX века в силу роста обилия представителей рода *Ixodes* и контактов населения с ними, клещевые инфекции становятся одной из серьезнейших проблем для здравоохранения России и ряда других стран мира. В последние два десятилетия отмечено снижение заболеваемости клещевым энцефалитом. Но в связи с расширением ареала ряда видов переносчиков, увеличением их сезонной активности под влиянием глобального потепления, выявлением и регистрацией новых нозоформ проблема профилактики трансмиссивных инфекций, передаваемых иксодовыми клещами, обострилась, и особенно в городах, где в условиях техногенного загрязнения воздуха проживает около четверти населения России. Рост народонаселения планеты, повышение технического и энергетического вооружения человека привели к наблюдаемым огромным изменениям в экосистемах и к их трансформации.

Цель обзора – показать, как по морфологическим особенностям строения тела переносчиков выявить «метки» антропогенного давления на них, оценить опасность для человека нахождения на территориях обитания основных векторных видов с разным уровнем внутрипопуляционного полиморфизма. Осуществление подобных работ позволит специалистам своевременно выявлять участки территорий и степень давления среды на организм клеща как переносчика патогенных возбудителей, тем самым способствуя снижению вероятности заражения людей.

Ключевые слова: иксодовые клещи, *Ixodes*, аномалии экзоскелета, эпидемиология переносимых клещами инфекций.

С момента открытия вирусного заболевания клещевой энцефалит экспедициями Льва Александровича Зильбера[1] и Евгения Никаноровича Павловского[2] «энцефалитные» клещи остаются серьезной проблемой для здравоохранения Российский Федерации (РФ). Создание Е. Н. Павловским теории природной очаговости болезней за 80 лет ее развития позволило проследить эволюцию клещевого энцефалита (КЭ), широко распространенного в Евразии и являющегося одной из наиболее социально значимых природноочаговых инфекций [10]. Уровень заболеваемости населения определяется активностью природных очагов, объемом и адресностью мер профилактики, а также комплексом социально-экономических причин, влияющих на интенсивность контактов населения с переносчиками вируса КЭ – иксодовыми клещами [9, 11].

На территории России обитают три эпидемически важных вида иксодовых клещей подсем. Ixodinae: таежный *Ixodes persulcatus* Schulze, лесной *Ixodes ricinus* (L.) и клещ Павловского *Ixodes pavlovskyi* Pomerantsev. Последний был описан только в 1946 г., а в XXI веке привлек к себе особое внимание как потенциально опасный переносчик возбудителей на территории Азиатской части России в связи с высокой инфицированностью патогенными возбудителями, расширением ареала, появлением новых участков массовой встречаемости [8, 10, 22].

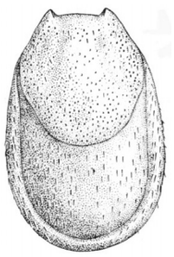
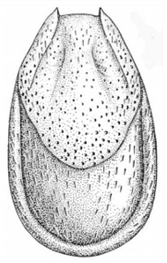
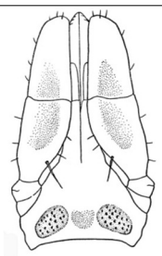
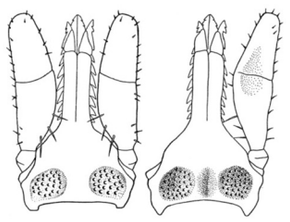
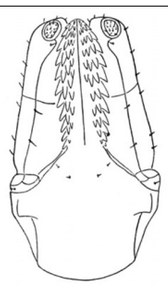
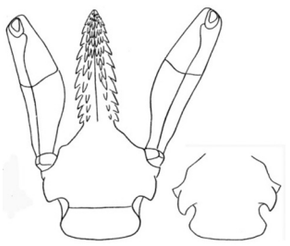
[1] Зильбер Лев Александрович (1894–1966) – выдающийся советский иммунолог и вирусолог, создатель советской школы медицинской вирусологии, академик АМН СССР (1945), дважды лауреат Государственной премии СССР (1946, 1967)

[2] Павловский Евгений Александрович (1884–1965) – зоолог, энтомолог, создатель советской школы паразитологии, генерал-лейтенант медицинской службы; заслуженный деятель науки РСФСР, академик Академии наук СССР и Академии медицинских наук СССР, почетный член Академии наук Таджикской ССР, профессор, начальник кафедры биологии и паразитологии Военно-медицинской Академии, директор Зоологического института АН СССР

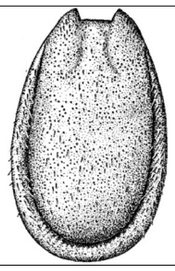
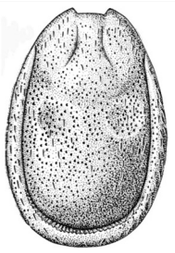
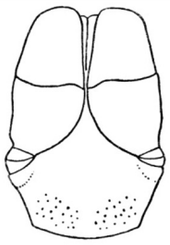
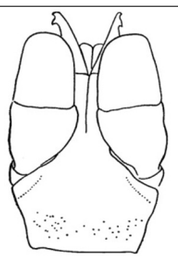
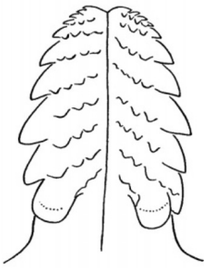
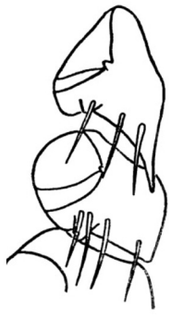
PrikEntomoolog_01-21.indd 5 22.04.2021 13:09:19

Таблица

Сравнительная таблица основных морфологических параметров для прижизненной диагностики взрослых особей иксодовых клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в смешанных природных очагах (рис. по [5, 7, 18, 21])

Спинная сторона самок			
Ixodes persulcatus		***Ixodes pavlovskyi***	
Боковые борозды на скутуме			
	Отсутствуют	Хорошо выражены, ограничены валиком	
	Замкнута (огибает заднюю часть тела)		
Дорсальные корнуа			
	Небольшие, острые	Отчетливые, разной формы	
Брюшная сторона			
Аурикулы			
	Треугольные, заостренные	Заостренные, боковой край дуговидно изогнут	
Первые коксы			
	Без перепончатого придатка, медиальный зубец очень длинный	Без перепончатого придатка, медиальный зубец не длинный	
Половая щель			
	Прямая или волнистая	Задний край слегка вогнут	

PrikEntomoolog_01-21.indd 6 22.04.2021 13:09:19

Спинная сторона самцов			
Ixodes persulcatus		***Ixodes pavlovskyi***	
Цервикальные борозды			
	Очень поверхностные, в передней части почти параллельны	Отчетливые, резко вдавлены	
Задний край основания гнатосомы			
	Выпуклый, дорсальных корнуа нет	Прямой или немного выпуклый, есть небольшие дорсальные корнуа	
Брюшная сторона			
Задние зубцы гипостома			
	Вершины направлены назад и в стороны, зубцы «расходящиеся»	Вершины направлены назад, боковые стороны параллельны	
Первые коксы			
	Без перепончатого придатка Внутренние зубцы немного заходят за переднюю границу вторых кокс, острые	Без перепончатого придатка Внутренние зубцы немного заходят за переднюю границу вторых кокс, не острые	

Ареал ***I. persulcatus*** вытянут в широтном направлении, и простирается от Балтики до побережья Тихого океана [21, 22]. Кроме стран Европы этот вид обитает на территории Турции, северного Ирана и Северо-западной Африки. Встречается на Японских островах (Хоккайдо, Хонсю), на севере полуострова Корея, в Монголии и Китае. Ареал ***I. ricinus*** занимает северную часть Африки, Турцию, север Ирана, почти всю Европу. Восточная граница проходит по среднему течению Волги. Известны находки клещей этого вида на территориях Свердловской, Челябинской, Курганской, Омской и Новосибирской областей, кроме того в горах Крыма и в Переднеазиатской части

PrikEntomoolog_01-21.indd 7 22.04.2021 13:09:20

Кавказа, что требует анализа перечисленных случаев для выявления районов укоренения микропопуляций и случайных заносов [10, 21, 22]. В европейской части России ареалы лесного и таежного клещей частично перекрываются.

Ареал ***I. pavlovskyi*** разобщен на 2 части [8, 20, 21, 22]. Западная часть ареала охватывает Алтай и горы Южной Сибири, известны отдельные находки из Восточного Казахстана и Киргизии, в последние годы выявлен небольшой участок массовой встречаемости на территории Восточной Сибири. Восточная часть ареала *I. pavlovskyi* включает Дальний Восток: горы бассейнов среднего и нижнего течения Амура и Уссури и особенно острова Японского моря, входящие в состав России и Японии. Разобщенные части ареала этого вида таксономически дифференцировали на два самостоятельных подвида: в восточный части обитает *Ixodes pavlovskyi pavlovskyi* Pom., 1946 (характеризуется достоверно крупными размерами всех фаз развития), в западной – *Ixodes pavlovskyi occidentalis* Filippova et Panova, 1998. В обеих частях ареала находки *I. pavlovskyi* фиксируют на участках совместно с морфологически сходным *I. persulcatus*, что затрудняет их определение. К ранее опубликованным таблицам упрощенного способа прижизненной дифференциации взрослых особей *I. persulcatus* и *I. ricinus* в симпатричных очагах смешанных инфекций [7] мы сочли необходимым добавить аналогичные схемы прижизненного определения видовой принадлежности взрослых фаз *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* (*см. табл.*).

Все три рассмотренных выше вида рода *Ixodes* – переносчики КЭ и целого ряда других опасных для человека возбудителей инфекций: болезни Лайма (иксодовых клещевых боррелиозов), эрлихиозов, бабезиозов, в меньшей степени риккетсиозов, бартонеллеза, – что вызывает серьезную озабоченность и медиков, и населения. На территории России выявлена циркуляция трех (а по некоторым данным четырех) субтипов вируса КЭ, четырех – пяти патогенных видов рода *Borrelia*, двух видов эрлихий, нескольких видов риккетсий и других возбудителей [9, 10, 11]. Установлено, что заболевания чаще всего носят смешанный характер; их могут вызывать одновременно возбудители различной природы (вирусы, бактерии, простейшие), что усложняет и диагностику и лечение [3].

В течение XIX–XX веков накопилось много данных о патологиях и аномалиях строения экзоскелета клещей, особенно у клещей – переносчиков инфекций. Их начали изучать еще в XIX веке, отмечая отсутствие отдельных частей тела, подчас описывая как новые виды. Наиболее подробно этот вопрос был рассмотрен в отечественных монографических изданиях [16, 17, 31]. Впервые уродства с удвоением органов были описаны в 1904 г. Warburton, Nuttall [32], а первый гинандроморф[3] – в Аргентине T. Joan в 1919 г. [29].

Наиболее полное описание уродств иксодовых клещей, сопровождаемое великолепными рисунками, и первая классификация таких патологий принадлежит Е. Н. Павловскому [16]. По его мнению, нарушения нормального развития клещей возникают под действием **внешних факторов** и происходят в периоды оплодотворения, эмбрионального или постэмбрионального развития, а также **вследствие недостаточного питания и разного рода травм** в течение метаморфоза. После описания гинандроморф Е. Н. Павловский и Г. С. Первомайский встречали эти редкие уродства, выражающиеся в появлении у одной особи признаков обоих полов, обычно в лабораторных культурах пастбищных клещей.

Полно развернутую тератологическую классификацию (описание уродств, аномалий) дала Campana-Rouget в монографии La tératology des tiques в 1959 г. [27], описав редкие случаи аномалий иксодовых клещей. Триггером таких отклонений автор считала нарушения эмбрионального развития, видя в качестве источников аномалий наследуемые и соматические мутации, дупликации на фазе эмбриона и другие причины. Однако прежде всего, по ее мнению, аномалии связаны с **внешними воздействиями** – механическими, физическими и химическими, кратковременно влияющими лишь на определенной фазе развития. В монографии Campana-Rouget подробно ссылалась на объемные работы Е. Н. Павловского и Г. С. Первомайского.

Группой сотрудников Зоологического института РАН под руководством проф. А. Н. Алексеева на кровососущих клещах как модели было проведено масштабное многолетнее изучение популяций представителей рода *Ixodes* в условиях постоянного антропогенного давления среды, продолжающийся рост которого – сигнал экологического неблагополучия. Так, в девяностые годы

[3] Гинандроморфия – редкие уродства иксодовых клещей, крайние формы изменчивости, возникающие, прежде всего, при межвидовом скрещивании; наблюдаются среди членистоногих: выявлены у насекомых (Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) и ракообразных, а также других животных с внешне выраженным половым диморфизмом. Гинандроморфизм связывают с нарушением развития при оплодотворении и на первых стадиях дробления; большинство таких особей, как и уродствами из-за травм, не жизнеспособно

PrikEntomoolog_01-21.indd 8 22.04.2021 13:09:21

были начаты исследования организмов, обитающих вблизи городских и рекреационных зон Ленинградской области [23]. На протяжении трех сезонов проводили исследования почв на содержание ионов тяжелых металлов (Pb, Zn, Ni, Cd) и наблюдения за фауной почвообитающих организмов вблизи очистных сооружений и сточных вод большого промышленного города. Во всех исследованных образцах почв концентрация тяжелых металлов в десятки раз превышала санитарные нормы, особенно по ионам никеля и свинца. Пилотным объектом была выбрана группа почвенных клещей-орибатид (или панцирные клещи) сем. Oppioidea, которые питаются гифами грибов, размножающихся на среде веществ – загрязнителей растительных и животных остатков, где химические компоненты действуют непосредственно на их организм при тесном контакте с почвой. Было отмечено, что на фауну орибатид и на обилие почвенных грибов значительно влияет градиент тяжелых металлов. Доказана способность орибатид к аккумуляции высоких концентраций ионов тяжелых металлов, прежде всего $Pb(NO_3)$ и $CdCl_2$ [30]. Местом их накопления в организме клещей служит экзоскелет («панцирь»). Опыты по ведению лабораторной культуры *Oppiella nova* (Oudemans) показали, что добавление в пищу солей NiCl приводит к увеличению числа аномалий в строении конечностей клеща по мере увеличения концентрации полютанта [23].

В культуре другого менее хитинизированного вида *Autogneta tragardhi* (Forsslund) – клещи содержались на диете, обогащенной солями свинца и кадмия, – наблюдали нарушения экзоскелета не только в строении ног, но и в строении спинного щитка, и тем чаще, чем больше была концентрация солей. Методом атомно-абсорбционной спектрометрии показано, что даже при переводе культуры на незагрязненную диету, клещи, способные к детоксикации, теряли лишь часть нагрузки солей металлов. Опыты доказали, что наблюдаемые изменения структуры экзоскелета клещей и их поведения, несомненно, могут не только служить показателями силы антропогенного воздействия на состояние почв, но иметь весьма серьезные последствия для пищевых и энергетических цепочек в среде их обитания.

Первые исследования на северо-западе России двух видов иксодовых клещей (*I. ricinus* и *I. persulcatus*), которые проводят большую часть жизни в почве, подвергаясь действию находящихся в ней химических соединений антропогенного происхождения, подтвердили предположение о наличии и у них патологий экзоскелета [23]. Кровососущие клещи рода *Ixodes* – переносчики возбудителей опасных болезней человека – явились важным и удобным объектом (достаточно короткий цикл развития от яйца до яйца – 3–4 года; возможность ведения лабораторной культуры; высокая численность в природе) для продолжения цикла работ по изучению влияния полютантов на функционирование системы клещ – возбудитель.

Исследование морфологии взрослых особей из разных популяций *I. persulcatus* и *I. ricinus* выявило наличие аномалий экзоскелета у этих видов, прежде всего на спинных щитках в виде вдавлений или выпуклостей их поверхности (например, *рис. 3*). Реже изменения затрагивали гнатосому или конечности, подобные тем, какие наблюдали в популяциях клещей-орибатид [23, 26]. Кроме того, были выявлены особи с искривлением всего тела, однако сохранявшие черты пола (не гинандроморфы). Отметим, что большинство таких особей погибало.

В процессе широкомасштабного исследования этого феномена на особях из популяций *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. pavlovskyi* был доказан глобальный характер открытого явления и разработана схема типизации встреченных аномалий экзоскелета [4, 23]. Полиморфизм строения особей в популяциях трех видов клещей рода *Ixodes* был выявлен на территории РФ, ряда Европейских стран и США [1, 2, 4, 12, 13, 24 и др.]. Для примера приведем данные по полиморфизму строения экзоскелета у взрослых особей в отдельных популяциях *I. persulcatus* [4, 13]: вблизи Петрозаводска выявлено 32,8 % (2006 г.) клещей с морфологическими нарушениями строения, около Вологды – 53,3% (2005 г.), в районе Великого Устюга – 21,3% (2005 г.), в Ярославской области – 34,5% (2008 г.), в Республике Алтай – 40,0% (2009 г.), в Республике Хакасия – 22,3% (2015 г.), в пригородах Ханты-Мансийска – 55,0% (2015), Иркутска – 41,2% (2005 г.) и 38,7% (2006 г.), Владивостока – 15,3% (2013–2016 гг.), на острове Русском (Приморский край) – 26,5% (2014–2016 гг.). В Эстонии доля взрослых клещей с аномалиями в 2007–2008 гг. составляла среди *I. persulcatus* 38,1–38,5%, а *I. ricinus* – 21,8–33,3%. Многолетние исследования показали, что объем аномальной части популяции может меняться, при этом обычно он не превышал 50–55% при отсутствии действия дополнительных индуцирующих факторов. В случае влияния внешних факторов различной природы частота аномалий становится выше. В пригородах Череповца (Череповецкий металлургический комбинат) наблюдали 62% патологий, в Братске – 72% (Братский алюминиевый завод, лесопромышленный комплекс, резко континентальный климат), в Усть-Илимске – 64%

PrikEntomoolog_01-21.indd 9 22.04.2021 13:09:21

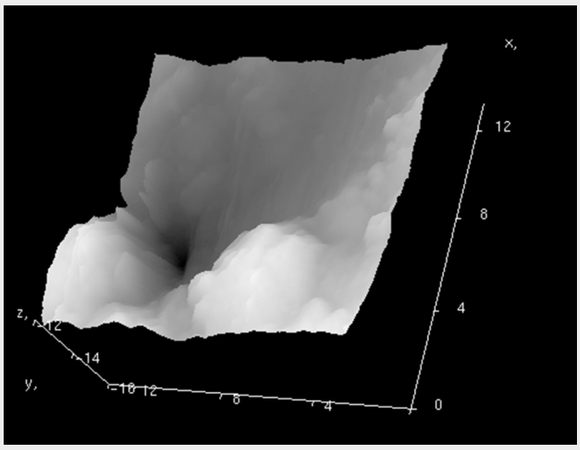


Рис. 1. **Микрофотография участка поверхности тела самки *Ixodes persulcatus* [6]**

(лесопромышленный комплекс, резко континентальный климат), в Бодайбо – 55% (резко континентальный климат вблизи северной границы видового ареала).

Согласно нашим данным, основной причиной увеличения частоты деформаций экзоскелета клещей следует считать накопление тяжелых металлов [28]. Методом сравнительной инверсионной вольт-амперметрии, позволявшей исследовать минимальную группу однотипных особей (по 25 экз.) на наличие в них четырех металлов: кадмия (Cd), цинка (Zn), свинца (Pb) и меди (Cu), – статистически доказана значимость Cd как иммуносупрессора живых организмов, и выявлено влияние ионов тяжелых металлов на векторную способность клещей рода *Ixodes* [4]. Этим же методом были исследованы пробы почвы и снега на разном расстоянии от шоссе, показавшие, что по мере удаления от него концентрации тяжелых металлов снижаются. Именно активное накопление Cd в организме клещей приводит к замещению им Ca в тканях и структурных элементах их покровов, что известно и для скелетных образований других организмов, в том числе и человека. Причина замещения одних ионов другими – в сходстве размеров: ионные радиусы Cd и Ca различаются на сотые доли диаметра [4]. Обследование ряда популяций иксодид из разных регионов России показало статистически достоверное превышение содержания Cd у клещей с аномалиями экзоскелета по сравнению с «нормальными» особями [4, 14].

Морфологическое исследование экзоскелета клещей проводили в лаборатории с использованием светового стереомикроскопа. Кроме того, в университете г. Череповца получены микрофотографии поверхности тела аномального клеща в сканирующем зондовом микроскопе NanoEducator (*рис. 1*), а в Копенгагене на базе The Royal Veterinary and Agricultural University (Дания) проведено их изучение с помощью сканирующего электронного микроскопа (*рис. 2*).

Все многолетние исследования сезонной динамики обилия клещей, их онтогенеза, экологии, инфицированности патогенными возбудителями и эндосимбиотическими организмами проводили с обязательным учетом морфологического строения экзоскелета особей и фенотипического полиморфизма популяций по этому показателю [4, 13, 14, 19, 24].

Четырехлетним экспериментом по изучению онтогенеза лесного клеща *I. ricinus* было доказано, что деформация их покровов наследуется в первом и втором дочерних поколениях и зависит от величины содержания Cd в материнском организме [4]. Таким образом, была показана генетическая детерминация фенотипических различий между нормальными и аномальными клещами [19]. Концепция взаимодействия отдельных составляющих в многокомпонентных паразитарных системах доказала значимость фенотипического и генотипического разнообразия популяций хозяев-переносчиков для формирования уровня эпизоотических и эпидемических рисков, определила принципы функционирования таких систем и впервые в практике мировой науки дала генотипическое обоснование устойчивости сложных смешанных очагов природно-очаговых инфекций [2].

Наличие аномалии экзоскелета влияет на эпизоотическую и эпидемическую роль иксодовых клещей. Так, у имаго *I. persulcatus* с нормальным строением экзоскелета одновременно регистрируют 3–4 вида патогенных микроорганизмов, у аномальных – 5–7, причем с более высоким уровнем индивидуальной инфицированности [24]. В результате проведенных исследований, показаны различия в способности двух групп клещей (фенотипически «нормальных» и «аномально» измененных) функционировать в качестве переносчиков возбудителей болезней человека: боррелий [1, 15] и вируса КЭ [12, 25].

Наличие и размер измененной части популяции иксодовых клещей можно рассматривать в качестве маркера силы антропогенного воздействия на территорию, а следовательно, сигналом для оценки ее эпидемиологической опасности по инфекциям, передаваемым клещами. Таким образом, антропогенное загрязнение среды, воздействующее на природные очаги трансмиссивных инфекций, приводит к созданию самим чело-

PrikEntomoolog_01-21.indd 10 22.04.2021 13:09:21

веком порочного круга – ***circulus vitiosus*** [4]. Антропогенная трансформация естественных систем налицо: наблюдают не только изменение фауны и видового разнообразия переносчиков, но и глобальное антропогенное распространение видов растений и животных, необратимое преобразование ландшафтов.

Предложено экогеографическое правило, связывающее степень изменчивости строения экзоскелета иксодовых клещей с условиями обитания, определяемыми географическим положением исследуемой популяции [13]. В пределах близкородственных видов клещей рода *Ixodes* частота аномалий экзоскелета выше у особей, обитающих в областях с континентальным и резко континентальным климатом, и ниже – в местностях с более теплыми и влажными условиями жизни.

Наблюдаемые на планете климатические изменения последних десятилетий сказываются как на границах ареалов клещей, так и переносимых ими инфекций. Происходит сдвиг северных границ обоих видов *Ixodes* на северо-восток, а в горах – вверх, на бóльшие высоты. Важным следствием этого является бóльшая продолжительность периода активности клещей в весенне-осенний период и, следовательно, длительность эпидемического сезона. Инфекции, передаваемые клещами, стали обязательными заболеваниями горожан в результате проникновения переносчика, резервуара возбудителей трансмиссивных инфекций, с окрестных территорий в города путем форезии с мелкими синантропными и дикими млекопитающими, перелетными и кочующими птицами, домашними и сельскохозяйственными животными. Во многих случаях в благоприятных условиях парковых, рекреационных, кладбищенских территорий городов происходит укоренение популяций иксодовых клещей [20].

Приведенные данные об эпизоотической и эпидемической роли иксодовых клещей с аномалиями экзоскелета, а также существующие до сих пор трудности в видовой диагностике близкородственных видов, особенно таежного и клеща Павловского, отражены в учебно-методическом пособии для практических работников «Атлас морфологической изменчивости экзоскелета имаго клещей рода *Ixodes* – основных переносчиков вируса клещевого энцефалита и боррелий» (Вержуцкая Ю. А., Морозов И. М., Дубинина Е. В., Федоров Р. А., Никитин А. Я.), издание которого планируется в конце 2020 г. В «Атласе...» будут приведены определительные таблицы и даны микрофотографии аномалий экзоскелета половозрелых особей иксодовых клещей трех видов. Например, наиболее распространенные аномалии у самок и самцов в популяциях трех представителей рода *Ixodes* приведены на *рис. 3*. Аномалии экзоскелета *Ixodes* можно использовать не только как «метки» инадаптивной (случайной) реакции популяций на воздействие среды, в том числе антропогенное, но и для изучения направленной географической изменчивости их структуры, которое, по всей видимости, сопровождается перестройкой анатомии и физиологии клещей и имеет приспособительный характер [13, 14].

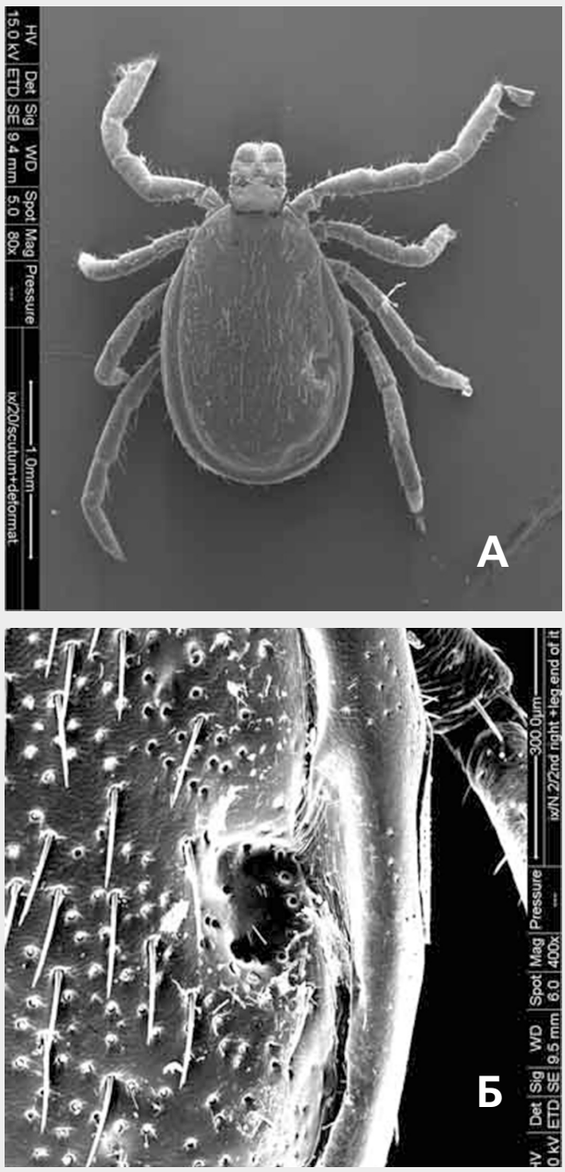


Рис. 2. **Самец *Ixodes persulcatus*:**
А – с вмятиной на экзоскелете (×1,0 mm)
и Б – увеличенный поврежденный участок (×300,0 µm)

PrikEntomoolog_01-21.indd 11 22.04.2021 13:09:21

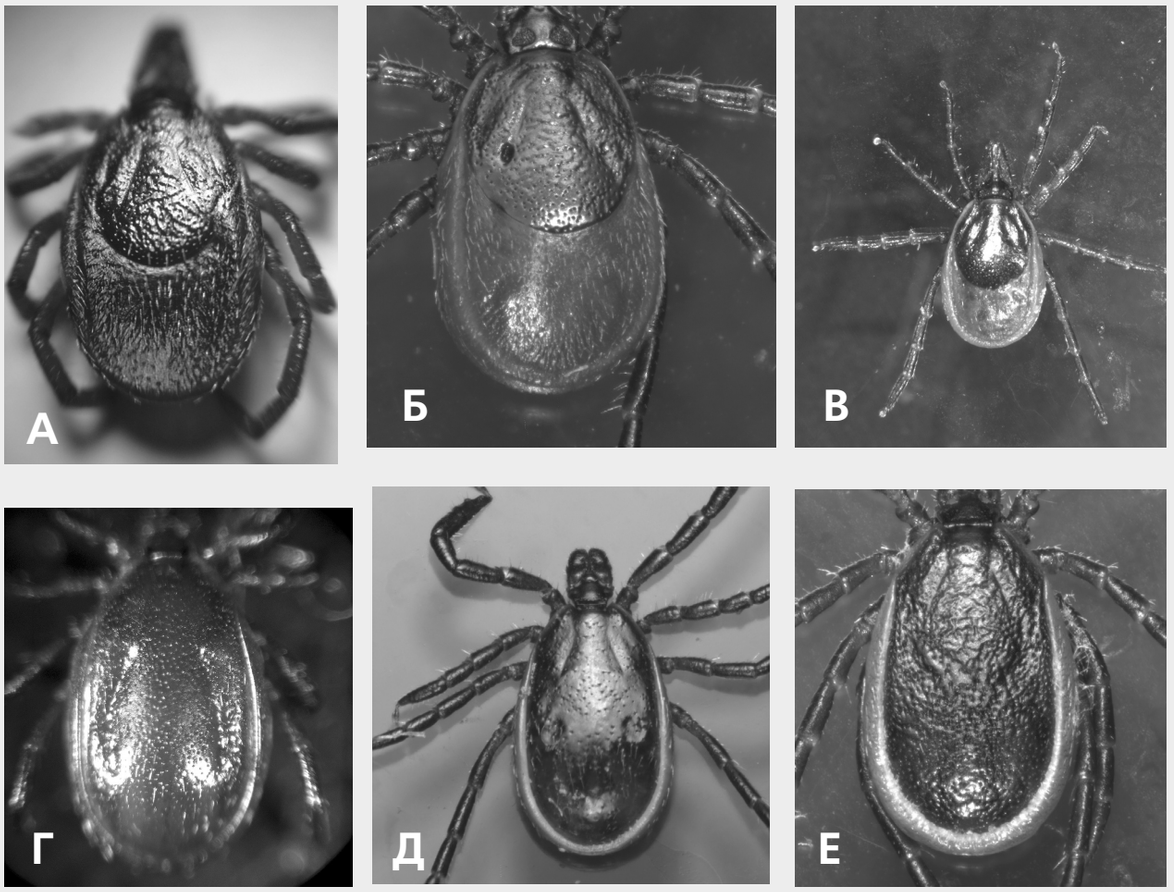


Рис. 3. **Некоторые типы аномалий экзоскелета у самок и самцов рода *Ixodes*:**
А – P9 аномалия скутума «шагреневая кожа» самки *I. ricinus* (Эстония, 2007); Б – P8 одиночная вмятина на скутуме самки *I. persulcatus* (Красноярск, 2018); В – P22 атрофия ноги самки *I. pavlovskyi* (о. Русский, 2018); Г – P13 две пары вдавлений на конскутуме самца *I. ricinus* (Череповец, 2008); Д – P11 пара ямок на конскутуме у самца *I. persulcatus* (о. Русский, 2019); Е – P9 «шагреневая кожа» у самца *I. pavlovskyi* (Красноярск, 2018)

В Атласе не приведены редкие патологические изменения, подчас существенные, возникающие на предшествующих фазах развития, приводящие в конце к гибели их носителей. Нимфы, а тем более личинки *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* относительно редко нападают на людей, в силу чего не могут иметь большого эпидемиологического значения. Вместе с тем этого нельзя сказать о преимагинальных фазах *I. ricinus*, которые охотно присасываются к людям и поэтому требуют особого внимания.

Список использованной литературы
References

1. Алексеев А. Н. Антропогенный пресс, патоморфология переносчика, обилие возбудителя болезни Лайма. Доклады Академии Наук. 1995; 340(4): 563–565. [Alekseev A. N. 1995. Anthropogenic press, pathomorphology of the vector, and abundance of the Lyme disease agent. Doklady Akademii Nauk. 1995; 340(4): 563–565.] [in Russian].

2. Алексеев А. Н., Дубинина Е. В. Генетические и фенотипические различия популяций на протяжении ареала таежных клещей *Ixodes persulcatus* – переносчиков множественных клещевых инфекций. Современные проблемы общей, медицинской и ветеринарной паразитологии. Труды IV Международной научной конференции. Витебск: Гос. медицинский университет. 2004: 126–129. [Alekseev A. N., Dubinina H. V. Genetic and phenotypic differences in populations throughout the range of taiga ticks

PrikEntomoolog_01-21.indd 12 22.04.2021 13:09:22

Ixodes persulcatus – carriers of multiple tick-borne infections. Modern problems of General, medical and veterinary Parasitology. Proceedings of the IV International scientific conference. Vitebsk: State Medical University. 2004: 126–129.] [in Russain].

3. Алексеев А. Н., Дубинина Е. В., Семенов А. В. Смешанные инфекции в клещах-переносчиках рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) правило, а не исключение. Клещевые и паразитарные болезни. Всероссийская научная конференция «Клинические перспективы в инфектологии». Санкт-Петербург; 2001: 9–16. [Alekseev A. N., Dubinina H. V., Semenov A. V. Mixed infections in vector ticks of the genus *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) the rule, not the exception. Tick-borne and parasitic diseases. All-Russian scientific conference «Clinical perspectives in Infectology». St. Petersburg; 2001: 9–16.] [in Russain].

4. Алексеев А. Н., Дубинина Е. В., Юшкова О. В. Функционирование паразитарной системы «клещ – возбудитель» в условиях антропогенного пресса. – Санкт-Петербург, 2008. 147 с. [Alekseev A. N., Dubinina H. V., Jushkova O. V. Functioning of the «tick – pathogens» parasitic system under the influence of increasing anthropogenic pressing – St. Petersburg, 2008. 147 p.] [in Russian].

5. Волцит О. В. Биологическое разнообразие иксодовых клещей и методы его изучения. – М.: Зоологический музей; 1999. 98 с. (Зоологические исследования; вып. 4). [Voltsit O. V. Biological diversity of ixodid ticks and methods of its study. – Moscow: Zoological Museum; 1999. 98 p. (Zoological research, issue 4).] [in Russian].

6. Дубинина Е. В., Алексеев А. Н., Петрова В. В. Некоторые медицинские проблемы влияния антропогенных факторов на состояние популяции клещей-переносчиков инфекций. Проблемы экологии на пути к устойчивому развитию регионов. Всероссийская научно-техническая конференция. Вологда: ВоГТУ; 2005: 49–53. [Dubinina H. V., Alekseev A. N., Petrova V. V. Some medical problems of the influence of anthropogenic factors on the state of the population of ticks that carry infections. Environmental problems on the way to sustainable development of regions. All-Russian scientific and technical conference. Vologda: VoGTU; 2005: 49–53.] [in Russian].

7. Дубинина Е. В., Волцит О. В., Алексеев А. Н. Упрощенный способ прижизненного различения двух видов клещей рода *Ixodes* в симпатричных очагах смешанных инфекций. Пест-менеджмент. 2007; 2: 24–27. [Dubinina H. V., Voltsit O. V., Alekseev A. N. Simplified method for distinguishing two types of *Ixodes* ticks in sympatric foci of mixed infections. Pest-management. 2007; 2: 24–27.] [in Russian].

8. Дубинина Е. В., Никитин А. Я. История одного открытия (*Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev, 1946). Сообщение 1. Открытие и доказательство валидности *Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev, 1946. Пест-менеджмент. 2020. 2: 5–13. [Dubinina H. V., Nikitin A. Ya. The history of one discovery (*Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev, 1946). Communication 1. *Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev, 1946: history of description and corroboration of the species validity. Pest-management. 2020; 2: 5–13.] [in Russain].

9. Злобин В. И., Рудаков Н. В., Малов И. В. Клещевые трансмиссивные инфекции. Новосибирск: Наука. 2015. 224 с. [Zlobin V. I., Rudakov N. V., Malov I. V. Tick-borne vector-borne infections. Novosibirsk: Nauka. 2015. 224 p.] [in Russian].

10. Колесникова Н. М., Герасимова С. Г., Ишмухамедов А. А., Погодина В. В. Эволюция клещевого энцефалита за 80-летний период: основные проявления, вероятные причины. Эпидемиология и вакцинопрофилактика. 2020; 19(3): 78–88. [Kolesnikova N. M., Gerasimov S. G., Ishmukhametov A. A., Pogodina V. V. Evolution of tick-borne encephalitis over an 80-year period: Main manifestations, probable causes. Epidemiology and vaccinal prevention. 2020; 19(3): 78–88.] [in Russian].

11. Коренберг Э. И., Помелова В. Г. Осин Н. С. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. – М.: Комментарий. 2013. 464 с. [Korenberg E. I., Pomelova V. G., Osin N. S. Natural focal infections transmitted by ixodid ticks. – Moscow: Comment. 2013. 464 p.] [in Russian].

12. Морозов И. М., Алексеев А. Н., Дубинина Е. В. и др. Полиморфизм фенотипической структуры популяции таежного клеща и его эпидемиологическое значение. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2015; 3: 42–45. [Morozov I. M., Alekseev A. N., Dubinina H. V. et al. Polymorphism of the phenotypic structure of the taiga tick population and its epidemiological significance. Medical parasitology and parasitic diseases. 2015; 3: 42–45.] [in Russian].

13. Никитин А. Я., Морозов И. М. Географическая изменчивость экзоскелета таежного клеща. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2017; 3: 28–32. [Nikitin A. Ya., Morozov I. M. Geographical variability of the taiga tick exoskeleton. Medical parasitology and parasitic diseases. 2017; 3: 28–32.] [in Russian].

14. Никитин А. Я., Панова Т. С., Алексеев А. Н. и др. Частота аномалий экзоскелета у самок таежного клеща в популяциях из приго-

PrikEntomoolog_01-21.indd 13 22.04.2021 13:09:23

родов Иркутска и Братска. Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». 2011; 4(1): 95–98. [Nikitin A. Ya., Panova T. S., Alekseev A. N. et al. The frequency of abnormalities of the exoskeleton of females of the taiga tick in the populations from the suburbs of Irkutsk and Bratsk. News of Irkutsk state University. Series «Biology. Ecology». 2011; 4(1): 95–98.] [in Russian].

15. Никитин А. Я., Сидорова Е. А., Морозов И. М., Андаев Е. И. Роль особей таежного клеща с аномалиями экзоскелета в поддержании циркуляции боррелий. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2016; 3: 55–56. [Nikitin A. Ya., Sidorova E. A., Morozov I. M., Andaev E. I. The role of taiga ticks individuals with exoskeletal abnormalities in maintaining *Borrelia* circulation. Medical parasitology and parasitic diseases. 2016; 3: 55–56.] [in Russian].

16. Павловский Е. Н. Уродства и ненормальности у клещей надсемейства Ixodoidea. Паразитологический сборник. 1939; 7: 7–44. [Pavlovsky E. N. Deformities and abnormalities in ticks of the superfamily Ixodoidea. Parasitological sbornik. 1939; 7: 7–44.] [in Russian].

17. Первомайский Г. С. Изменчивость пастбищных клещей (Acarina, Ixodidae) и значение ее для систематики. Труды Всесоюзного энтомологического общества. 1954; 44: 62–201. [Pervomaisky G. S. Variability of pasture ticks (Acarina, Ixodidae) and its significance for taxonomy. Proceedings of Entomological society. 1954; 44: 62–201.] [in Russian]

18. Померанцев Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae). (В серии Фауна СССР. Паукообразные.) 4 (2). – М.-Л.: Изд. АН СССР; 1950. 224 с. [Pomerantzev B. I. Ixodid icks (Ixodidae). (In the series Fauna of the USSR. Arachnoidea.) 4(2). – Moscow–Leningrad: Publishing USSR Academy of Sciences. 1950. 224 p.] [in Russian].

19. Семенов А. В., Алексеев А. Н., Дубинина Е. В. и др. Выявление генотипической неоднородности популяции *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) Северо-запада России и особенности распределения клещевых патогенов – возбудителей болезни Лайма и эрлихиозов в различных генотипах. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2001; 3: 11–15. [Semenov A. V., Alekseev A. N., Dubinina H. V. et al. Detection of genotypical heterogeneity of *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) population in the north-west region of Russia and specific features of the distribution of tick-borne pathogens and Ehrlichia infections in different genotypes. Medical parasitology and parasitic diseases. 2001; 3: 11–15.] [in Russian].

20. Успенский И. В. Кровососущие клещи (Acarina, Ixodoidea) как существенный компонент городской среды. Зоологический журнал. 2017; 8(96): 871–98. [Uspensky I. V. Blood-sucking ticks (Acarina, Ixodoidea) as an essential component of the urban environment. Zoological journal. 2017; 8(96): 871–98.] [in Russian].

21. Филиппова Н. А. История ареала у иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) – переносчиков возбудителей природноочаговых болезней как один из факторов формирования их внутривидового биоразнообразия. Энтомологическое обозрение. 2017; 96(1): 157–184. [Filippova N. A. 2017. Range history of Ixodid mites (Acarina, Ixodidae) – vectors of pathogens of natural focal diseases as one of the factors of formation of their intraspecific biodiversity. Entomological review. 2017; 96(1): 157–184.] [in Russian].

22. Якименко В. В., Малькова М. Г., Шпынов С. Н. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск, Издательство «Омский научный вестник». 2013. 240 с. [Yakimenko V. V., Malkova M. G., Shpynov S. N. Ixodid ticks of Western Siberia: fauna, ecology, basic research methods. Omsk: Publishing house "Omsk scientific Bulletin". 2013. 240 p.] [in Russian].

23. Alekseev A. N., Dubinina H. V. Some aspects of mite (Oppiidae) and tick (Ixodidae) pathology as a result of antropogenic pressure. Acarology IX. Proceedings / R. Mitchell, D. J. Horn, G. R. Needham, W. C. Welborun (eds.). Columbus, Ohio. 1996; 1: 117–120.

24. Alekseev A. N., Dubinina H. V., Chirov P. A. et al. Peculiarities of cadmium-tolerant populations of *Ixodes* ticks: specificity of their microbiocenoses, immunity and vector capacity. Acarina. 2005; 13(1): 93–104.

25. Alekseev A. N., Dubinina H. V., Jääskeläinen A. E. et al. First report on tick-borne pathogens and exoskeleton anomalies in *Ixodes persulcatus* Schulze ticks (Acari: Ixodidae) collected in Kokkola coastal region, Finland. International Journal of Acarolology. 2007; 33(3): 253–258.

26. Alekseev A. N., Semenov A. V., Dubinina H. V. Genetic heterogeneity of *Ixodes persulcatus* tick's population and its probable relationships with a different reactions of ticks to the abiotic factors and their susceptibility to different pathogens. Zoological sessions. Annual reports 1998. St. Petersburg. 1999: 91–96.

27. Campana-Rouget Y. La tératologie des tiques. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, 1959: 34(1–3), 209–431. [in French].

PrikEntomoolog_01-21.indd 14 22.04.2021 13:09:23

28. Dubinina H. V., Alekseev A. N., Svetashova E. S. New *Ixodes* tick populations appearing as a result of, and tolerant to, cadmium contamination. Acarina. 2004; 12(2): 141–149.

29. Joan T. Casi de gynandromorfismo en una garrapata *Amblyomma neumanni* Rib. Primera Reunion Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales Tucuman. Buenos-Aires; 1919: 421–425.

30. Ludwig M., Kratzmann M., Alberti G. Accumulation of heavy metals in two oribatid mites. Modern Acarology. / F. Dusbábek, V. Bukva (eds.). Academia, Prague. 1991; 1: 651 p.

31. Olenev N. O. Teratologische Erscheinungen bei den Zecken (Ixodoidea). Zoologischer Anzeiger. 1931; 93: 281–284.

32. Warburton C., Nuttall G. H. F. On new species of Ixodidae, with a note on abnormalities observed in ticks. Parasitology. 1909; 60: 57–76.

The history of studying of the ixodid tick with exoskelet's anomalies and their role in tick–borne infections epidemiology

H.V. Dubinina[1], Y.A. Verzhutskaya[2], A.Ya. Nikitin[2]

[1] Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia; e-mail: anadev@yandex.ru;

[2] Irkursk Research Antiplague Institute of the Rospotrebnadzor, Irkutsk, Russia; e-mail: nikitin_irk@mail.ru

This article is devoted to the extremely important problem – the spread of tick-borne infections and role of Ixodid tick with exoskelet's anomalies in the incidence of tick-borne infections. In the 90s of the twentieth century, due to the increase in the abundance of representatives of the genus Ixodes and contacts of the population with them, the tick-borne infections, become one of the most serious problems for public health in Russia and some of other countries of the world. Despite a decrease in the tick-borne encephalitis morbidity in the next two decades, the problem of prevention of tick-borne infections only escalated, due to expansion of area of a number of vector species and an increase in the duration of their seasonal activity under the influence of climate warming, as well as the detection and start of official registration of new nosoforms. This was especially evident in cities, where about a quarter of the population of Russia live under conditions of technogenic air pollution. The growth of the planet's population, the increase in the technical and energy armament of human has led to the observed changes in ecosystems and to their transformation.

The purpose of the review is to show how, using biological objects, to identify the "marks" of anthropogenic pressure on populations of Ixodid ticks, to assess the danger to humans, the presence in the habitat of the main vector species of the vector with different levels of intrapopulation polymorphism by morphological features of the body structure. The realization of such works will allow specialists to proactively identify territories and the magnitude of environmental pressure on the functioning of the tick's body as a carrier of pathogenic pathogens, thereby helping to reduce the likelihood of human infection.

Key words. Ixodid tick, Ixodes, exoskelet's anomalies, tick-borne infections epidemiology.

PrikEntomoolog_01-21.indd 15 22.04.2021 13:09:23