

ФЕДЕРАЛЬНОЕ КАЗЕННОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ЗДРАВООХРАНЕНИЯ
«СТАВРОПОЛЬСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ПРОТИВОЧУМНЫЙ ИНСТИТУТ» ФЕДЕРАЛЬНОЙ СЛУЖБЫ ПО
НАДЗОРУ В СФЕРЕ ЗАЩИТЫ ПРАВ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ И
БЛАГОПОЛУЧИЯ ЧЕЛОВЕКА

На правах рукописи

Лазаренко Евгения Владимировна

**ЭКОЛОГО-ЭПИЗОТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА *DERMACENTOR* КОСН, 1844
В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ТРАНСМИССИВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ НА
ТЕРРИТОРИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ**

1.5.17. Паразитология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Дубянский Владимир Маркович

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
1.1. История изучения иксодовых клещей рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844 в природных очагах трансмиссивных инфекций Центрального Предкавказья.....	12
1.2. Природно-климатические условия обитания иксодовых клещей рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844 на территории Центрального Предкавказья.....	31
2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	39
2.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	39
2.2 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	48
2.2.1. Клещи рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844 как элементы структуры природных очагов трансмиссивных инфекций на территории Центрального Предкавказья.....	48
2.2.1.1. Распространение и ландшафтно-биотопическая приуроченность клещей рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844 на территории природных очагов трансмиссивных инфекций.....	48
2.2.1.2. Сезонная динамика численности иксодид и влияние абиотических факторов на состояние популяции	57
2.2.1.3. Паразито-хозяйные связи клещей рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844.....	68
2.2.1.4. Физиологический возраст иксодовых клещей рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844 как показатель состояния популяции.....	77
2.2.1.5. Подходы к прогнозированию численности клещей рода <i>Dermacentor Koch</i> , 1844.....	84

2.2.2.	Зараженность клещей рода <i>Dermacentor</i> Koch, 1844 возбудителями природно-очаговых инфекций на территории Центрального Предкавказья.....	87
2.2.2.1.	Исследование иксодовых клещей на зараженность возбудителем туляремии.....	87
2.2.2.2.	Исследование иксодовых клещей на зараженность возбудителем лихорадки Ку.....	91
2.2.2.3	Исследование иксодовых клещей на зараженность возбудителями клещевых риккетсиозов.....	95
	ОБСУЖДЕНИЕ.....	100
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	110
	ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ.....	112
	ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ.....	113
	СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	114
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	115
	ПРИЛОЖЕНИЯ.....	145

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Широкое распространение иксодовых клещей в различных ландшафтных зонах России, их опасность как переносчиков инфекционных болезней человека и животных, сложность изучения из-за многообразия жизненных циклов и мозаичности пространственного распределения делают актуальной задачу детального изучения особенностей биологии клещей в различных регионах России и уточнения их роли в циркуляции возбудителей природно-очаговых инфекций.

Среди иксодовых клещей, обитающих в Центральном Предкавказье, представители рода *Dermacentor* Koch, 1844 характеризуются высокой численностью, широким распространением, паразитированием на многих видах хозяев, способностью хранить и передавать возбудителей природно-очаговых инфекций различной этиологии. Эти факторы делают их важными элементами структуры природных очагов трансмиссивных болезней [103,180 186, 207].

Важное эпидемиологическое и эпизоотологическое значение иксодовых клещей заключается не только в их способности получать возбудителя инфекции (или их совокупность), сохранять возбудителей, передавать по ходу метаморфоза, а также заражать позвоночное животное. Не менее важным при этом является длительная продолжительность жизни клещей, по сравнению с другими членистоногими (до трех лет). Кроме того, эпизоотологическое и эпидемиологическое значение клещей обусловлено особенностями распределения по территории, жизненных циклов, связей с хозяевами, сезонной и многолетней динамикой активности и численности. Особое внимание этому вопросу следует уделить в Центральном Предкавказье, так как на указанной территории проявляют свою активность природные очаги Крымской геморрагической лихорадки (КГЛ), туляремии, регистрируются случаи заболевания людей болезнью Лайма, клещевыми риккетсиозами [98, 120, 185].

Несмотря на то, что к настоящему времени имеются данные по распространению, распределению между хозяевами, сезонной активности

основных видов иксодовых клещей рода *Dermacentor* в Центральном Предкавказье, актуальным остается изучение и уточнение таких вопросов, как современное состояние популяции, сезонные колебания численности, роль иксодид в циркуляции природных патогенов, разработка методов прогноза численности и др. Требуют дополнения сведения о возрастной структуре популяции и факторах, их определяющих.

Исходя из вышесказанного, представляется необходимым оценить современное состояние популяций и естественную зараженность видов рода *Dermacentor* как важнейших представителей иксодовых клещей в природных очагах трансмиссивных инфекций на территории Центрального Предкавказья.

Степень разработанности темы исследования. Данные по экологии *Dermacentor marginatus*, *Dermacentor reticulatus* и *Dermacentor niveus* в СССР, а затем в России, представлены в работах отечественных исследователей И.Г. Галузо [42, 43]; Б.И. Померанцева [142]; Е.Н. Павловского [133–135]; В.Н. Беклемишева [21, 22]; В.М. Попова [143]; Н.Г. Олсуфьева [127 –129]; Н.А. Филипповой [191]; Г.В. Колонина [78]; Ю.С. Балашова [11;13-19]; Ю.М. Тохова [178 – 186].

Паразитологами на территории Предкавказья были проведены многочисленные исследования установившие фауну, биологические и экологические особенности и паразито-хозяйинные связи клещей рода *Dermacentor*: Белавин В.С. [23]; Гусева А.А. [56]; Елагин В.И. [63 – 65]; Котти Б.К. [90]; Кошкина Н.А. [93]; Попова Е.В. [144]; Теплова И.Е. [176]; Тифлова Л.А. [177].

Много исследований посвящено выяснению роли иксодовых клещей, в том числе рода *Dermacentor*, в природных очагах трансмиссивных инфекций на исследуемой территории: Белицер А.В. [24 – 25]; Брюханова А.Ф. [34]; Гроховская И.М. [50,51]; Гусева А.А. [55,57]; Каменский С.Н. [71]; Мирошниченко М.А. [119]; Никольский С.Н. [123, 124], Котти Б.К. [91], Тохов Ю.М. [178,180,185].

Цель работы. Изучить рецентную структуру популяции иксодовых клещей рода *Dermacentor* на территории Центрального Предкавказья и определить их эпизоотологическое значение в природных очагах трансмиссивных болезней, сформировать подходы к прогнозированию численности.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие **основные задачи:**

1. Изучить современное распространение и биотопическую приуроченность видов рода *Dermacentor* на территории Центрального Предкавказья.
2. Уточнить паразито-хозяйинные связи иксодид на разных стадиях развития.
3. Определить основные абиотические факторы, влияющие на численность иксодовых клещей.
4. Проанализировать сезонные изменения физиологического возраста иксодовых клещей.
5. Определить подходы к прогнозированию колебаний численности клещей рода *Dermacentor*.
6. Исследовать иксодовых клещей рода *Dermacentor* на зараженность возбудителями природно-очаговых трансмиссивных болезней.

Научная новизна. На основании метода максимальной энтропии MaxEnt смоделировано современное географическое распространение клещей рода *Dermacentor* в Центральном Предкавказье. Выявлен комплекс факторов, влияющих на распространение видов рода *Dermacentor*, уточнен их потенциальный ареал.

У видов рода *Dermacentor* имеются отличия в биотопическом распределении и сезонной активности в различных ландшафтных провинциях Центрального Предкавказья. *D. reticulatus* и *D. niveus* предпочитает берега рек и озер, *D. marginatus* - целинные участки степи. Сроки развития одного поколения в лесостепных и предгорных ландшафтах наступают позже, чем в степных и полупустынных в среднем на одну – две недели.

Впервые изучен возрастной состав популяций клещей *D. marginatus*, и *D. reticulatus* на территории Центрального Предкавказья.

Впервые прослежена связь между физиологическим возрастом (ФВ) иксодовых клещей рода *Dermacentor* и их восприимчивостью к патогенам – выявлена достоверно выраженная связь более частого обнаружения зараженных клещей II ФВ по сравнению с III и IV ФВ.

Представлен подход к прогнозированию численности иксодовых клещей рода *Dermacentor*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Характеристика клещей рода *Dermacentor* имеет важное значение для выяснения вопросов функционирования природных очагов инфекционных болезней на территории Центрального Предкавказья. Полученные результаты положены в основу разработки тактики выборочного подхода при оценке эпизоотологического значения популяции и организации борьбы с иксодовыми клещами. Предложенный С.П. Расницыным [153] и переработанный нами для клещей рода *Dermacentor* метод краткосрочного прогноза численности иксодовых клещей может быть использован при планировании сроков проведения эпизоотологического обследования.

Исследования по теме диссертационной работы выполнялись в рамках НИР «Совершенствование эпизоотологического и эпидемиологического мониторинга природных очагов инфекционных болезней на юге России в современных условиях» (2015-2020 гг.) № АААА-А16-116022510094-3, «Совершенствование эпидемиологического надзора за природно-очаговыми инфекциями, актуальными для рекреационных зон юга России (Черноморское побережье Краснодарского края и Кавказские Минеральные Воды)» (2019-2021 гг.) № ААА-А19-119032590019-8, «Эпизоотологический мониторинг за возбудителями природно-очаговых инфекций в урбоценозах с использованием геоинформационных систем (города Кавказских Минеральных Вод и Ставрополь)» (2021-2023 гг.) № 121040200148-3, «Количественные характеристики эпизоотического процесса и подбор предикторов для прогнозирования эпизоотической активности туляремии

в природном очаге на территории Ставропольского края 2021-2023 годы» (2021-2023 гг.) № 121040200145- 2.

Результаты научных исследований по диссертационной работе используются в образовательных программах (приложение А); на курсах профессиональной переподготовки при проведении лекционных, практических и лабораторных занятий по дисциплине Б1.О.32. «Паразитология и инвазионные болезни» образовательной программы высшего образования специальности 36.05.01 Ветеринария ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет» (приложение Б); при проведении лекционных и лабораторных занятий по дисциплине «Зоология» образовательной программы высшего образования специальности 06.03.01 Биология ФГАОУ ВО «Северо-Кавказский федеральный университет» (приложение В).

Методология и методы исследования. Основу исследований составили важнейшие положения методических подходов и Е.Н. Павловского [131–133]; В.Н. Беклемишева [22], Резника П.А. [154-156], Галузо И.Г. [42-43], Олсуфьева Н.Г. [125-128], Померанцева Б.И. [140], Филипповой Н.А. [189], Балашова Ю.С. [11;13-19] и др. с их научными школами, обеспечившими высокий уровень престижа российских паразитологов.

Работу выполняли с 2015 по 2024 гг. в лаборатории медицинской паразитологии, на стационарных участках в различных районах Ставропольского края.

В ходе выполнения работы были использованы как теоретические, так и эмпирические методы работы такие как: паразитологические, морфологические, микробиологические, математические и статистические.

Объектом исследования являлись популяции иксодовых клещей *D. marginatus*, *D. reticulatus*, *D. niveus*.

Предмет исследования – биотопическая приуроченность, физиологический возраст, паразито-хозяинные взаимоотношения, модели прогнозирования численности иксодид.

Причинно-следственные связи абиотических и биотических факторов, влияющих на активность и показатели численности эктопаразитозов, определяли путем обследования, исследования и сравнения данных с научными источниками.

Положения, выносимые на защиту.

1. На распределение клещей рода *Dermacentor* на территории Центрального Предкавказья влияет комплекс факторов, включающий три биоклиматические переменные для *D. marginatus* и *D. reticulatus* - количество осадков самого сухого периода, суточные колебания температуры (среднемесячные); изотермальность. Для *D. niveus* средняя температура самого сухого квартала, сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации), средняя температура самого влажного квартала.

2. Сроки активизации и скорость развития каждого поколения клещей в лесостепных и предгорных ландшафтных зонах Центрального Предкавказья наступают позже, чем в степных и полупустынных в среднем на 1 – 2 недели и зависят от специфических абиотических факторов (температура, влажность), характерных для зоны.

3. Изменение физиологического возраста активных иксодовых клещей взаимосвязано с изменением их обилия в течении сезона активности, что позволяет спрогнозировать и ретроспективно оценить ход сезонного обилия активных особей по их возрастному составу.

4. Определена статистически значимая взаимосвязь более частого обнаружения зараженных клещей II ФВ возбудителями природно-очаговых болезней бактериальной, вирусной и риккетсиозной этиологии по сравнению с клещами III и IV ФВ.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечивается обширным объёмом собранных данных, статистическим анализом и публикациями в рецензируемых научных изданиях. Выводы и рекомендации основаны на анализе результатов научных исследований.

Апробация результатов. Результаты исследований представлены и доложены на международной конференции «Общие угрозы – совместные действия. Ответ государств БРИКС на вызовы опасных инфекционных болезней»

(Москва, 2015); IX международной научно-практической интернет-конференции (Ставрополь, 2016); II Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных» (Ставрополь, 2017); II межрегиональном научно-практическом форуме специалистов «Актуальные вопросы инфекционной патологии Юга России» (Краснодар, 2017); XI съезде Всероссийского научно-практического общества эпидемиологов, микробиологов и паразитологов «Обеспечение эпидемиологического благополучия: вызовы и решения» (Москва, 2017); IX Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов Роспотребнадзора «Современные проблемы эпидемиологии, микробиологии и гигиены» (Иркутск, 2017); III межрегиональном Форуме специалистов «Актуальные вопросы инфекционной патологии Северо-Запада России» (Санкт-Петербург, 2018); III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных» (Ставрополь, 2018); XI Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов Роспотребнадзора «Современные проблемы эпидемиологии, микробиологии и гигиены» (Уфа, 2019); XII Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых Роспотребнадзора «Современные проблемы эпидемиологии, микробиологии и гигиены» (Ростов-на-Дону, 2020); XXV юбилейной ежегодной Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные вопросы клиники и эпидемиологии инфекционных болезней» (Махачкала, 2020); IV Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных» (Москва, 2021); Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные аспекты природной очаговости болезней» (Омск, 2024); V Международной научно-практической конференции по вопросам противодействия инфекционным заболеваниям (Санкт-Петербург, 2024).

Личный вклад соискателя. Сбор полевого материала и подготовка его к лабораторному исследованию, определение видового состава иксодид,

статистическая обработка материалов, анализ результатов и подготовка публикаций проведены при непосредственном участии автора. Доля участия автора в совместных публикациях составляет 70-80 %.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 24 научные работы, четыре из которых в периодических изданиях из перечня ведущих рецензируемых научных журналов, утвержденных ВАК Министерства образования и науки России.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 148 страницах компьютерного текста и состоит из введения, обзора литературы, собственных исследований, состоящих из материалов и методов и результатов исследований, обсуждения, заключения, практических предложений, перспектив дальнейшей разработки темы, списка сокращений и условных обозначений, списка литературы, приложений. Список литературы включает 249 источников, в том числе 209 работ отечественных и 40 работ зарубежных авторов. Материалы иллюстрированы 26 таблицами и 15 рисунками.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История изучения иксодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 в природных очагах трансмиссивных инфекций Центрального Предкавказья

Иксодовые клещи – одна из важнейших групп паразитических членистоногих, участвующих в распространении опасных для человека и животных возбудителей инфекционных болезней. Для многих микроорганизмов клещи являются биологическими хозяевами [133, 135]. Исключительное практическое значение иксодовых клещей как переносчиков возбудителей опасных трансмиссивных инфекций человека и животных давно привлекает внимание исследователей [15 - 17, 21, 80, 81, 86, 113, 114, 223, 226, 230, 241].

В пределах Центрального Предкавказья, иксодовые клещи рода *Dermacentor* Koch, 1844 отличаются значительной численностью, широким ареалом, паразитированием на разнообразных животных и возможностью сохранять и передавать микроорганизмы. В совокупности эти факторы делают их важными элементами природных очагов трансмиссивных болезней.

На территории России изучение иксодовых клещей началось в XIX веке. На первых этапах они рассматривались исключительно как зоологические объекты. Более поздние работы, такие как исследования Ю.Г. Вагнера [37], посвященные эмбриональному развитию клеща *Boophilis calcaratus* (*Ixodes calcaratus*), и работы А.А. Бируля [28] по морфологии и систематике ряда клещей, внесли существенный вклад в науку. Важнейшим этапом изучения иксодовых клещей стала публикация первой сводки о клещах России, осуществленная В.Л. Якимовым и Н.Н. Коль-Якимовой [208].

К 1910 г. для территории Предкавказья в литературе были указаны только два вида клещей *Ixodes ricinus* и *Hyalomma aegypti*.

Интенсивное изучение иксодовых клещей Предкавказья началось в 20-х годах XX века и связано с проблемой пироплазмозов домашних животных, особенно актуальной на данной территории. Профессор С.Н. Каменский с 1924 по

1927 гг. ведет научно исследовательскую работу по пироплазмозу на Северном Кавказе [74]. Им описано 13 видов клещей, ранее здесь неизвестных, составлен определитель клещей Северного Кавказа, приведена таблица распределения клещей в связи с топографией местности. Для рода *Dermacentor* указано наличие двух видов – *D. reticulatus*, *D. niveus*.

С 1930 года началась обработка Н.О. Оленевым большой коллекции клещей Института сравнительной патологии Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина, давшая ряд новостей по роду *Dermacentor* [125]. Он описал несколько новых видов, а также ареал *D. niveus*. В 1931г. им составлен определитель, в котором он систематизировал все сведения о видах клещей рода *Dermacentor* в пределах СССР. Для рода *Dermacentor* установлено наличие в фауне СССР 6 видов. Вид *D. marginatus* был выделен им в отдельный подрод *Dermacentorites*. К сожалению, он не смог отделить *D. marginatus* от *D. silvarum*.

В 30 – 40 гг. XX века систематика иксодовых клещей остается мало разработанной. В статьях этих лет виды приводятся под иными, чем теперь принято, названиями. Изучением видового состава и биологии иксодовых клещей в это время занимаются А.В. Белицер [24, 25], Н.И. Алфеев [3 – 5].

Д.Н. Засухин [69,70] приводит сборы *D. niveus* с хомяков, ежей и тушканчиков.

В работе Н.А. Соболева с соавторами [173] приводятся сведения о двух видах рода – *D. marginatus* и *D. niveus*, обнаруженных на территории Ставропольского края.

В 30-х годах XX века появились научные труды, освещающие вопросы о сезонах паразитирования некоторых видов рода *Dermacentor* в регионе Центрального Предкавказья [23, 126 –129]. Впоследствии изучение экологии и биологии разных видов иксодовых клещей получили развитие в связи с решением актуальных задач медицины и ветеринарии.

В работе П.А. Резника [158] приводятся результаты сравнительно-морфологического исследования личинок трех видов клещей рода *Dermacentor*,

из которых *D. marginatus*, *D. pictus* собраны в окрестностях Ставрополя, а по *D. nuttali* материал был собран в Читинской области.

В 1950 г. Б.И. Померанцевым в IV томе «Фауна СССР», посвященном клещам сем. Ixodidae, приведены сведения по биологии, географическому распространению и патогенному значению клещей [142]. В данном определителе Б.И. Померанцев считает необходимым сохранить деление рода *Dermacentor* на 3 подрода: *Dermacentor* (s.str.), *Amblyocentor* Schulze, 1932, *Indocentor* Schulze, 1933. Для фауны СССР установлено восемь видов рода.

В.М. Гусевым с соавторами [52, 53] в разные сезоны 1952-1957 гг. изучалось значение птиц в расселении клещей. Выяснено, что *D. marginatus* и *D. daghestanicus* попадают на птиц случайно. В переносе их на значительное расстояние птицы значения не имеют.

О.В. Афанасьевой [8] с соавторами были изучены паразито-хозяйные связи *D. niveus*. Основными хозяевами для взрослых клещей служат: крупный рогатый скот, лошадь, верблюд, свинья. Найдены клещи и на диких копытных – кабане, бухарском олене, горном баране. Часто встречаются на ушастых ежах. Самки и самцы этого вида активно нападают на человека. Личинки и нимфы паразитируют на насекомоядных (ежи) и мелких грызунах. Так же они были найдены на бурозубках, сонях, домовых и лесной мышах, обыкновенной полевке, водяной полевке. При кормлении на несвойственном хозяине тип развития этого вида может меняться с треххозяинного на двуххозяинный.

К.И. Кривоносовым [94] отмечено паразитирование *D. marginatus* на предкавказском хомяке.

Согласно исследованиям А.А. Гусевой и И.М. Гроховской [55, 56] доминирующим видом на КРС в зоне злаковой степи Ставропольского края является *Hyalomma marginatum*. При сборах на флаг в лесополосах, примыкающих к пастбищам были встречены клещи *D. marginatus*.

В исследованиях В.И. Елагина [63, 64] акцент сделан на изучении жизненных циклов *D. marginatus*. Автор проводил как полевые так и

лабораторные эксперименты что позволило установить продолжительность жизни и приуроченность к хозяевам в природе.

В опытах В.В. Кучерука с соавторами [99] рассматривалась степень заражения различных млекопитающих личинками и нимфами иксодовых клещей и способность зверьков к активной обороне от эктопаразитов. Установлено, что при выпуске личинок и нимф *D. marginatus* на зверьков, способных свободно обороняться, домовая и лесная мыши почти не выкармливали личинок. На мышах с надетым воротничком, т.е. частично лишенных возможности самозащиты, выкармливалось до 61 % пущенных личинок. Возможности самозащиты разных видов мелких млекопитающих объясняют отличия в локализации личинок и нимф на теле различных хозяев.

Приводя видовой состав иксодид Терско-Кумского междуречья, М.Н. Мирзоева [118] указывает для рода *Dermacentor* наличие 3 видов: *D. marginatus*, *D. daghestanicus*, *D. pictus*. В работе приведены сведения о паразито-хозяйственных связях иксодовых клещей и сезонах паразитирования.

А.А. Гусева [56] насчитала на территории Ставропольской возвышенности 27 видов иксодовых клещей, из них четыре вида рода *Dermacentor*: *D. marginatus*, *D. daghestanicus*, *D. pictus*, *D. silvarum*. В приведенном ею списке содержатся сведения о местах и сезонах находок клещей.

П.А. Резник [155 – 159] в своих работах проводит большой сравнительный анализ распространения, паразито-хозяйственных связей, фенологии клещей рода *Dermacentor* России и сопредельных странах.

И.Е. Теплова с соавторами [176] сосредоточились на изучении о распространении, биологии, экологии лугового клеща *D. reticulatus* на территории Ставропольского края.

Б.К. Котти и О.Ю. Гудиева [90] исследовали сезонные изменения численности клещей в условиях городской среды.

В работах Ю.М. Тохова [178, 179, 171, 183, 184] рассмотрено влияние абиотических и биотических факторов на иксодовых клещей. Также показано, что фауна иксодид Ставропольского края представлена четырнадцатью видами.

Широкое распространение имеют *D. marginatus* - индекс обилия (ИО) 14,8, субдоминант *D. reticulatus* – ИО 2,8. *D. niveus* эпизодически встречается на востоке края - ИО 0,01.

К настоящему времени практически установлено географическое распространение многих видов иксодид, и эти материалы собраны в работе В.Г. Колонина [78]. По его данным, ареал *D. reticulatus* заходит наиболее далеко на север. Охватывает Великобританию (юго-западная Англия, западный Уэльс), Испанию, Францию, Бельгию, юго-запад Германии, Австрию, восточную часть Польши, Чехию, Словакию, запад Венгрии, северо-восток Румынии. Численность вида и его размещение в ареале неравномерны. Он обычен во Франции, но редок в Испании, Великобритании и Центральной Европе.

В работах И.Л. Кулик и Н.С. Винокуровой [97] обобщены данные по распространению этого вида на территории России и сопредельных стран. Здесь вид занимает центральные и южные районы европейской части, горные леса Крыма, Северного Кавказа и Восточного Закавказья, южные районы Западной Сибири, некоторые районы северного и восточного Казахстана, Северный Алтай, а также предгорья гор Юго-Восточного Казахстана, Западного Тянь-Шаня и горные степные районы Копет-Дага. Также авторами рассмотрена биотопическая приуроченность клещей *D. reticulatus* в различных частях ареала [97, 118, 142, 159].

По данным В.Г. Колонина [78], *D. marginatus* обладает исключительно обширным ареалом, включающим Европу – Португалия, Испания, Франция, Германия, Швейцария, Австрия, Словакия, Венгрия, Румыния, Болгария, Греция, Югославия, Италия, Молдавия; Северную Африку – Марокко, Алжир, Тунис; Азию - Турция, Сирия (север), Иран (север), Афганистан (северо-восток), Китай. На территории России и сопредельных стран занимает Украину, центрально-черноземные области, Среднее Поволжье, Башкирию, Крымский полуостров (за исключением южного побережья), Северное Предкавказье и Закавказье (за исключением высокогорий центрального Кавказа и пустынных районов Азербайджана), южные районы Западной Сибири, Северный Казахстан, горы

Средней Азии [42, 96,142] . На большей части своего ареала – обычный, а местами многочисленный вид. В южной части ареала – редок. О распространении клещей в Северо – Западном Прикаспии имеются противоречивые данные. По сведениям некоторых авторов [10, 64, 203-204] клещи этого вида отсутствуют в южных районах Ростовской и Астраханской областей и в северо-восточных районах Ставропольского края. В то же время Н.И Ганиев[44] считает, что клещи изредка встречаются по всей Сарапинской низине, в Кума-Манычской впадине, Ногайской степи.

В Литве, согласно исследованиям А. Paulauskas [235], иксодовые клещи *D. reticulatus* встречается в центральных и западных районах, но наблюдается тенденция к расширению на север и юг.

В Венгрии доминирующими видами являются *D. reticulatus* и *D. marginatus*. Исследования показали значительное преобладание количества самок над самцами в некоторых районах [225].

В соседней Хорватии М. Dobes с коллегами не зафиксировали присутствие клещей *Dermacentor reticulatus* [212].

В Испании исследователи обнаружили пять видов иксодовых клещей: *Dermacentor marginatus* (41,17%), *Dermacentor reticulatus* (11,76%), *Rhiphicephalus sanguineus* (17,64%) и *Ixodes ricinus* (23,52%) [227].

В Нидерландах ситуация проще. Здесь зарегистрировано 2 вида клещей - *Ixodes ricinus* и *Haemaphysalis punctata*. Предпочтительными местами обитания иксодид на данной территории были песчаные дюны и лесные массивы, окружающие пастбища[232].

Биотопической приуроченности клещей соответствуют следующие типы растительности: луговые степи, остепненные луга в сочетании с участками лесов (лесостепь), разнотравно-дерновинно-злаковые, дерновинно-злаковые и полынно-злаковые степи, а также горные луговые степи и остепненные луга в сочетании с зарослями кустарников и горные дерновинно-злаковые степи [96]. Б.Ю. Дикаев [60,61] указывает, что в горных районах вид *D. marginatus* поднимается до высоты 3500 м над у.м.

Ареал *D. niveus* охватывает Азию – Турция (восток), Иран (север), Афганистан, Китай (Синьцзянь, Тибет), Монголия [78]. В Российской Федерации распространен в Саратовской, Астраханской Волгоградской областях, в Крыму, Чеченской Республике, Ингушетии, Дагестане [45, 70]. Относится к малочисленным видам. Н.А. Соболев с соавторами [173], И.Г. Галузо [43], А.А. Гусева [56] указывают на находки этого вида в ряде районов Ставропольского края (Левокумский, Петровский, Курский). По данным М.Н. Мирзоевой [118], вид регистрируется в Восточном Прикаспии. Обитатель зоны пустынь, где населяет долины рек, оазисы, плавни и т.п. Вдали от них на неорошаемой территории почти не встречается. В горы поднимается только по пустынным участкам [78]. По данным Я.Ф. Шатас [203], в Дагестане встречается только на низменных участках, в горы не поднимается.

Вид очень близок к *D. marginatus*, и Б.В. Лотоцкий [110] рассматривал *D. niveus* (= *D. daghestanicus*) в качестве его подвида. На равнине их ареалы аллопатричны, а в горах они четко занимают разные пояса и биотопы и вместе не встречаются.

Согласно современной систематике род *Dermacentor* Koch, 1844 принадлежит к подсемейству *Amblyomminae* Banks, 1907 семейства *Ixodidae* Murray, 1877. Внутри данного рода выделяют 3 подрода – *Dermacentor* (s.str) Koch; *Serdjukovia* Dias, 1963; *Asiacentor* Filippova et Panova, 1974 [191]. В фауне России и сопредельных стран установлено 10 видов рода относящихся к трем под родам. По данным исследований на территории Предкавказья встречаются три вида рода *Dermacentor*: *D. marginatus* (Sulzer, 1776); *D. reticulatus* (Fabricius, 1794) (= *D. pictus* Hermann, 1894); *D. niveus* Neumann, 1897 (= *D. daghestanicus* Olenov, 1929).

Три вида клещей - *D. reticulatus*, *D. marginatus* и *D. niveus*, характеризующиеся треххозяиным типом паразитирования демонстрируют сходные циклы развития [77, 128, 129, 149, 151, 140, 141, 152, 218, 233]. Как показал в своих работах Ю.С. Балашов [13,17] от окончания питания самок до

появления имаго следующего поколения проходит 90 – 110 суток. В южных регионах России в условиях жаркого климата развитие происходит в более сжатые сроки: метаморфоз личинок длится 3- 7 суток, нимф 22 – 26 суток. В северных районах эти процессы занимают 12 -22 суток и 25 – 60 суток соответственно. Период откладки и созревания яиц у *D. marginatus* составляет 20 - 30 дней, а у *D. reticulatus* до 35 - 45 дней [154,155].

А.В. Фильчагов, Н.Н. Лебедева [192] исследуя экологию *D. reticulatus* установили, что обычно личинки появляются через месяц после откладки яиц. Процесс выхода длится от 10 до 15 дней. Пик активности личинок приходится на первую неделю после вылупления. В природных условиях из одной кладки выходит 200 – 400 личинок, в то же время в условиях лаборатории их число возрастает до 1000. Наиболее высокая концентрация активных личинок наблюдается в радиусе 1 – 1,5 м. от места кладки. К концу второй недели максимальное удаление личинок от места выплода достигает 2,5 м.

По мнению О.С. Сержанова [171] в районах с неблагоприятными климатическими условиями преимагинальные стадии клеща имеют более длительный период активности. К примеру, в Каракалпакии личинки и нимфы встречаются на мелких млекопитающих с мая по октябрь, достигая пика в июне-июле.

В естественной среде личинки живут от 20 до 60 суток, нимфы 35 – 70 суток. Из-за малой продолжительности жизни преимагинальных фаз зимовка возможно только на стадии голодных имаго и напавшихся самок. Нимфы, не успевшие завершить линьку, погибают не зависимо от степени насыщения. Взрослые, голодные клещи обладают значительной жизнестойкостью. Продолжительность жизни имаго зависит от условий окружающей среды, особенно условий зимовки: в открытых сухих биотопах клещи живут меньше, чем в во влажных и закрытых. Взрослые клещи могут прожить до трех летних сезонов. Первую зимовку переживает до 100 % клещей, вторую примерно 80 %, к третьей зимовке популяция вымирает [2, 17, 101, 104, 106, 140, 149, 150].

Наибольшая численность клещей регистрируется весной, со второй декады апреля по первую декаду мая и осенью - с третьей декады августа по ноябрь [101,104, 184]. В средних и северных зонах своего ареала половозрелые *D. marginatus* отсутствуют на пастбищах и не нападают на скот [4,5, 106, 109, 140, 218]. Такие же данные приводят Б.К. Котти и О.Ю. Гудиев [90], Ю.М. Тохов [184] для Ставрополя и окрестностей. В работах Н.А. Золоторева [71], В.И. Елагина [63-65] указано, что в Предкавказье некоторое количество половозрелых клещей сохраняют свою активность и в летний период.

В.Н. Боженко [31], П.А. Резник [154,156] в своих работах указывают на отличительную особенность клещей *D. marginatus*, которые способны зимовать на хозяине, в то время как зимующих *D. reticulatus* на животных не обнаружено. Сборы, сделанные в холодное время года, могут быть довольно обильными и содержать напившихся самок (зимовать остаются самки, присосавшиеся поздно осенью).

Близкие данные по фенологии клещей *D. reticulatus* отмечены и в других районах ареала [2, 26, 27,30, 42, 43, 56, 58, 76, 143, 163]. Иногда отмечаемое исследователями превышение осеннего пика численности над весенним [109, 169] в Предкавказье не наблюдалось. Весенняя и осенняя волна активности продолжаются около двух месяцев [114, 183].

В работе О.В. Афанасьевой [8] показано, что цикл развития *D. niveus* складывается таким образом, что в течение одного года в природе развивается две генерации, причем основной является весенняя генерация, когда перезимовавшие самки и самцы в апреле в массе нападают на животных. К середине мая запас голодных самок иссякает, и они реже встречаются на животных. Личинки и нимфы паразитируют с мая по сентябрь. В августе взрослые (напитавшиеся) нимфы появляются снова, но в небольшом количестве. Основная масса имаго зимует и весной нападает на хозяев.

В настоящее время на территории Центрального Предкавказья проявляют свою активность природные очаги Крымской геморрагической лихорадки (КГЛ),

туляремии, регистрируются случаи заболевания людей болезнью Лайма, клещевыми риккетсиозами [98, 168, 179, 180, 185, 186, 196, 207].

В биотопах, занимаемых клещам, часто наблюдается присутствие возбудителей нескольких трансмиссивных инфекций человека и позвоночных животных. В организме клеща разные возбудители могут быть индифферентны по отношению друг к другу или же один из них может подавлять развитие и размножение другого. Специальные исследования на эту тему немногочисленны. Например, в клещах *Ixodes persulcatus* и *D. reticulatus* вирус клещевого энцефалита и риккетсия *Coxiella burnetti* не влияют на выживание и последующую передачу друг друга [67].

Изучение роли иксодовых клещей при туляремии было начато в СССР в 1928-1929 годах. В течении многих лет эта инфекция не отпускает внимание эпидемиологов [48, 50]. Впервые о наличии туляремии в Ставропольском крае (СК) стало известно в 1938 г. В последующее время до 1953 г. на территории СК ежегодно отмечались заболевания людей и эпизоотии туляремии. После 1953 г. туляремийный очаг стал менее активен [119, 144]. Эпизоотическая активность очага наблюдалась так же в 1960 - 1962 годах, 1972 - 1973 годах, 1981 - 1982 годах, 1988 - 1989 годах. После незначительного перерыва спорадические случаи заболевания стали вновь регистрироваться среди жителей края. С 1990 по 2016 г. в СК выявлено 62 больных туляремией в 12 из 26 административных районов. Спорадическая заболеваемость людей туляремией в СК регистрируется практически ежегодно с увеличением количества заболевших в отдельные годы. В 2003-2005 годах, заболели 28 человек, в 2007 г. - 8 случаев заболевания, в 2012 г. - 10 заболевших туляремией. С декабря 2016 г. по март 2017 г. зарегистрировано 49 больных туляремией (в том числе 8 детей до 17 лет) в 7 административных районах СК и в Ставрополе [34, 68, 114, 186].

Клещи рода *Dermacentor* играют важную роль в циркуляции и сохранении *Francisella tularensis* в природных условиях. Активность очагов туляремии в Центральном Предкавказье подтверждена выделением возбудителя из иксодовых клещей, мелких млекопитающих и воды открытых водоемов [68]. Наиболее

частая зараженность отмечалась среди клещей *D. marginatus* [73, 99, 139, 119]. Этот вид преобладает среди иксодовых клещей в природных очагах и тесно связан с грызунами в процессе своего развития. Из литературных данных [137, 138] известно, что клещи *D. marginatus* передают возбудителя туляремии трансфазово, тем самым обеспечивая длительное хранение *Francisella tularensis* в природном очаге. Значение иксодовых клещей в поддержании очаговости туляремии наиболее важно в период паразитирования личинок и нимф на грызунах. Этот период связан с активным воспроизведением и рассеиванием возбудителя туляремии в популяциях грызунов. Взрослые клещи, даже сохраняя в себе вирулентные бактерии туляремии, теряют значение в поддержании циркуляции микроба в природном очаге туляремии. Это связано с тем, что для питания имаго нападают на крупных домашних и диких животных, а не на грызунов [138]. Трансмиссивный путь заболевания людей составляет небольшой процент - 2,0 [68].

Francisella tularensis так же обнаружен на территории Польши в клещах *D. reticulatus* [214].

S. Bonnet совместно с коллегами провел масштабные исследования на северо-западе Франции. Исследователи установили, что в клещах *D. reticulatus* были обнаружены *A. marginale* (1%), *Bartonella spp.* (12%), *C. burnetii* (16%), *Borrelia spp.* (1,5%), и *F. philomiragia* (19%), в клещах *D. marginatus* находятся *A. marginale* (0,5%), *Bartonella spp.* (9%), *C. burnetii* (12%), *F. philomiragia* (1,3%), *Theileria spp.* и *Babesia bovi* (0,3%) [210].

У клещей *D. reticulatus* на этой же территории, по данным L. Michelet обнаружили *Francisella tularensis* и *Francisella spp.* [230].

Клещевые риккетсиозы – группа риккетсиозных инфекций, передаваемых иксодовыми клещами. Наряду с клещевым энцефалитом (КЭ) и иксодовыми клещевыми боррелиозами (ИКБ) входит в тройку наиболее распространенных трансмиссивных инфекций, передаваемых через присасывание иксодовых клещей в России. Очаги риккетсиозов распространены преимущественно в азиатской части РФ и сопредельных с ней государствах (Казахстан, Монголия, Китай).

Материалы официальной статистики свидетельствуют о многократном росте заболеваемости клещевыми риккетсиозами в последние два десятилетия [164, 167]. Характерной особенностью риккетсий является их связь с членистоногими. При этом возбудители инфекций человека и теплокровных животных составляют лишь малую часть этой обширной группы микроорганизмов. Большинство риккетсий, ассоциированных с клещами, относятся к группе клещевых пятнистых лихорадок (КПЛ). К настоящему времени известно 18 видов патогенных риккетсий группы КПЛ и 6 видов с недоказанной патогенностью [165,167].

Основным резервуаром и эпидемически значимыми переносчиками риккетсий группы КПЛ являются клещи рода *Dermacentor*. С.М. Кулагиным, О.С. Коршуновой и Н.И., Алфеевым впервые была определена естественная инфицированность клещей *D. marginatus* и *D. reticulatus* риккетсиями [95]. Авторы подтвердили передачу риккетсий через укусы естественно зараженных клещей, сохранение риккетсий в клещах на протяжении метаморфоза, а также трансвариальную передачу. С клещами этого рода связано распространение *Rickettsia sibirica* в Азии, *R. slovaca* в Европе. Их инфицированность отличается по регионам и составляет от 0,2 % до 1,15 % [167]. Иксодовые клещи благодаря способности к трансфазовой и трансвариальной передачи риккетсий служат для них не только переносчиками, но и природными резервуарами [14, 166]. Риккетсии инфицируют почти все органы клещей, включая слюнные железы, и передаются позвоночным при присасывании [237]. В природных очагах риккетсии могут существовать не только в трехчленной паразитарной системе «позвоночное-риккетсии-членистоногие», но и длительное время сохраняться в клещах исключительно за счет трансвариальной передачи [14].

Считалось, что в России регистрируются два риккетсиоза группы КПЛ – клещевой риккетсиоз и Астраханская пятнистая лихорадка [175, 182, 205]. К настоящему времени выявлено еще 6 видов патогенных для человека риккетсий, экологически связанных с иксодовыми клещами [164]. На территории Центрального Предкавказья по данным Е.В.Чекрыгиной [197,198] в клещах рода

Dermacentor обнаружены 5 из этих видов – *R. raoultii*, *R. aeschlimannii*, *R. slovaca*, *R. massiliae*, *R. helvetica*.

R. slovaca была первоначально выделена в 1968 году от клеща *D. marginatus* в Словакии, а затем обнаружена в клещах *D. marginatus* и *D. reticulatus* по всей Европе. Распространенность *R. slovaca* в клещах *D. marginatus* колеблется от 1 до 17% [234]. *R. slovaca* обнаружена в клещах *D. marginatus* в Ставропольском крае.

R. raoultii была впервые обнаружена у клещей *Rhipicephalus pumilio* и *Dermacentor nuttalli* в 1999 году и первоначально была названа RpA4, DnS14 и DnS28 [238]. В 2008 году на основании генетических и серологических характеристик её идентифицировали как новый вид *Rickettsia* [228]. С момента своего появления *R. raoultii* ассоциируется с клещами *Dermacentor* по всей Европе [241] и в некоторых частях Азии, включая Монголию [240] и Китай [244]. *R. raoultii* была обнаружена в клещах рода *Dermacentor* таких как *D. silvarum*, *D. nuttalli*, *D. reticulatus* и *D. marginatus* [228, 238], а уровень заражения в Европе колеблется от 2 до 80% [239].

R. slovaca и *R. raoultii* вызывают заболевание TIBOLA – клещевая лимфаденопатия (tick-borne-lymphadenopathy).

R. helvetica впервые обнаружена в 1979 г. у клещей *Ixodes ricinus* в Швейцарии и считалась новым непатогенным видом риккетсий группы КПЛ, но с 1997 г. в некоторых отчетах о случаях заболевания людей указывалось, что переносимые клещами *R. helvetica*, могут вызывать менингит. Согласно исследованиям М. Dobec [212], до 10 % клещей *D. reticulatus* инфицированы *R. helvetica*.

Из обитающих на территории Польши и Великобритании *D. reticulatus* 96-99% были заражены *Rickettsia slovaca*, , риккетсией Honei и SFG риккетсией [243].

Лихорадка Ку – природно-очаговый зооноз, ареал которого охватывает все континенты. Повышенное внимание специалистов к лихорадке Ку объясняется тем, что данная инфекция проявляется в виде массовых заболеваний людей и животных, нанося значительный экономический ущерб. Природные очаги

коксиеллёза формируются благодаря участию в циркуляции возбудителя большого количества млекопитающих и птиц. После питания на них зараженных переносчиков у животных и птиц развивается инфекционный процесс с уровнем бактериемии, достаточным для инфицирования новой партии клещей.

В отношении *Coxiella burnetii* установлен самый широкий круг спонтанно заразившихся клещей, причем ведущую роль играют иксодовые клещи рода *Dermacentor*. Эти клещи, имея широкое распространение, длительный период активности и высокую численность, являются резервуаром и источником возбудителя лихорадки Ку. Могут инфицироваться на любой активной фазе развития, длительно (до нескольких лет при голодании) сохранять коксиеллы. Инфицированные клещи передают возбудителя трансфазово и трансвариально, что поддерживает непрерывную циркуляцию коксиелл в природе [32]. Помимо передачи возбудителя при кровососании, клещи способны выделять его во внешнюю среду с фекалиями и коксальной жидкостью.

Носителями *C. burnetii* являются прокормители иксодовых клещей – бурозубки, полевки, полевые и домовые мыши, а так же зайцы, крупные и мелкие копытные.

Заболевание чаще протекает как лихорадка, однако летальность может достигать 2,8 %. На сегодняшний день *C. burnetii* относится к агенту биотерроризма категории В [130].

В Европе переносчиками *C. burnetii* являются клещи *Ixodes ricinus*, *D. marginatus*, *D. reticulatus*, *Haemaphysalis punctata*. Зараженность переносчиков колеблется от 0,6 до 46 % в зависимости от вида переносчика и района обследования [229]. В России природные очаги лихорадки Ку распространены в степных и пустынных ландшафтах. Отдельные очаги существуют в лесной зоне. На различных территориях показатель инфицированности клещей составляет от 11 до 100 % [32]. Из общего числа инфицированных клещей более 70 % относятся к роду *Dermacentor* [193, 222].

В степных и полупустынных ландшафтах Центрального Предкавказья имеется активный природный очаг лихорадки Ку, возбудитель в которых

циркулирует среди многих видов домашних и диких животных, птиц, клещей [54, 66, 91]. Заболеваемость лихорадкой Ку носит здесь спорадический характер и обычно не связана с заражением в производственных условиях. В степной зоне в распространении лихорадки Ку большое значение играет именно *D. marginatus* [189].

Значение клещей в очагах Ку-риккетсиоза определяется не столько тем, что они осуществляют передачу возбудителя через укус, сколько их способностью длительно сохранять возбудителя и передавать его трансфазово и трансвариально. Клещи являются резервуарами данной инфекции в природных очагах.

Вирусная природа Крымской геморрагической лихорадки была установлена в 1945 г. в ходе экспедиции в Крым э под руководством М.П. Чумакова [199].

Трансмиссивный способ передачи возбудителя является доминирующим для и данной инфекции. Первый зарегистрированный случай заболевания человека КГЛ в Ставропольском крае был зафиксирован в 1953 году. Начиная с этого времени регистрация спорадических случаев заболевания геморрагической лихорадкой происходит ежегодно до 1958 года, а затем с небольшими перерывами в 1960, 1965, 1968, 1971 годах. После длительного перерыва в 1999 году в Центральном Предкавказье вновь активизировался природный очаг КГЛ [29, 59, 107, 220, 248, 249].

Основным переносчиком и резервуаром вируса ККГЛ в Центральном Предкавказье является клещ *Hyalomma marginatum*. Однако многочисленные исследования подтверждают возможность изоляции вируса от других иксодовых клещей, не относящихся к роду *Hyalomma* [38, 39, 41, 75, 223, 224]. Г.Г. Онищенко с соавторами [130] подчёркивает, что в циркуляции вируса на территории Юга России могут учувствовать и другие виды переносчиков. На территории Центрального Предкавказья антиген вируса ККГЛ обнаружен еще в девяти видах иксодовых клещей [39, 40, 41, 184]. Наибольшие показатели

вирусофорности отмечены у клещей *H. marginatum* (61 % от положительных проб) и *D. marginatus* (20 %).

По мнению И.В. Чумаковой с соавторами, клещи *D. marginatus* могут выступать в качестве дополнительными переносчиками в тех регионах, где они существуют совместно с *H. marginatum* [196]. А.Ю. Газиева отмечает, что в ландшафтах Центрального Предкавказья, где *H. marginatum* встречается в небольших количествах или отсутствует, основным носителями вируса ККГЛ являются клещи *D. marginatus*, *D. reticulatus*, *H. punctata*, *I. Ricinus*. При этом наибольшей значение имеет первый вид [41].

В экспериментах по выяснению восприимчивости *D. marginatus* и других видов клещей к возбудителю КГЛ, длительности сохранения его в организме, наличия трансвариальной и трансфазовой передач, а также трансмиссивной передаче вируса ККГЛ при питании на восприимчивых животных был проведен В.Ф. Кондратенко [79]. В условиях эксперимента клещи *D. marginatus* в преимагинальных фазах легко воспринимают вирус ККГЛ, передают по ходу метаморфоза от одной фазы развития к другой, равно как и потомству инфицированных особей от генерации к генерации. Инфицированные возбудителем КГЛ клещи независимо от фазы развития в пределах от 317-го до 620-го дня (срок наблюдения) после исходного заражения инфицировали через укус подопытных животных [79].

Иксодовые клещевые боррелиозы (ИКБ) – широко распространенная группа природно-очаговых инфекций, передающихся клещами рода *Ixodes*. Основные переносчики боррелий клещи *Ixodes persulcatus* [83 - 88, 117, 120]. С 1995 года в Центральном Предкавказье начали дифференцировать иксодовый клещевой боррелиоз.

Возможность участия других родов иксодовых клещей, в том числе и рода *Dermacentor* в передаче боррелий изучается до настоящего времени.

Трансфазовую и трансвариальную передачу боррелий клещами *D. reticulatus* изучали С.А. Рудаков с соавторами в 2005 году [166]. Была установлена возможность трансвариальной и трансфазовой передачи боррелий

клещами *D. reticulatus* как у спонтанно инфицированных клещей этого вида, так и в случае их экспериментального заражения штаммом боррелий.

В организме клещей *D. reticulatus* боррелии сохраняются, но интенсивность размножения низка. Об этом говорит то, что интенсивность заражения боррелиями *D. reticulatus* на всех этапах исследования (имаго родительских поколений, личинки и нимфы, голодные и напитавшиеся, имаго дочернего поколения) оставалась довольно низкой. По полученным данным молекулярно-биологических исследований с определением нуклеотидных последовательностей в клещах *D. reticulatus* установлено наличие ДНК боррелий комплекса *Borrelia burgdorferi sensu lato* [164]. Возможно, что боррелии в клещах *D. reticulatus* находятся в некультивируемой форме и выявляются только методом ПЦР и способность их к трансвариальной и трансфазовой передаче свойственна лишь некоторым геновидам близких к *B. afzelii*, поскольку в литературе имеются данные о невозможности такой передачи *B. garinii* клещами *D. silvarum* и *H. concinna* [242].

Полученные С.А. Рудаковой данные свидетельствуют о том, что клещи *D. reticulatus* способны включаться в процесс циркуляции боррелий в природных очагах ИКБ, однако не имеют сколько-нибудь значимого значения влияния на его поддержание.

В местах распространения бруцеллёза ученые обнаружили клещей, зараженных *B. melitensis* и *B. abortus*. И.М. Гроховской с соавторами выяснено, что иксодовые клещи *D. marginatus* могут заражаться при кормлении на больных овцах и козах в первые 3 недели после заражения. Освобождались от возбудителя в течении первых 33 дней после заражения. Трансвариальная передача не отмечена. В организме инфицированных клещей возбудитель бруцеллёза может передаваться от нимфы к имаго. Значительная часть клещей при этом освобождается от инфекции [51].

А.А. Гусевой и Е. И. Замахаевой [57] изучалась длительность хранения возбудителя бруцеллёза клещами *D. marginatus* в различных фазах развития и выяснялась способность данных клещей передавать возбудителя этой инфекции.

Выяснено, что при кормлении клещей *D. marginatus* на интенсивно зараженных бруцеллами малых сусликах удается инфицировать этих членистоногих во всех фазах развития (личинка, нимфа, имаго). В ряде случаев удавалось выделить бруцелл после линьки клещей в следующую фазу. Трансовариальная передача не отмечена

Известно, что клещи *D. niveus* участвуют в циркуляции возбудителей ряда заболеваний человека и животных. Серия опытов, проведенная Л.А. Буренковой с соавторами, подтвердила способность клещей этого вида воспринимать и передавать трансовариально и трансфазово риккетсий группы КПЛ и трансфазово – Ку-лихорадки [35].

Клещи *D. reticulatus*, обитающие в Словакии, являются основными резервуарами *Babesia canis* [213].

В Венгрии G. Foldvari и его соавторы, используя полимеразную цепную реакцию, показали, что самки клещей *D. reticulatus* являются носителями *Babesia* spp. и играют ключевую роль в распространении бабезиоза у собак [215].

Аналогичные результаты были получены в Испании J. Garcia-Sanmartin и его группой, обнаружившей, что 6,2% исследованных клещей *D. reticulatus* служили резервуарами пироплазмоза собак [217].

В Сербии D. Mihaljica, применяя полимеразную цепную реакцию, определили распространенность *Babesia* spp. среди иксодовых клещей: лидировали клещи *D. reticulatus* – 21,57% (11 из 51), за ними следовали *H. concinna* – 8,57% (3 из 35) [231].

В Нидерландах и Бельгии F. Jongejan выяснил, что иксодовые клещи *D. reticulatus* переносят *Babesia canis* и *B. caballi* [226].

В Польше, согласно исследованиям A. Wójcik-Fatla, клещи *Ixodes ricinus* и *D. reticulatus* также являются резервуарами *Babesia microti*, *Babesia venatorum*, *Babesia divergens*, а также не идентифицированных видов *Babesia*, которые потенциально способны вызывать бабезиоз у людей [247].

Таким образом, в природных очагах КГЛ, туляремии, лихорадки КУ Центрального Предкавказья клещи рода *Dermacentor* выступают как

переносчиками и хранители вирусов, бактерий и риккетсий. Поскольку в одном регионе могут существовать различные инфекции, передаваемые клещами рода *Dermacentor*, не исключено, одновременное заражение клещей несколькими патогенами. Важную роль при этом играет возможность трансфазовой и трансвариальной передачи возбудителя.

1.2. Природно-климатические условия обитания иксодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 на территории Центрального Предкавказья

Центральное предкавказье представляет собой геоморфологический регион, расположенный в центральной части между акваториями Черного и Каспийского морей и являющейся структурным продолжением Восточно-Европейской равнины (рисунок 1–2). В состав региона входят Ставропольская возвышенность, горы Кавказских Минеральных Вод, Терско - Сунженскую возвышенность, Чеченскую, Осетинскую и Кабардинскую предгорные равнины, полого опускающиеся от подножия Большого Кавказа по направлению течения пересекающих их притоков Терека и Сунжи [46]. Основную площадь занимает обширная Ставропольская возвышенность, ограниченная на севере Кумо-Манычская впадиной, на востоке – Терско-Кумской и на западе – Азово-Кубанской низменностью и эрозивными формами рельефа, сформированными древними реками Барсуки и Суркуль, на юге. [201, 202].

В структурном отношении Центральное Предкавказье представлено Кумо-Манычской впадиной и Ставропольской возвышенностью, являющимися южной периферией Восточно-Европейской равнины (рисунок 1 – 2).

Ставропольская возвышенность характеризуется сильно пресеченным рельефом из-за активных геологических процессов, с перепадами высот, превышающими 700 метров. В геологическом плане это пологая складка, в основе которой на глубине 1,5 - 2,0 км находится древний складчатый фундамент. Этот фундамент перекрыт менее деформированными слоями мезозоя, палеогена и неогена. Породы неогена в свою очередь скрыты четвертичными лёссовидными суглинками. Основными формами рельефа являются отдельные горы-останцы: Стрижамент (831 м), Недреманная (665 м), Ставропольская (651 м), а также Прикалаусские (691 м) и другие высоты. Значительная часть территории занимают речные долины, сильно изрезанные балками. В юго-западной части Ставропольской выделяются Янкульская и Сенгилеевская котловины, с минимальными отметками 200 -230 м. по мере удаления от центра

возвышенности склоны гор-останцов становятся более пологими, переходя сначала в волнистые, а затем в низменные равнины, расчлененные небольшими речными долинами и балками [170].



Рисунок 1 – Физико-географические области Центрального Предкавказья (<http://knowledge.su/b/bolshoy-kavkaz>)

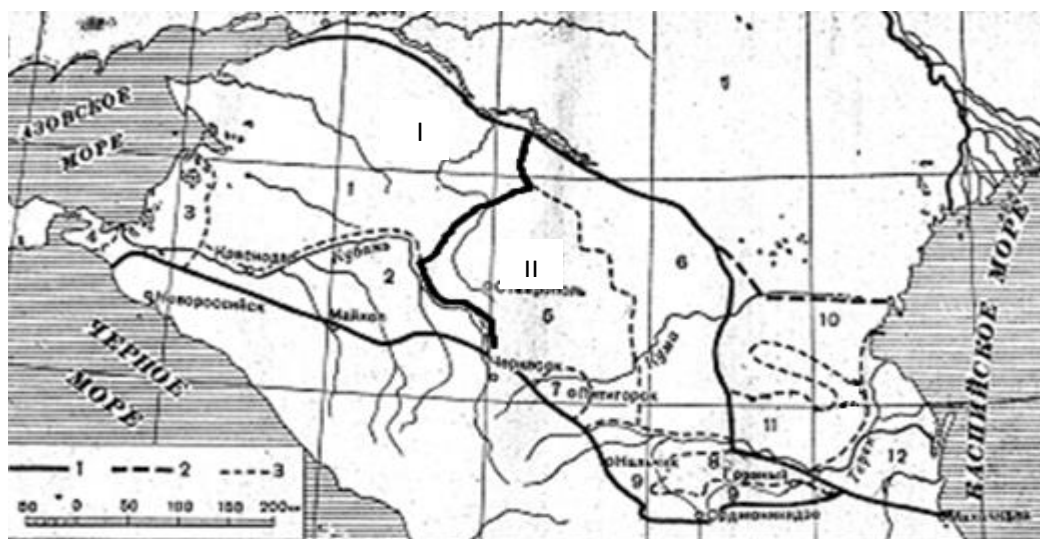


Рисунок 2 – Схема физико-географических областей и районов Предкавказья (по Гвоздецкому, 1954). I. Западное Предкавказье: 1. Кубано-Приазовская низменность. 2. Прикубанская наклонная равнина. 3. Дельта Кубани. 4. Таманский полуостров. II. Центральное Предкавказье: 5. Ставропольская возвышенность (западная и центральные части). 6. Северо-Восточное Ставрополье (район северного и Восточного склонов Ставропольской возвышенности). 7. Район лакколитов Минераловодской группы. 8. Терско-Сунжинская

возвышенность. 9. Район Кабардинской, Осетинской и Чеченской наклонных равнин. III Восточное Предкавказье (Терско-Кумская низменность). 10. Район Прикумской полупустынной равнины. 11. Терско-Кумский песчаный массив. 12. Дельта Терека и Сулака

Разнообразие орографических элементов обуславливает многообразие природных ландшафтов и, как следствие, неоднородность экологических условий существования животных [46].

На этой территории В.А. Шальнев выделяет провинцию лесостепных ландшафтов, провинцию степных ландшафтов, провинцию полупустынных (ксерофитных) ландшафтов и провинцию предгорных ландшафтов [202].

Лесостепные ландшафты занимают южные, наиболее приподнятые части Ставропольской возвышенности и четко выделяются границей распространения песчано-известняковых и глинистых пород сармата. В рельефе преобладают платообразные высокие равнины, глубоко расчлененные речными долинами [33]. Климат умеренно-континентальный. Годовое количество осадков почти равно испаряемости, поэтому формировались разнотравно-злаковые степи, плакорные и байрачные леса [202].

Степные ландшафты занимают западные, северные и восточные районы Ставропольской возвышенности с абсолютными высотами 200-350 м. Большая часть территории сложена лессовидными суглинками, которые подстилаются осадочными породами плиоцена. В рельефе преобладают эрозионно-аккумулятивные равнины, где водораздельные слабо расчлененные пространства чередуются с речными долинами и балками [36]. Степные ландшафты на наиболее приподнятых участках Ставропольской возвышенности, в Минераловодском районе, западной части Сунженского хребта и на наклонных равнинах, у подножия Большого Кавказа, сменяются лесостепными. Климат провинции в сравнении с лесостепной отличается большей континентальностью. Испаряемость увеличивается до 700-800 мм при сокращении годовых сумм осадков (400-450 мм). Поэтому здесь сформировались злаковые (ковыльно-типчаковые) степи на черноземах [202].

Полупустынные ландшафты занимают северо-восточные и восточные районы Ставропольской возвышенности. Большая часть территории сложена морскими породами плейстоцена и лессовидными суглинками. Климатические условия отличаются континентальностью и засушливостью. Сумма годовых осадков 300-350 мм. Оптимальное соотношение тепла и влаги отмечается только с середины апреля по середину июня. Почвы здесь каштановые и светло-каштановые с обилием солонцов и солончаков. Они мало плодородны, поэтому длительное время основным ресурсом, используемым в хозяйственной деятельности человека, были полынно-злаковые степи [202].

Провинция предгорных ландшафтов занимает южные районы края в пределах Восточно-Кубанского прогиба, Минераловодского выступа и западных районов Терско-Кумского прогиба. Представляет собой переходную зону от равнин Предкавказья к горным склонам Большого Кавказа. В рельефе преобладают наклонные террасированные равнины, сформированные речными системами Кубани, Кумы и Терека. Выделяется Сычево-Воровсколесский останцовый массив, сложенный породами неогена, и эрозионно-магматические горы Пятигорья.

Расположение у подножья Большого Кавказа создает условия для формирования умеренно влажного климата, где годовое количество осадков достигает 450-600 мм. Тем не менее, преобладание засоленных майкопских глин привело к формированию степных сообществ и остепненных лугов на выщелоченных черноземах. На Воровсколесских высотах до сих пор существуют значительные лесные массивы [202]. В Центральном Предкавказье, из-за сложного рельефа, наблюдается разнообразие климатических условий. Здесь наблюдаются связанные с орографией различия в увлажнении, а в некоторых участках (западная часть Сунженского хребта, лакколлиты Кавминвод) проявляется высотная климатическая зональность [6, 7].

В Центральном Предкавказье преобладает умеренно-континентальный полусухой, с неустойчивым увлажнением климат. Годовая амплитуда температур составляет 25 – 28 градусов. Лето тёплое (21 – 24 градуса в июле), зима умеренно

холодная (2 – 5 градусов в январе), с возможными морозами до – 30 – 35 градусов. Снежный покров небольшой и часто неустойчивый. Годовое количество осадков колеблется от 450 до 600 мм в год, с минимумом на северных и восточных склонах Ставропольской возвышенности (370 – 420 мм) и максимумом в её юго–западной части – 600–800 мм в год [9].

Засухи и суховеи создают неблагоприятным условиям в северо-восточном Ставрополье, на востоке Терско-Сунженской возвышенности, Чеченской равнине. Суховейные ветры здесь вызывают сильное испарение, намного превышающее количество осадков. Максимум осадков приходится на июнь-июль, конец лета нередко засушливый. Это приводит к значительной потере воды на испарение. Ливневый характер осадков обуславливает потерю воды путём поверхностного стока [6, 7].

Растительность. Преобладающими типами растительности Центрального Предкавказья являются степные формации. В настоящее время степи большей части территории распаханы. Отдельные участки сохранились в пересечённых возвышенных местностях. По западинам или на склонах изредка встречаются участки плакорной целины. В степях, приуроченных к предкавказским карбонатным чернозёмам, основными эдификаторами являются ковыли (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. ucrainica*, *S. tirsia*), а также типчак (*Festuca valesiaca*), келерия гребёнчатая (*Koeleria cristata*). Среди обильного разнотравья встречаются как наиболее мезофильные виды, такие как таволга обыкновенная (*Filipendula vulgaris*), пион узколистный (*Paeonia tenuifolia*), адонис весенний (*Adonis vernalis*), земляника зелёная (*Fragaria viridis*), незабудка лесная (*Myosotis sylvatica*), так и более ксерофильные: солнечник мохнатый (*Galatella villosa*), тысячелистник благородный (*Achillea nobilis*). Встречаются и виды кавказского происхождения: псефеллюс подбелённый (*Psephellus dealbatus*). Кое-где по западинам встречаются заросли степных кустарников: тёрн (*Prunus stepposa*), степной миндаль (*Amygdalus nana*), карагана мягкая (*Caragana mollis*). На восточном склоне Ставропольской возвышенности эти степи переходят в типчаково-ковыльные, далее в типчаковые и, наконец, в типчаково-полынные сухие степи,

занимающие наиболее засушливую северо-восточную часть Центрального Предкавказья.

К выщелоченным чернозёмам лесостепных районов приурочены луговые степи. Луговые степи – самый мезофильный вариант степи с пышным, почти сомкнутым травостоем богатого видового состава, с большим участием двудольных, которые местами преобладают над злаками. Из древних злаков типичны ковыль перистый (*Stipa pennata*) и тимофеевка степная (*Phleum phleoides*). Из других злаков – кострец береговой (*Bromopsis riparia*), трясунка южная (*Briza elatior*). На западных склонах Ставропольского плато встречаются участки ковыльно-типчаковых степей, где произрастают ковыль волосатик (*Stipa capillata*) и ковыль украинский (*Stipa ucrainica*), на щебнистых склонах широко распространены ковыльно-бородачёвые степи с участием полыни крымской (*Artemisia taurica*) и полыни Маршалла (*Artemisia marschalliana*).

В лесостепных равнинных участках степь занимает главным образом плакорные пространства, в понижениях и долинах растут широколиственные, преимущественно дубовые леса. Остатки лесных массивов равнинной лесостепи сохранились по надпойменным террасам долины Кубани и на Прикубанской наклонной равнине, где, однако, высокоствольные леса большей частью заменены кустарниковой порослью и мелколесьем. В лесостепи юго-западной части Ставропольской возвышенности широколиственные леса занимают долины и балки, нередко поднимаясь по крутым склонам до верхнего уровня водораздельных трапециевидных плато (окрестности Ставрополя, гора Стрижамент). Это дубово-ясенево-грабовые леса с примесью клёна, ильма, груши, яблони, кизила. В верховьях балок и на плато имеются реликтовые участки букового леса из *Fagus orientalis*.

Широколиственный дубовый лес растёт в западной части Сунженского хребта, на северном склоне. В средней части хребта и на южном склоне небольшие островки леса находятся в балках. По долинам рек тянутся пойменные леса. Кубанские леса состоят из *Salix alba*, *Populus alba*, *Populus nigra*, *Ulmus*

minor, *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, леса. Кумы из *Ulmus minor*, *Acer campestre*, *Salix alba*, *Populus canescens*, *Quercus robur*, а также *Vitis sylvestris*.

Растительный покров восточной части Центрального Предкавказья – это преимущественно полынно-злаковые, полынно-типчаковые сухие степи на западе и полупустыни в центре и на востоке. В песках встречается много кустарников (*Tamarix ramosissima*, *Calligonum aphyllum*), псаммофиты (*Leymus racemosus*, *Agriophyllum arenarium* и др.). Весной на песчаном массиве развивается эфемерная растительность, где доминируют *Poa bulbosa*, *Anisanta sterilis* [72].

Позвоночные животные. Центральному Предкавказью свойственна степная фауна, связанная со степями основной части юга Русской равнины: малая белозубка (*Crocidura suaveolens*), обыкновенный ёж (*Erinaceus europaeus*), барсук (*Meles meles*), перевязка (*Vormela peregusna*), степной хорёк (*Mustela eversmanni*), малая ласка (*Mustela nivalis*), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*), волк (*Canis lupus*), обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), хомяк Радде (*Mesocricetus raddei*), обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis*), большой тушканчик (*Allactaga jaculus*), заяц-русак (*Lepus europaeus*) [194].

Из птиц характерны степной жаворонок (*Melanocorypha calandra*), полевой жаворонок (*Alauda arvensis*), обыкновенный перепел (*Coturnix coturnix*), серая куропатка (*Perdix perdix*), журавль-красавка (*Anthropoides virgo*), дрофа (*Otis tarda*), стрепет (*Tetrax tetrax*), степной орёл (*Aquila rapax*), курганник (*Buteo rufinus*). Из рептилий степная гадюка (*Vipera ursinii*), каспийский полоз (*Dolichophis caspius*), различные ящерицы [108, 172].

В восточной части Центрального Предкавказья фауна представляет смесь степных и пустынных видов, она сходна с фауной пустынь и полупустынь Средней Азии. К степным видам относятся малый суслик, большой тушканчик, гигантский слепыш (*Spalax giganteus*), черноватый хомячок, серый хомячок (*Cricetulus migratorius*), общественная полёвка (*Microtus socialis*), обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*), заяц-русак, сайгак (*Saiga tatarica*). К полупустынным животным принадлежат ушастый ёж (*Hemiechinus auritus*), корсак (*Vulpes corsac*), земляной зайчик (*Allactagulus acoution*), мохноногий

тушканчик (*Dipus sagitta*) и др. Из пресмыкающихся характерны ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*), степная гадюка, песчаный удавчик (*Eryx miliaris*) [108, 172].

Таким образом, разнообразие климатических зон и типов растительности и развитое животноводство, а также большое количество прокормителей преимагинальных фаз создают благоприятную среду для обитания популяции клещей рода *Dermacentor*. Из-за неоднородности ландшафта, клещи распространены неравномерно, их численность и зараженность различными патогенами варьирует в зависимости от конкретного местообитания.

2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материалы и методы

За период работы было собранно 11478 экз. *D. marginatus*, 11562 экз. *D. reticulatus* и 112 экз. *D. niveus*. Всего на наличие иксодовых клещей осмотрено 3 559 биологических объектов, в том числе: крупного рогатого скота (КРС) – 1628 голов, мелкого рогатого скота (МРС) – 664 голов, лошадей – 47 экз., собак – 54 экз., мелких мышевидных грызунов – 903 экз., насекомоядных – 79 экз., зайцев - 4 экз., лисиц – 2 экз., птиц – 178 экз.

За период исследования отработано 10 980 ловушко/ночей. Собрано 265 экз. преимагинальных фаз клещей *D. reticulatus* – 118 личинок и 147 нимф и 177 экз. преимагинальных фаз клещей *D. marginatus* – 77 личинок и 100 нимф.

Пройдено 1026 флагов/км, затрачено 2052 флагов/часов учета на маршрутах.

Для определения физиологического возраста использовали 2790 голодных имаго *D. marginatus* и 2790 голодных имаго *D. reticulatus*

Для исследования инфицированности клещей возбудителем туляремии за период с 2015 по 2022 г. было исследовано 11478 экз. *D. marginatus* из которых сформировано 1343 пулов, 11562 экз. *D. reticulatus*, из которых сформировано 1242 пулов и 112 экз. *D. niveus*, из которых составлено 30 пулов. Для оценки зависимости обнаружения возбудителя туляремии в клещах разного физиологического возраста нами за период с 2016 по 2022 г. было исследовано 2888 экз. *D. marginatus* и 4492 экз. *D. reticulatus*.

Набор биоклиматических данных получен с сайта <http://www.worldclim.org/bioclim>. Он состоит из 19 основных климатических параметров (таблица 1).

Таблица 1 – Основные биоклиматические параметры, использованные для построения модели

Шифр	Описание
ВЮ01	Среднегодовая температура
ВЮ02	Суточные колебания температуры (среднемесячные)
ВЮ03	Изотермальность (отношение среднегодовой температуры к среднегодовой амплитуде температур умножено на 100)
ВЮ04	Сезонность температуры (коэффициент вариации)
ВЮ05	Максимальная температура самого теплого периода
ВЮ06	Минимальная температура самого холодного периода
ВЮ07	Среднегодовая амплитуда температур
ВЮ08	Средняя температура самого влажного квартала
ВЮ09	Средняя температура самого сухого квартала
ВЮ10	Средняя температура самого теплого квартала
ВЮ11	Средняя температура самого холодного квартала
ВЮ12	Среднегодовое количество осадков
ВЮ13	Количество осадков самого влажного периода
ВЮ14	Количество осадков самого сухого периода
ВЮ15	Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации)
ВЮ16	Количество осадков самого влажного квартала
ВЮ17	Количество осадков самого сухого квартала
ВЮ18	Количество осадков в самом теплом квартале
ВЮ19	Количество осадков в самом холодном квартале

Для исследования инфицированности клещей возбудителем лихорадки Ку в период с 2016 по 2022 гг. исследовано 5803 экз. *D. marginatus*, из которых сформировано 781 пулов, 5975 экз. *D. reticulatus* (791 проба) и 43 экз. *D. niveus* (18 проб). Для определения связи физиологического возраста клещей с зараженностью их *C. burnetii* исследовано 4656 экз. *D. reticulatus* и 2770 экз. *D. marginatus*.

В период 2015 – 2016 и 2018 - 2022 гг на зараженность возбудителями клещевых риккетсиозов исследовано 5550 экз. *D. marginatus*, из которых сформировано 612 пулов, 5559 экз. *D. reticulatus* (637 пулов) и 104 экз. *D. niveus* (37 пулов). Для оценки зависимости обнаружения возбудителей клещевых риккетсиозов в клещах от физиологического возраста исследовано 3795 экз. *D. reticulatus* и 1835 экз. *D. marginatus*.

Данная работа основана на материалах, собранных автором в ходе его непосредственного участия в полевых исследованиях, проведенных в 2015-2022 годах на территории различных районов Ставропольского края. Кроме того, нами обработаны сборы, сделанные сотрудниками ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора.

Полевые работы проводились как в условиях стационара, так и во время экспедиционных выездов. Стационарные исследования проводились в лесостепных ландшафтах (окрестности г. Ставрополя), выезды осуществлялись в различные ландшафтные зоны Предкавказья. Территория района постоянных наблюдений (стационар N 45.057587°; E 42.082554°, 387 м н.у.м.) представляет собой участок в восточной части г. Ставрополя. Травостой злаково-разнотравный с преобладанием мятлика и пырея. Рельеф местности ровный, рек нет. Участок расположен вдоль трассы с восточной и южной сторон ограничен лесополосами.

Сбор иксодовых клещей с поверхности земли и растений проводили в солнечную погоду в утренние часы при отсутствии росы и при слабом ветре. В пасмурные дни сборы проводили в дневные часы. Сбор иксодовых клещей проводили на флаг. Флаг изготавливали из ворсистой материи (фланель), ткань брали размером 70x100 см. Во время каждого сбора имаго измеряли температуру воздуха, относительную влажность, визуально отмечали облачность.

Для отлова грызунов и мелких насекомоядных применяли ловушки Геро оснащенные стандартной приманкой (хлеб, пропитанный нерафинированным растительным маслом). Вечером ловушки расставляли по прямой линии на расстоянии 5 м друг от друга и собирали на следующее утро. Метод ловушкочечей позволяет оценить численность мелких грызунов и насекомоядных в открытых стациях (посевы озимой пшеницы, целина, многолетние травы, лесополосы, луга и др.).

Добытых мелких млекопитающих помещали в бязевые мешочки, по одному или небольшими группами с учетом видовой принадлежности, места добычи. Очес млекопитающих проводили в глубокой светлой кювете или тазу,

пинцетом против шерсти, обращая особое внимание на места концентрации клещей: голову, ушные раковины, шею, веки.

Клещей с КРС и МРС собирали в населенных пунктах (частные), на фермах и пастбищах в присутствии хозяина или ответственного лица. Осмотр коров производили утром или вечером во время дойки. Снятых клещей раскладывали в пробирки, индивидуально с каждой коровы. На пробирках маркером указывали вид животного дату сбора, название населенного пункта.

Обработку данных, полученных при учете клещей, проводили по В.Н. Беклемишеву [22]. При этом использовали следующие показатели:

Индекс обилия (ИО) - среднее число особей данного вида паразита (или группы видов), приходящееся на единицу учета.

Индекс встречаемости (ИВ) - процент объектов, на которых обнаружены эктопаразиты данного вида или группы видов, по отношению к общему числу обследованных объектов.

Индекс доминирования (ИД) - процент особей паразитов одного вида от суммы особей всех видов паразитов данной систематической группы, собранных либо с однотипных объектов, либо со всех объектов, где встречаются эти эктопаразиты.

Видовую идентификацию проводили пользуясь пособием Академии наук СССР «Фауна СССР Паукообразные том IV вып. 2» [142] под общей редакцией акад. Е.Н. Павловского.

Оценку физиологического возраста иксодовых клещей проводили визуально, используя признаки, предложенные И.В. Разумовой [148,150]: полнота тела, внешний вид кутикулы (морщинистость, цвет), просматриваемость сквозь кутикулу отдельных внутренних органов. Опираясь на эти признаки, выделены четыре возрастные группы имаго: I – «новорожденные», недавно перелинявшие (борозды и фестоны поверхностные, кутикула относительно гладкая, отдельные органы не различимы); II – молодые особи (борозды и фестоны слабо углублены, кутикула относительно гладкая, отдельные органы слабо различимы); III – зрелые (борозды и фестоны углубленные, кутикула слабо морщинистая, отдельные

органы различимы); IV – старые (глубокие борозды и фестоны, кутикула сильно морщинистая, четко видны кишечник и мальпигиевы сосуды).

Для определения физиологического возраста *D. marginatus* использовали 2790 голодных имаго. Статистический анализ проводили с помощью программы STATISTICA 10,0 (Stat Soft Inc.), при этом статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$. Для сравнения данных, выраженных в процентах, использовали таблицы сопряженности (критерий хи-квадрат Пирсона). При оценке различий между возрастными группами с поправкой Бонферрони для множественных сравнений отличия между исследуемыми группами считаются достоверным при $p < 0,025$. Для цветового выделения использовалось условное форматирование (Excel). Программное обеспечение автоматически разделяет все данные на низкие и высокие, подкрашивая их с разной интенсивностью, от зеленого (min) до красного (max).

Для определения физиологического возраста *D. reticulatus* использовали 2790 голодных имаго. Для подтверждения достоверности различий в возрастном составе *D. reticulatus* в разные периоды активности сравнивали их доверительные границы. Для определения доверительных границ рассчитывали средние ошибки по формуле (1):

$$\Delta = t \sqrt{\frac{w(1-w)}{n}}, \quad (1)$$

где Δ - средняя ошибка выборки;

t – критерий доверия, в наших расчетах он равен 2 (вероятность 0,954);

w – доля голодных имаго различного физиологического возраста в коэффициентах;

n – число особей.

При анализе ландшафтно-биотопической приуроченности использовали показатель степени относительной биотопической приуроченности, рассчитанный по формуле [134] (2):

$$F_{ij} = (n_{ij} \times N - n_i \times N_j) / (n_{ij} \times N + n_i \times N_j - 2n_{ij} \times N_j), \quad (2)$$

где n_{ij} — число особей i -го вида в j -ой выборке (биотопе) объемом N_j ;

n_i — число особей этого вида во всех сборах общим объемом N .

Величина показателя F_{ij} изменяется от «- 1», когда вид отсутствует в данном местообитании, до «+ 1», когда вид встречается только здесь. Нулевой показатель свидетельствует о безразличии вида к данному биотопу (т. е. вид не предпочитает, но и не избегает его). Этот показатель позволяет более точно определить понятие эври- или стенотопности. Если вид встречается только в одном биотопе («+ 1»), или отдает явное предпочтение одному биотопу (больше «+ 0,7») при отрицательном или безразличном (близком к нулю) отношении к другим биотопам, то это стенотопный вид. Если показатели приуроченности во всех исследованных биотопах равны нулю или незначительно ($\pm 0,3$) отклоняются от него в ту или иную сторону, то вид следует отнести к эвритопным.

Для определения показателя степени относительной биотопической приуроченности предварительно была составлена суммарная таблица (в абсолютных цифрах) за весь период исследований.

Дополнительным показателем приуроченности вида к тому или иному биотопу может служить коэффициент вариации численности вида. Этот показатель оценивает уровень устойчивости численности вида в данном местообитании – чем ниже величина $C.V.$ тем более устойчива численность вида в данном биотопе.

Коэффициент вариации численности рассчитывают по общепринятой формуле (3):

$$C.V. = \frac{\sigma}{X_{cp}} \times 100\%, \quad (3)$$

где σ – стандартное отклонение;

X_{cp} – средняя арифметическая численности.

Формула для расчета стандартного отклонения есть в электронных таблицах *Excel*.

При анализе распространения клещей рода была использован метод максимальной энтропии $MaxEnt$ 3.3.3e, который признан одним из наиболее эффективных методов для построения карт потенциального распространения и

выявления факторов, определяющих границы распространения вида [60, 185, 210, 218]. Исходными данными для построения модели распространения является информация о точках нахождения изучаемых видов. Сведения о местах находок *D. reticulatus*, *D. marginatus* и *D. niveus* получены на основе собственных полевых исследований 2015-2019 гг. Всего в работе использована информация по 96 точкам находок. Определение географических координат в полевых условиях проводилось с помощью GPS-навигатора. Точки находок записаны в виде десятичных градусов. Набор биоклиматических данных получен с сайта <http://www.worldclim.org/bioclim>. Погодно-климатические факторы базы BioClim, использованные при создании моделей, являются усредненными за многолетний период.

На основании этих переменных биоклиматических показателей была построена карта, на которой с помощью градаций цвета обозначается потенциальная область распространения клещей рода *Dermacentor* и определен вклад каждого фактора в построении модели.

Для оценки модели используется ROC (receiver operating characteristic) – анализ, показывающий соотношение чувствительности модели к специфичности. В случае MaxEnt в качестве меры чувствительности выступает величина, представляющая собой долю ячеек с известным наличием вида, для которых модель предсказала отсутствие его в данной ячейке. Для количественной оценки ROC анализа используется критерий AUC (area under curve). Диапазоны критериев AUC следующие: 1 – 0,9 отличная прогностическая ценность; 0,9 – 0,8 – хорошая прогностическая ценность; 0,8 – 0,7 - допустимая прогностическая ценность; 0,7 – 0,5 – плохая прогностическая ценность; 0,5 – 0 – недопустимая прогностическая ценность (модель дает менее точный прогноз, чем случайное предсказание) [171].

Сумму эффективных температур рассчитывают по формуле (4):

$$X = (T - C) \cdot t, \quad (4)$$

где X – сумма эффективных температур;

T – температура окружающей среды;

C – температура порога развития;

t – число часов или дней с температурой, превышающей порог развития.

Анализ таблиц сопряженности проводился с использованием критерия χ^2 (Chi-square, хи-квадрат) с поправкой Йейтса, если хотя бы одна частота была меньше 10 с последующей проверкой связи искомой переменной относительно других категорий.

Для сравнения возраста популяции и относительного обилия активных особей при составлении прогноза каждые 7-10 дней проводили учет обилия клещей на фиксированном маршруте стационарного участка наблюдения и сбор клещей для последующего определения их физиологического возраста. Характеристикой физиологического возраста группы служило среднее значение физиологического возраста особей входящих в состав группы. Средний возраст группы рассчитывали по формуле (5):

$$x = \sum x_i w_i / \sum w_i \quad (5)$$

где x_i - возраст группы;

w_i - количество входящих в группу экземпляров.

Для сопоставления возраста группы с её обилием использовали не абсолютные показатели обилия (число особей на единицу учета), а относительное – обилия в день учета, взятое в процентах от максимального значения обилия этой группы за сезон. Сопоставления проводились только для самок. Показатель скорости старения клещей (с) рассчитывали по формуле (6).

$$c = \frac{\ln(8.0 - V_i) - \ln(8.0 - V_k)}{tk - ti} \quad (6)$$

где i и k любые, но неодинаковые моменты времени;

V_i – средний возраст группы клещей на момент времени i ;

V_k – средний возраст группы клещей на момент времени k .

Чтобы узнать, когда группа достигнет определенного возраста, т.е для определения t_x по заданому V_x , формулу (6) нужно преобразовать в формулу (7), заменив k на x :

$$tx - tk = \frac{\ln(4.0-Vi)-\ln(4.0-Vk)}{c} \quad (7)$$

Для определения возраста на какой- то заданный момент времени формулу 2 нужно представить в виде формулы (8):

$$\ln(4.0 - V_x) = \ln(4.0 - V_i) - c(t_x - t_i) \quad (8)$$

обозначив $y = \ln(4.0 - V_i) - c(t_x - t_i)$ имеем

$$V_x = 4.0 - e^y \quad (9)$$

где e – основание натуральных логарифмов.

Исследования иксодовых клещей на зараженность возбудителями природно-очаговых инфекций (ПОИ) проводились сотрудниками лаборатории бактериальных инфекций Ставропольского противочумного института в соответствии с нормативно-методическими документами МУ 1.3.2569-09 [131]; МУК 4.2.2939-11 [144].

2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.2.1. Клещи рода *Dermacentor* Koch, 1844 как элементы структуры природных очагов трансмиссивных инфекций на территории Центрального Предкавказья

2.2.1.1. Распространение и ландшафтно-биотопическая приуроченность клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 на территории природных очагов трансмиссивных инфекций

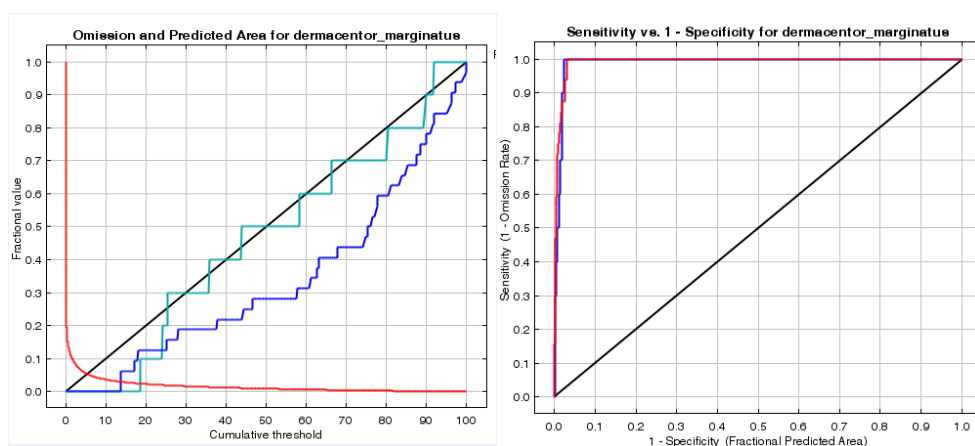
Распределение клещей *D. marginatus* и *D. reticulatus* увеличивается по направлению от полупустынных и степных ландшафтов к лесостепным. Наибольшая концентрация этих видов зафиксирована в провинции лесостепных ландшафтов (59,21 и 59,97 % от собранных клещей соответственно). В провинция предгорных ландшафтов их доля снижается до 30,55 и 17,16 %, а в степных ландшафтах до 8,25 и 23,03 %; соответственно. В провинции полупустынных ландшафтов *D. marginatus* и *D. reticulatus* встречаются в единичных экземплярах в то время как *D. niveus* были собраны только в провинции полупустынных ландшафтов.

При построении модели распространения видов рода *Dermacentor* использовались все данные BioClim. В качестве тестовых было использовано 25 % точек. В ходе моделирования были определены вклады каждого фактора в построение модели и получена растровая ГИС-карта вероятности находок *Dermacentor* на территории Центрального Предкавказья.

Анализ данных показывает, что разнообразие и география мест обитания для всех рассмотренных видов изучены достаточно хорошо. Вероятность обнаружения новых, ранее не известных, территорий обитания клещей этого рода невелика. Новые местонахождения могут быть выявлены в пределах уже установленных ареалов. Виды с более широким распространением (*D. marginatus*, *D. reticulatus*) имеют больше потенциально подходящих мест обитания.

Данные по тестовым точкам хорошо совпадают с предсказанной динамикой, рассчитанной для тестовых данных, полученных из самого

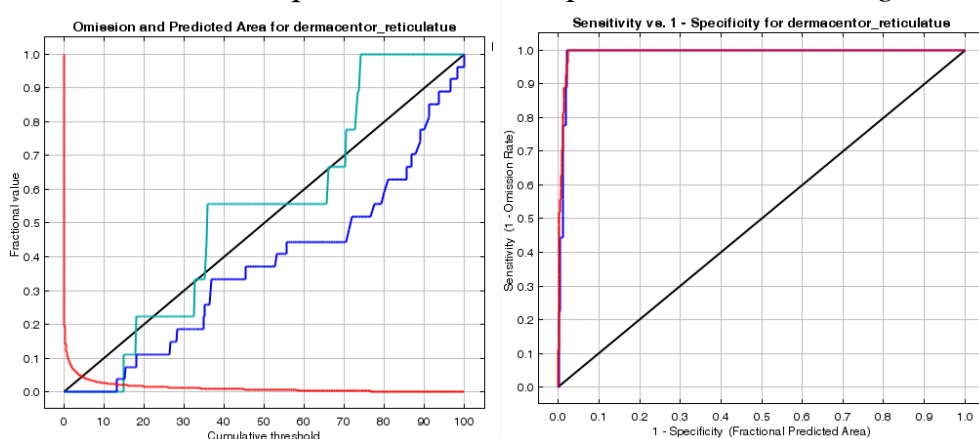
распределения MaxEnt (рисунки 3а, 4а, 5а). При этом стандартная ошибка, которая выражается в виде оценки площади под кривой (AUC – Area Under the Curve), для тренировочных и тестовых результатов характеризовалась высокими показателями [236]. На графике видно, что кривая тестовых и тренировочных показателей расположена далеко от центральной линии, что свидетельствует о высокой ожидаемой способности полученной модели. Индекс AUC равен 0,997 для *D. marginatus*, 0,998 для *D. reticulatus* и 0,999 для *D. niveus* (рисунки 3б, 4б, 5б).



а

б

Рисунок 3 – Тестирование достоверности полученных данных на примере модели с биоклиматическими переменными, построенной для *D. marginatus*.



а

б

Рисунок 4 – Тестирование достоверности полученных данных на примере модели с биоклиматическими переменными, построенной для *D. reticulatus*.

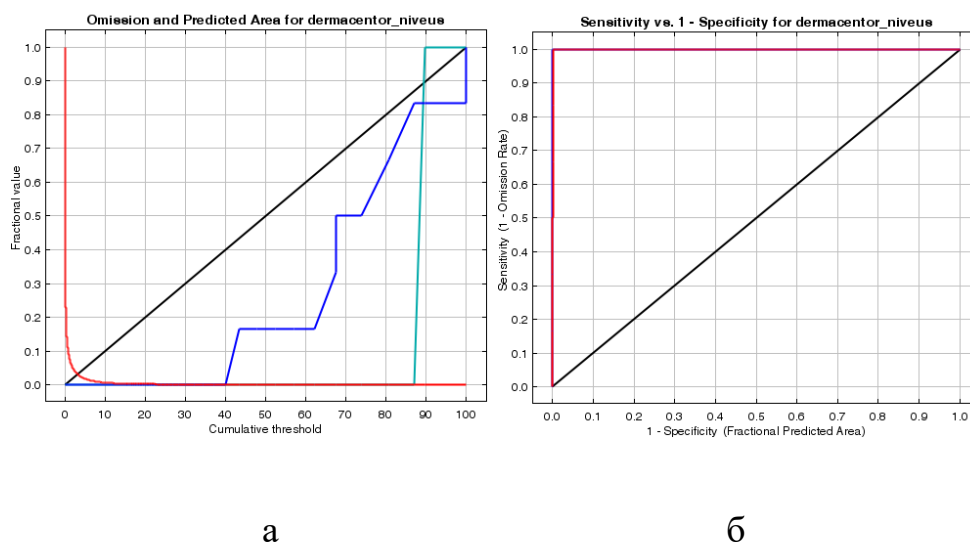


Рисунок 5 – Тестирование достоверности полученных данных на примере модели с биоклиматическими переменными построенной, для *D. niveus*: а – по оси ординат – фракционное значение, по оси абсцисс - кумулятивный порог. Синяя кривая (тренировочные данные), красная кривая (фракция исходных данных, которые были предсказаны), черная прямая (предсказанная эмиссия); б – по оси ординат – чувствительность, по оси абсцисс специфичность. Красная кривая (тренировочные и тестовые данные), черная прямая (случайное предсказание).

Моделирование потенциального ареала видов рода *Dermacentor*, основанное на использовании данных о находках, показало наличие подходящих местообитаний для всех трех видов в разных ландшафтных зонах Центрального Предкавказья.

Полученная модель потенциального ареала *D. marginatus*, *D. reticulatus* представлена на рисунках 6 и 7. Несмотря на ограниченное количество точек местонахождения клещей с известными координатами, разработанная модель достаточно точно демонстрирует современный ареал данных видов. Созданная модель показывает, что значительная часть территории Центрального Предкавказья может рассматриваться как зона потенциального распространения *D. marginatus*, *D. reticulatus*. Из числа рассмотренных факторов наибольшее значение для рассмотренных видов имеют: ВЮ14 – количество осадков самого сухого периода (процентный вклад для *D. marginatus* 19,6, для *D. reticulatus* 12,2), ВЮ2 – суточные колебания температуры (среднемесячные) (процентный вклад

для *D. marginatus* 16,1, для *D. reticulatus* 14,3); BIO3 – изотермальность (процентный вклад для *D. marginatus* 9,5, для *D. reticulatus* 4,7).

D. marginatus имеет больше потенциальных мест распространения по территории, так как в наибольшей степени приурочен к степным ландшафтам, занимающим более 70 % территории Центрального Предкавказья.

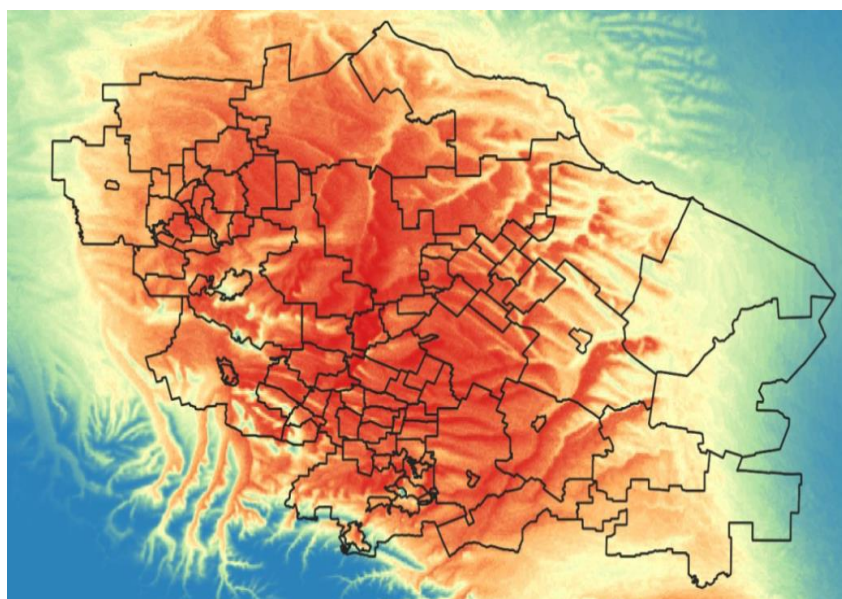


Рисунок 6 – Модель распространения (MaxEnt) *D. marginatus*, построенная на основе биоклиматических переменных BioClim.

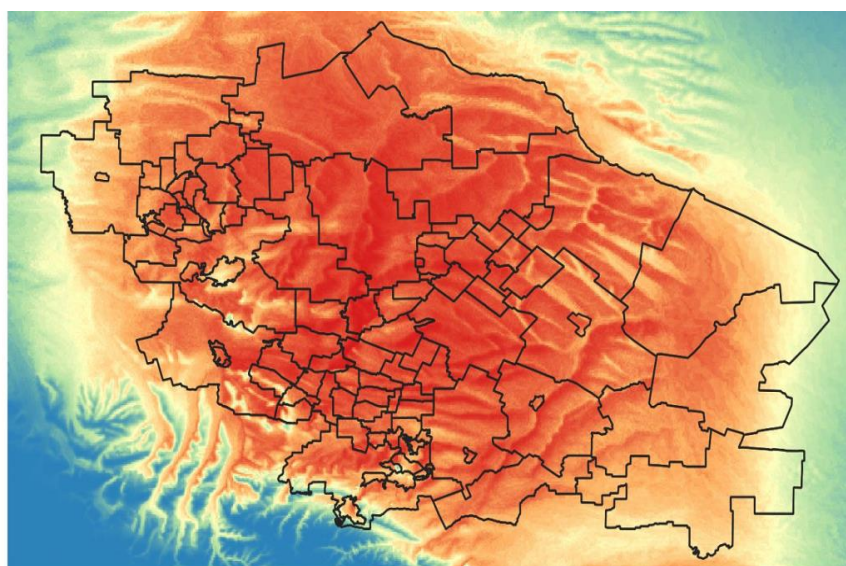


Рисунок 7 – Модель распространения (MaxEnt) *D. reticulatus*, построенная на основе биоклиматических переменных BioClim.

Анализ ареалов модельных видов на территории Центрального Предкавказья показал, что виды *D. marginatus*, *D. reticulatus* равномерно распределены на территории. Это может быть связано с более широкой экологической амплитудой данных видов. Модельный ареал *D. niveus* занимает восточную часть Центрального Предкавказья, отличающуюся большей континентальностью и засушливостью.

При моделировании в среде MaxEnt выявлено, что наибольшее влияние на пространственное распределение *D. niveus* (рисунок 8) оказывает комплекс факторов, который включает три биоклиматические переменные: BIO9 – средняя температура самого сухого квартала (процентный вклад 21); BIO15 – сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (процентный вклад 18). BIO8 – средняя температура самого влажного квартала (процентный вклад 5,7)

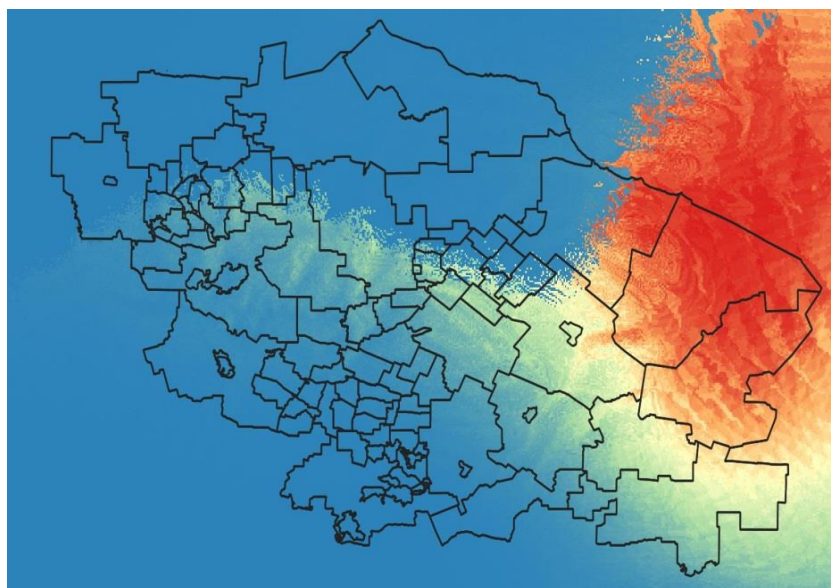


Рисунок 8 – Модель распространения (MaxEnt)*D. niveus*, построенная на основе биоклиматических переменных BioClim. Градиент красного на рисунках 6,7,8 демонстрирует оптимальность условий окружающей среды для распространения клещей рода *Dermacentor*. Черным цветом обозначены границы Ставропольского края, районов и городских округов.

MaxEnt является высокоэффективным и точным методом для компьютерного моделирования распространения популяций, при этом достаточно

достоверная модель может быть создана даже на базе ограниченных данных. Созданные модели демонстрируют высокую степень совпадения со сведениями о распространении *D. marginatus*, *D. reticulatus*, *D. niveus* в районах Центрального Предкавказья.

Биотопическое распределение видов оценивали с помощью коэффициента относительной биотопической приуроченности (F_{ij}) [137]. Этот показатель учитывает долю вида в структуре сообществ разных мест обитания и не требует равного объема исследований в разных местообитаниях.

Для определения показателя степени относительной биотопической приуроченности предварительно была составлена суммарная таблица в абсолютных цифрах за весь период исследований (таблица 2).

Таблица 2 – Количество экземпляров иксодовых клещей рода *Dermacentor*, собранных в различных биотопах за период наблюдений 2015-2017 гг.

Виды	Биотопы						Итого
	a	b	c	d	e	f	
<i>D. reticulatus</i>	127	1453	2186	768	364	113	5011
<i>D. marginatus</i>	219	1018	726	502	281	64	2810
<i>D. niveus</i>	0	50	0	9	0	0	59
Итого	346	2480	2912	1320	645	177	7880

В своих исследованиях мы выбрали наиболее типичные биотопы каждой ландшафтной зоны:

- a) открытые окультуренные биотопы (участки между с/х полями, участки вдоль дорог, вдоль лесополос)
- b) закрытые окультуренные биотопы (парки, скверы, сады)
- c) целинные участки степи
- d) берега рек, озер, каналов
- e) лесные биотопы
- f) вырубки, окраины, опушки леса

Рассматривая степень биотопической приуроченности клещей в различных ландшафтных провинциях Центрального Предкавказья, можно отметить следующее.

В лесостепной ландшафтной зоне при сумме температур 3300-3650 °С и показателе увлажнения около 1,0 *D. reticulatus* в условиях лесостепи избегает открытые окультуренные биотопы ($F_{ij} = -0,5$), предпочитая берега рек и озер, вырубки и опушки леса. *D. marginatus* предпочитает открытые окультуренные биотопы и целинные участки степи. Растительность этих участков разнотравно-злаковая с преобладанием в травостое мятлики и овсяницы. Эти биотопы отличаются более высокой степенью прогревания по сравнению с другими рассмотренными биотопами (таблица 3).

В более теплообеспеченной степной ландшафтной зоне с суммой температур 3650-3800°С и коэффициентом увлажнения 0,7 – 0,8 клещи *D. reticulatus* тяготеют к берегам рек и озер ($F_i = 0,1$). В степной ландшафтной зоне *D. marginatus* также, как и в лесостепных ландшафтах, демонстрирует явное предпочтение целинных участков степи ($F_i = 0,8$), где концентрируется в местах с кустарниковой растительностью (таблица 3).

В предгорной ландшафтной зоне с суммой температур 2570°С и коэффициентом увлажнения 1,1 – 1,8 (избыточное увлажнение) клещи *D. reticulatus* не проявляют четкой биотопической приуроченности ($F_{ij} =$ от $-0,3$ до $0,02$ во всех рассмотренных биотопах), а *D. marginatus* тяготеет к целинным участкам (таблица 3).

В полупустынной ландшафтной зоне при сумме температур 3720 – 3750 °С и коэффициентом увлажнения 0,6 – 0,7 клещи *D. marginatus* и *D. reticulatus*, *D. niveus* более приурочены к берегам рек и каналов (таблица 3).

Таблица 3 – Степень биотопической приуроченности клещей в различных ландшафтных провинциях Центрального Предкавказья

Ландшафтная зона	Лесостепная ландшафтная зона		Степная ландшафтная зона		Предгорная ландшафтная зона		Полупустынная ландшафтная зона		
	<i>D. reticulatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. reticulatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. reticulatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. reticulatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. niveus</i>
Открытые окультуренные биотопы	- 0,5	0,5	0,004	0,04	0,01	- 0,02	- 0,3	- 0,2	-1
Закрытые окультуренные биотопы	0,1	- 0,2	0,03	- 0,4	0,01	- 0,01	- 0,2	- 0,3	- 0,4
Целинные участки степи	- 0,2	0,5	- 0,5	0,8	-0,3	0,6	-1	0,5	-1
Берега рек и озер	0,5	- 0,02	0,1	0,04	0,02	- 0,04	0,9	0,3	0,4
Лесные биотопы	0,02	- 0,5	Отсутствует	Отсутствует	0,02	-1	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует
Вырубка леса, окраина леса	0,4	- 0,5	Отсутствует	Отсутствует	0,01	- 0,01	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует

Для расчета стабильности численности видов рода *Dermacentor* в различных ландшафтах проведен расчет коэффициента вариации численности. Данные представлены в таблице 4. Чем стабильнее (устойчивее) численность вида в данном биотопе, тем меньше коэффициент вариации (т.е. меньше величин $C.V$) тем благоприятнее (стабильнее) условия существования вида в данном биотопе.

Таблица 4 – Значения коэффициента вариации численности ($C.V.$) иксодовых клещей рода *Dermacentor* в различных биотопах Центрального Предкавказья, (%)

Биотопы	Виды клещей		
	<i>D. reticulatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. niveus</i>
Открытые окультуренные биотопы	6,17	15,81	-
Закрытые окультуренные биотопы	42,6	71,14	309,32
Целинные участки степи	9,23	4,37	-
Берега рек и озер	2,10	5,65	55,6
Лесные биотопы	42,43	87,4	-
Вырубка леса, окраина леса	10,54	18,1	-

У видов *D. reticulatus* и *D. marginatus* $C.V.$ не превышает 100 %, что характерно для эвритопных видов. Коэффициент вариации численности у *D. reticulatus* и *D. marginatus* заметно отличается. У *D. reticulatus* $C.V.$ в два раза ниже, чем у *D. marginatus*, что свидетельствует о более стабильных популяциях *D. reticulatus*. Согласно этому коэффициенту, берега рек и озер, целинные участки степи и вырубки, опушки, окраина леса являются наиболее благоприятными биотопами для обитания двух видов рода *Dermacentor*. Высокий коэффициент вариации у *D. reticulatus*, *D. marginatus* в закрытых окультуренных биотопах и лесных биотопах свидетельствует о меньшей пригодности этих биотопов для жизнедеятельности клещей данных видов.

Виды *D. reticulatus* и *D. marginatus* эвритопные: обладают широкой экологической валентностью и могут встречаться в разных типах рассмотренных биотопов. Популяции *D. reticulatus* в рассмотренных типах биотопов более устойчивы, чем популяции *D. marginatus*. *D. niveus* –

стенотопный вид, предпочитающий определенное местообитание (в нашем случае берега рек и озер), но имеющий в этом биотопе нестабильную численность.

Таким образом, для *D. reticulatus* важнейшими биоклиматическими факторами является количество осадков. В своем биотопическом распределении тяготеет к берегам рек и озер. Наибольшее значение будут иметь осадки в июне – июле, когда в природе находятся личинки и нимфы, стадии наиболее требовательные к влажности среды.

D. marginatus может существовать при значительных колебаниях влажности, как вместе с гидрофильным *D. reticulatus*, так и с ксерофильным *D. niveus*. Вид более требователен к температуре и в своем биотопическом распределении предпочитает целинные участки, характеризующиеся более высокой степенью прогревания.

D. niveus более требователен к теплу. Для всех мест, где он обнаружен, также характерно небольшое количество осадков и, что наиболее важно, незначительное их количество в летний период года.

2.2.1.2. Сезонная динамика численности иксодид и влияние абиотических факторов на состояние популяции

Отличительная особенность рода *Dermacentor* – высокая продолжительность жизни [147] и короткий период существования голодных личинок и нимф. Они неспособны к длительному голоданию из-за отсутствия у них поведенческой диапаузы, поэтому неспособны зимовать [26].

Период активности имаго *D. reticulatus* долгий – с марта по ноябрь. Для данного вида характерно два пика активности: весенний и осенний. Имаго в Ставропольском крае могут быть активны и в зимний период. При сравнительно теплой погоде и отсутствии снежного покрова перезимовавшие клещи *D. reticulatus* встречаются уже в теплые февральские «окна» [101].

За период наших наблюдений с 2015 по 2019 годы активизация *D. reticulatus* после зимней диапаузы приходилась на первую – вторую декаду марта. ИО на один флаго-час в этом месяце колеблется от 9 до 17,2 в зависимости от температурных условий и влажности. Средний ИО за пять лет наблюдений составил 14,3. К маю численность клещей спадает. ИО клещей в этом месяце в период наблюдений колеблется от 1 до 17,1. Средний ИО 7,5. В летние месяцы, характеризующиеся жаркой и сухой погодой, наблюдается депрессия численности имаго, но полное исчезновение клещей, наблюдаемое на других территориях, не происходит. Весной максимальный ИО имаго на сельскохозяйственных животных наблюдается в третьей декаде апреля – второй декаде мая. После насыщения самки сразу начинают откладывать яйца. По нашим наблюдениям, процесс откладки и развития яиц у *D. reticulatus* длится примерно 35 – 45 дней. Выход личинок начинается обычно через месяц после откладки яиц и растягивается на 10 – 15 дней.

Появление личинок *D. reticulatus* на грызунах зафиксировано нами со второй половины июня, а нимф – с первой половины июля. Максимальный индекс обилия личинок наблюдался во второй половине июня – первой половине июля и снизился к началу сентября. Нимфы достигают пика численности во второй половине июля и в первой половине августа. В сентябре зафиксированы самые низкие показатели. единичные личинки и нимфы могут встречаться на мышевидных грызунах и в октябре (таблица 5).

Таблица 5 – Фенологический календарь *D. Reticulatus*

Месяц											
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	
		Ia	Ia	Ia	Ia		I	Ia	Ia	I	
			O	O	O						
					L	L	L	L			
					N	N	N	N	N		
						Na	Na	Na	Na		

Примечание: I – голодные имаго; Ia - питающиеся имаго; O – яйца; L - личинки; La – питающиеся личинки; N – нимфы; Na питающиеся нимфы.

Вторая, более слабая, волна повышения активности имаго начинается с третьей декады августа. Результаты мониторинга показали, что первые клещи появляются в природных биотопах в период с 20 по 30 августа. Численность клещей постепенно возрастает, достигая максимума в первую декаду октября. Отмечено, что показатели ИО иксодид в осенний период существенно ниже весенних. ИО в сентябре за период наблюдений варьировал в пределах от 2,1 до 13,6 со средним значением 6,7. Максимальный пик активности в осенний период приходится на октябрь-ноябрь (таблица 6). Длительность обеих волн примерно одинакова.

Большая часть имаго нового поколения приступит к питанию после перезимовки, хотя наблюдается и осенняя волна паразитирования клещей на животных.

Имаго зимуют, как правило, голодными, но для них также характерна зимовка на теле хозяина в голодном или слегка напившемся состоянии. Весной они быстро докармливаются и дают кладки в более ранние сроки, чем голодные клещи, зимовавшие в подстилке. Копуляция у видов рода *Dermacentor* происходит обычно на теле хозяина.

Таблица 6 – Показатели численности клещей *D. reticulatus*, собранных методом «на флаг», за период наблюдений 2015 – 2019 гг.

Месяцы	ИО по годам					Средний ИО клещей за 5 лет
	2015	2016	2017	2018	2019	
Февраль	-	3,6	-	2	-	2,8
Март	14,1	9	17,2	16,8	-	14,3
Апрель	27,2	36,8	11,7	19,3	24	23,8
Май	17,1	2,6	2,7	1	14,3	7,5
Июнь	-	0,1	9,4	-	-	4,7
Август	5,6	-	0	-	-	2,8
Сентябрь	9,3	2,1	13,6	5,5	3,2	6,7
Октябрь	17,6	34,7	23	9,2	0	16,9
Ноябрь	12,7	0	23,7	30,6	0	13,4

На сроки выхода и начала активности перезимовавших взрослых особей влияют не только общие погодные условия конкретного года, но и

микроклимат мест зимовки. Исследования Л.Е. Щур [206] показали, что развития *D. reticulatus* начинается при температуре 6,7°C. Самкам для начала откладки яиц требуется сумма эффективных температур 72,1°C, а для завершения эмбрионального развития - 259,8°C. Полный цикл развития одного поколения *D. reticulatus*, с учетом периода питания и метаморфоза, требует сумму эффективных температур равную 979,8°C.

В условиях Центрального Предкавказья суммы эффективных температур, необходимые для развития отдельных фаз *D. reticulatus* и прохождения всего цикла развития этого вида отличаются в разных ландшафтных зонах (таблицы 7 – 10) [102].

Таблица 7 – Сумма эффективных температур воздуха выше 7° С по гидрометеостанции г. Кисловодска (предгорная зона), необходимая для развития *D. reticulatus*.

Год	Март		Апрель			Май			Июнь		
	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2015	17,8	26,6	44,4	79,7	149,6	269,9	368,8	546,3	708,4	880,7	1068
2016	-	18,3	73,9	190,9	294,6	399,9	530,9	684,9	816,1	988	-
2017	-	17,5	66,2	151,8	232,3	369,7	481,1	609,1	770,7	914	1092,8
2018	38,5	56,2	119,5	185,6	292,8	450,3	589,2	754,9	906,3	1078,4	-
2019	-	-	47,6	115	187,4	316	471,1	645,2	835,4	1030,6	-

Примечание 1- первая декада месяца, 2 – вторая декада месяца, 3 – третья декада месяца.

Таблица 8 – Сумма эффективных температур воздуха выше 7° С по гидрометеостанции г. Ставрополя (лесостепная зона), необходимая для развития *D. reticulatus*.

Год	Март			Апрель			Май			Июнь	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
2015	-	-	24,2	31,2	107,4	203,5	326,4	475,8	681,3	875,5	1091,4
2016			26,7	111,8	235,8	377,5	407,8	563,9	748,7	903,5	1109,9
2017			18,4	76,4	178,4	267,4	425,1	553,7	693,9	880,9	1052,6
2018	10,1	39,4	66,8	132,7	237,4	371,9	541,7	718,5	920,3	1110,3	-
2019	-	-	-	49,5	123,3	245,4	391,1	569,9	776	1007,9	-

Таблица 9 – Сумма эффективных температур воздуха выше 7° С по гидрометеостанции г. Изобильного (степная зона), необходимая для развития *D. reticulatus*.

Год	Март			Апрель			Май			Июнь	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
2015	19	63,5	124	209	325,5	461,5	610	792,5	1045	-	-
2016	34,5	50,5	182,5	250,6	403	546	728	944	1170,5	-	-
2017	28	77,5	108,5	172	259,2	393,7	549,2	752,2	944,7	1147,2	-
2018	36	130	178,5	346,5	459	613	827	1031	-	-	-
2019	34,5	50,5	182,5	264	403	546	728	944	1170,5	-	-

Таблица 10 – Сумма эффективных температур воздуха выше 7° С по гидрометеостанции п. Роцино (полупустынная зона), необходимая для развития *D. reticulatus*.

Год	Март			Апрель			Май			Июнь	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
2015	24	49	75,5	140,5	275	432	588	755,5	1043,5	-	-
2016	56,5	96,5	146	279	460	632,5	800	1005	-	-	-
2017	15,5	41,5	104,9	212,2	332,3	492,8	633,9	807,4	1019,9	-	-
2018	17,9	49,5	125,9	222,8	356,5	535,8	712,3	947,7	1136,7	-	-
2019	53,2	61,5	129,4	217,8	344,9	502,1	655,1	920,4	1077,6	-	-

В предгорных и лесостепных ландшафтах начало яйцекладки чаще приходится на первую декаду апреля, а в степных и полупустынных ландшафтах на вторую, чаще третью декаду марта. Эмбриональное развитие завершается в степи и полупустыни во вторую декаду апреля, в лесостепных ландшафтах – в третьей декаде апреля, а в предгорьях – в первой декаде мая. Полный цикл развития одного поколения *D. reticulatus*, учитывая период питания и метаморфоза, возможно в лесостепных и предгорных ландшафтах во вторую декаду июня, а в полупустыни и степи – в третью декаду мая. Следовательно, сроки развития одного поколения *D. reticulatus* в лесостепных и предгорных ландшафтах наступают позже, чем в степных и полупустынных в среднем на одну – две недели.

Взрослые клещи *D. reticulatus* не совершают миграций в течении суток, а постоянно оставаясь на выбранных растениях. Это подтверждают пятидневными наблюдениями, проведенными нами в середине апреля на

стационарном участке расположенном в лесостепной зоне Центрального Предкавказья. Клеши, несмотря на резкие перепады температуры, все время оставались на растительности в позе пассивного ожидания. Они одинаково активно прикреплялись при сборе «на флаг» при разной температуре - днем, при температура воздуха $+15^{\circ}\text{C}$; поздно вечером, после наступления сумерек при температуре $+5-7^{\circ}\text{C}$ и рано утром, при падении температуры воздуха до 2°C ниже нуля.

Таким образом, активность иксодовых клещей *D. reticulatus* начинается ранней весной. Первый пик активности длится до начала июня, после чего наступает пауза более чем на два месяца. Затем, во второй половине августа иксодовые клещи этого вида вновь появляются в природных биотопах. Продолжительность их паразитирования в летне-осенний период длительность паразитирования зависит от погодных условий. Самые последние случаи обнаружения иксодовых клещей на растительности были зафиксированы нами 25 ноября (2018 год). С учетом неблагоприятных погодных условий (проливные дожди, низкие температуры воздуха), расчетная продолжительность периода паразитирования клещей составила $200,3 \pm 1,79$ дней за сезон.

Фенология взрослых клещей *D. marginatus* сходна с предыдущим видом. Активизация после зимней диапаузы приходится на первую-вторую декаду марта. Индекс обилия клещей в марте в разные годы наблюдения колеблется от 4,5 до 27,5 (таблица 11). Имаго в Центральном Предкавказье могут быть активны и в зимний период при сравнительно теплой погоде и отсутствии снежного покрова. Так, в феврале 2016 года при среднесуточной температуре воздуха $10,5^{\circ}\text{C}$ методом «на флаг» было собрано 72 экземпляра имаго *D. marginatus*.

Для данного вида также характерно два пика активности: весенний и осенний. Из литературных данных известно, что половозрелые клещи *D. marginatus* в средней и северных зонах своего ареала не активны в летний период, они отсутствуют на пастбищах и не нападают на скот. На

рассматриваемой нами территории для *D. marginatus* не отмечается такого резкого снижения численности клещей и небольшая часть имаго остается активной и в летние месяцы.

Осенняя волна активизации отмечается с третьей декады августа до ноября. Осенний пик активности может происходить как за счет повторной активизации клещей бывших активными весной, так и проявлением активности недавно перелинявших особей.

На зимовку уходят как активные особи, так и не завершившие послелиночного доразвития клещи. Основная их масса становится активной сразу после зимовки. У тех особей, которые ушли на зимовку, не закончив послелиночного доразвития, эта стадия заканчивается в следующем весеннем сезоне. Растянutosть её завершения связана со сроками линьки нимф прошлой осенью, разницей в микроклимате мест развития. Клещи *D. marginatus* могут зимовать на хозяине. Это подтверждено зимними сборами с крупного рогатого скота в районе наших наблюдений. Зимовать остаются самки, присосавшиеся поздно осенью и оцепеневшие от холода до полного насыщения.

Таблица 11 – Показатели численности клещей *D. marginatus*, собранных методом «на флаг», за период наблюдений 2015 – 2019 гг.

Месяцы	ИО по годам					Средний ИО клещей за 5 лет
	2015	2016	2017	2018	2019	
Февраль	-	18	-	0	-	9
Март	27,5	0	7,1	4,5	-	9,8
Апрель	27,5	19	14,8	17,2	17,2	19,2
Май	5,1	3,5	6,7	0	7,4	4,5
Июнь	-	0,6	1,5	-	-	1
Июль	-	-	-	-	-	-
Август	8	-	0,5	-	-	4,2
Сентябрь	10,2	3	0	2,1	1,5	3,4
Октябрь	4	1,3	0	0,9	0	1,2
Ноябрь	2,2	0	3,7	0	0	1,2

Личинки клещей *D. marginatus* нами были обнаружены на мелких млекопитающих со второй декады июня до начала сентября. Нимфы встречаются с начала июля по август (таблица 12).

Таблица 12 – Фенологический календарь *D. marginatus*

Месяц											
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	
		Ia	Ia	Ia	Ia			Ia	Ia	I	
			O	O	O						
					L	L	La	La			
						N	N				
							Na	Na			

Примечание: I – голодные имаго; Ia - питающиеся имаго; O – яйца; L - личинки; La – питающиеся личинки; N – нимфы; Na питающиеся нимфы.

Для определения оптимальных условий жизнедеятельности клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* мы изучили связь между их численностью и климатическими факторами. Были сопоставлены многолетние средние месячные показатели ИО и средние многолетние месячные значения температуры воздуха и количества осадков. Анализ проводился для ландшафтных зон в которых отмечены наибольшие индексы обилия клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus*. Результаты наблюдений представлены на рисунках 9 – 12.

Анализируя полученные данные следует отметить, что *D. reticulatus* в лесостепной ландшафтной зоне активизируется при среднемесячной температуре + 0,2° С и среднемесячной сумме осадков 29,8 мм, а в предгорной ландшафтной зоне при среднемесячной температуре 1,4° С и сумме осадков 13,2 мм. Пик активности приходится на температуру 4,9° С и 9,8° С и среднемесячную сумму осадков 50 мм и 53,2 мм соответственно. Осенний пик активности в лесостепной ландшафтной зоне регистрируется при многолетней среднемесячной температуре воздуха 3,6°С и многолетней среднемесячной сумме осадков 29,4 мм., в предгорной ландшафтной зоне

при многолетней среднемесячной температуре воздуха $1,6^{\circ}\text{C}$ и многолетней среднемесячной сумме осадков 18,8 мм. Летней период неактивности совпадает со средней многолетней температурой и суммой осадков 23°C и 67,6 мм в лесостепи и $16,8^{\circ}\text{C}$,32,4 мм в предгорных ландшафтах соответственно соответственно (рисунки 9 – 12).

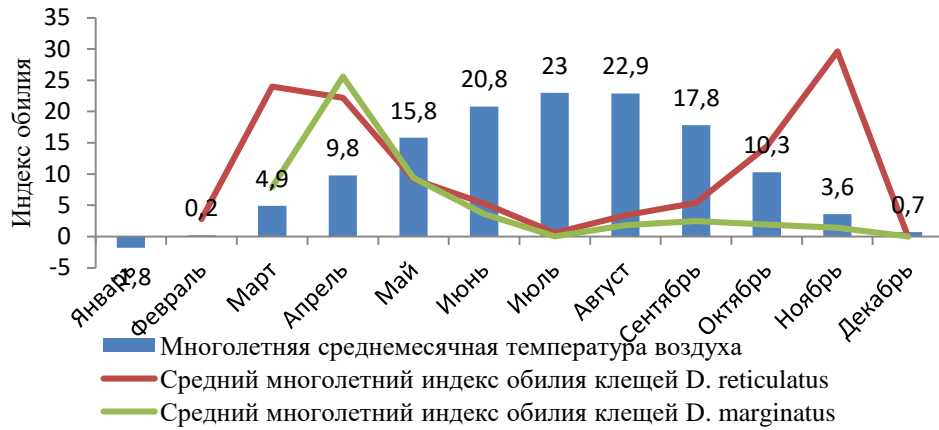


Рисунок 9 – Зависимость ИО клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* от температуры воздуха в лесостепных ландшафтах Центрального Предкавказья.

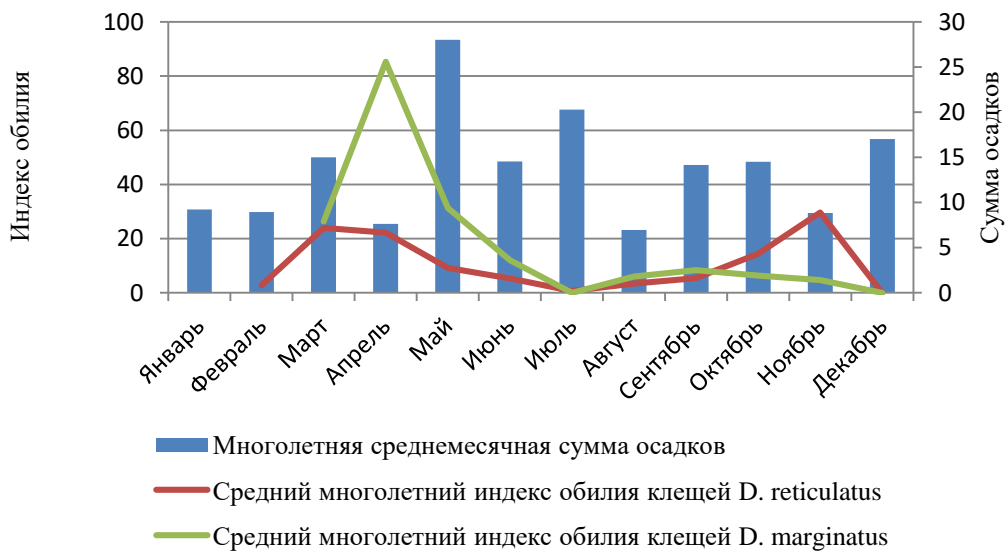


Рисунок 10 – Зависимость ИО клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* от суммы осадков в лесостепных ландшафтах Центрального Предкавказья.

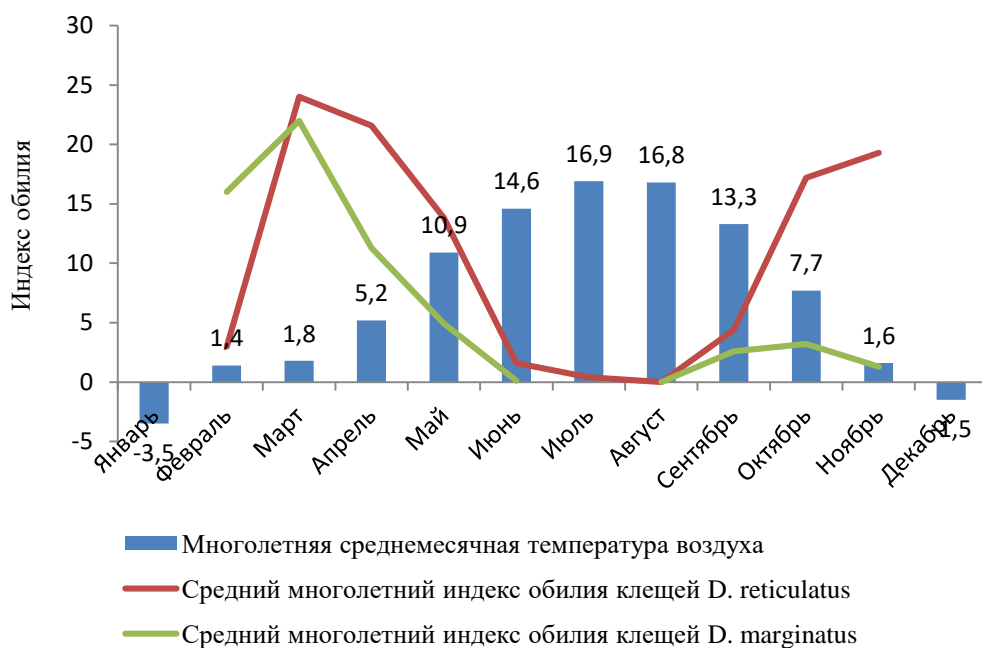


Рисунок 11 – Зависимость ИО клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* от температуры воздуха в предгорных ландшафтах Центрального Предкавказья.

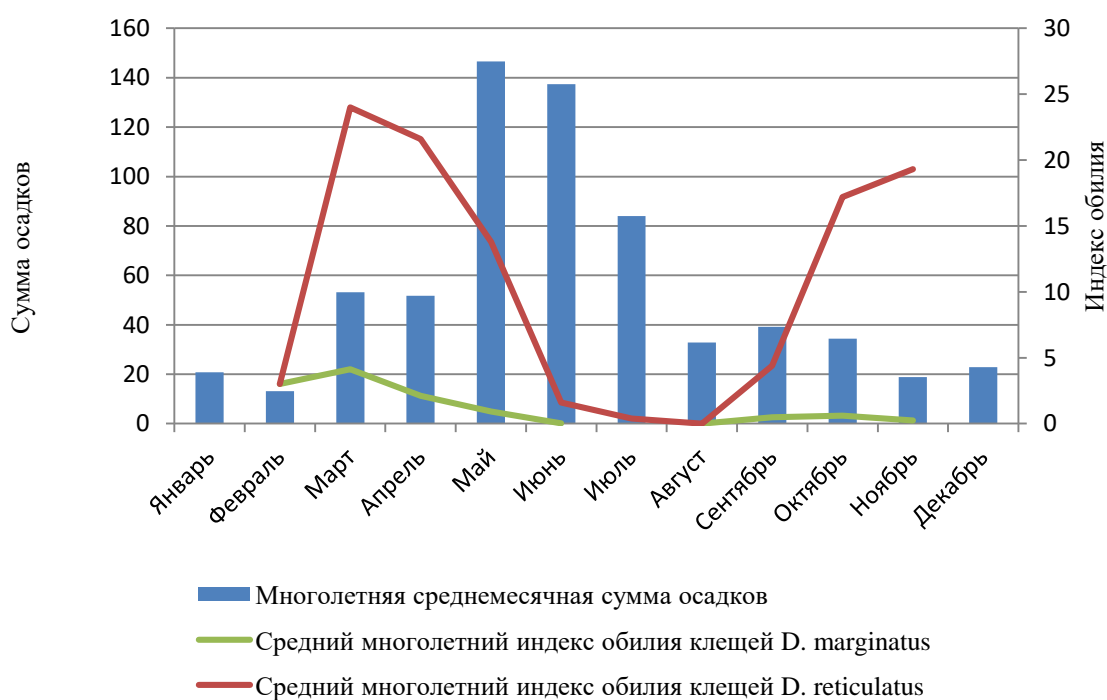


Рисунок 12 – Зависимость индекса обилия клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* от суммы осадков в предгорных ландшафтах Центрального Предкавказья.

Активизация *D. marginatus* в лесостепи регистрируется при среднемесячной температуре 4,9° С и среднемесячной сумме осадков 50 мм. Пик активности приходится на среднемесячную температуру 9,8°С и сумму осадков 25,4 мм. Активность клещей данного вида снижается в осенний период и регистрируется при многолетней среднемесячной температуре воздуха 17,8°С и многолетней среднемесячной сумме осадков 48,4 мм. Летней период неактивности характеризуется средними многолетними значениями температуры и осадков составляющими 23° С, 67,6 мм соответственно.

В предгорной ландшафтной зоне активизация клещей этого вида происходит при среднемесячной температуре 1,4°С и сумме осадков 13,2 мм. Пик активности наблюдается при температуре 1,8° С и сумме осадков 53,2 мм. Осенняя волна численности *D. marginatus* не превышает весеннюю и наблюдается в октябре при многолетней среднемесячной температуре 7,7°С и сумме осадков 34,4 мм.

Сезонный ход активности половозрелых особей *D. niveus* так же имеет два подъема в год. Появление имаго приурочено к началу апреля. Индекс обилия в сборах на флаг составляет в это время 0,01 %. Второй пик активности приходится на август. Часто зимуют на хозяевах. Область распространения этого вида характеризуется не только общим дефицитом влаги, но и, что особенно важно незначительным их количеством в летний период. Вид требователен к теплу – майские температуры мест обитания *D. niveus* не опускаются ниже 18°С, устойчив к повышенным температурам (до 40° С). Полный жизненный цикл завершается за 80 – 95 дней при температуре + 20 – 23°С.

Таким образом, клещи *D. marginatus* и *D. reticulatus* могут активизироваться еще в феврале, во время оттепелей. Пик численности *D. marginatus* в лесостепных ландшафтах наблюдается в апреле, а в предгорных ландшафтах – в марте. Пик активности *D. reticulatus* наступает в марте, как в лесостепных, так и в предгорных ландшафтах. Осенняя волна численности

D. marginatus приходится на сентябрь в лесостепи и на октябрь в предгорьях с последующим снижением к ноябрю. У *D. reticulatus* осенний пик наблюдается в ноябре, т.е. позже, чем у предыдущего вида, что возможно связано с хорошей переносимостью низких температур.

2.2.1.3. Паразито-хозяйинные связи клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844

Для успешного развития популяции клещей и формирования очагов их высокой численности требуется сочетание нескольких факторов. Во-первых, подходящий микроклимат в период с мая по август, когда клещи наиболее уязвимы на стадиях яйца, личинки и нимфы, важны благоприятные условия влажности и температуры в местах их обитания. Во-вторых, достаточное количество хозяев как мелких млекопитающих, прокармливающих преимагинальные стадии, а также средних и крупных животных – как прокормителей имаго, а частично и нимф.

Поскольку мелкие млекопитающие широко распространены они могут обеспечить прокормление большинства личинок и нимф. В последние годы наблюдается рост поголовья КРС и МРС, которых часто выпасают в местах концентрации иксодовых клещей – на лесных полянах, опушках, в разреженных кустарниковых зарослях.

Доступность прокормителей наряду с широким распространением, высокой численностью и длительным периодом активности взрослых клещей указывают на большое эпизоотологическое значение представителей особей рода *Dermacentor*. Исследования показали высокий уровень зараженности клещей *Dermacentor reticulatus* и *Dermacentor marginatus*, снятых с животных, возбудителями риккетсиозов, лихорадки Ку (таблица 13). В Центральном Предкавказье клещи рода *Dermacentor* считаются основными переносчиками и хранителями возбудителя туляремии.

Таблица 13 – Результаты исследования клещей рода *Dermacentor*, снятых с животных, на наличие возбудителей природно-очаговых инфекций.

Год исследования	<i>D.marginatus</i>				<i>D.reticulatus</i>			<i>D. niveus</i>		
	Лихорадка Ку	Туляремия	Клещевые риккетсиозы (КР)	Клещевой энцефалит	Лихорадка Ку	Туляремия	Клещевые риккетсиозы (КР)	Лихорадка Ку	Туляремия	Клещевые риккетсиозы (КР)
2015	60/4	97/1	34/20	37/2 9	12/2	25/3	5/3			
2016	29/8	35/2	9/6		19/1	21/3	7/2	17/2	17/2	17/4
2017	70/8	87/8			14/3	15/1				
2018	120/7		101/46		49/1	47/1	39/10	18/3	18/1	17/2
2019	135/8	12/1	133/50		64/1	66/1	66/4	19/2	19/1	20/4

Примечание: числитель – всего исследовано проб; знаменатель – из них положительных.

Клещи рода *Dermacentor* являются поликсенными паразитами т.е. в качестве хозяев используют представителей разных семейств, отрядов или даже классов и обладают треххозяиным циклом развития. На стадии имаго клещи трофически связаны с крупными и средними млекопитающими. Личинки и нимфы почти исключительно питаются на мелких млекопитающих, но иногда встречаются и на птицах [19].

Сбор полевого материала проводили в 2015-2019 гг. при проведении эпизоотологического обследования в лесостепных, степных, полупустынных и предгорных ландшафтах Центрального Предкавказья. Индекс доминирования клещей составил 32,5 % (таблица 14).

Таблица 14 – Паразитирование имаго клещей рода *Dermacentor* на домашних животных в Центральном Предкавказье.

	Осмотрено животных	Собрано клещей					
		<i>D. marginatus</i>		<i>D. reticulatus</i>		<i>D. niveus</i>	
		Экз.	%	Экз.	%	Экз.	%
2015 год							
КРС	392	632	15,88	165	4,14	0	0

Продолжение таблицы 14							
МРС	162	31	4,25	0	0	0	0
Лошадь	10	5	15,62	12	37,5	0	0
Собака	5	0	0	6	20,68	0	0
2016 год							
КРС	305	273	9,2	10	0,34	57	1,93
МРС	102	27	3,61	0	0	2	0,26
Лошадь	1	0	0	1	100	0	0
Собака	9	0	0	91	41,55	0	0
2017 год							
КРС	356	1259	32,0	95	2,41	0	0
МРС	135	80	8,64	7	0,75	0	0
Лошадь	2	2	14,28	0	0	0	0
Собака	8	0	0	23	57,5	0	0
2018 год							
КРС	408	1177	26,34	251	5,62	5	0,11
МРС	67	26	8,50	0	0	0	0
Лошадь	4	53	38,68	41	29,92	0	0
Собака	17	0	0	59	38,56	0	0
2019 год							
КРС	167	7	0,59	8	0,68	0	0
МРС	198	3	0,44	3	0,44	0	0
Лошадь	30	1	3,71	9	33,33	0	0
Собака	15	0	0	8	18,61	0	0

*проценты посчитаны от общего количества клещей, собранных с прокормителей по видам.

Как видно из таблицы 15, основными прокормителями имаго являются домашние плотоядные (средний ИО 3,6) и лошади (средний ИО 2,6). КРС и МРС играет незначительную роль в прокормлении *D. reticulatus* – средний индекс обилия на них составляет 0,3 и 0,01 соответственно [100].

Таблица 15 – Индекс обилия и индекс доминирования (%) клещей *D. reticulatus* на домашних животных в Центральном Предкавказье.

Вид прокормителя	Индекс обилия и индекс доминирования по годам										Средний ИО	Средний ИД
	2015		2016		2017		2018		2019			
	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД		
КРС	0,4	4,1	0,03	0,3	0,3	2,4	0,6	5,6	0,05	0,7	0,3	2,6
МРС	0	0	0	0	0,05	0,7	0	0	0,02	0,4	0,01	0,2
Лошадь	1,2	37,5	1	100	0	0	10,3	29,9	0,3	33,3	2,6	40,1
Собака	1,2	20,9	10,1	41,5	2,9	57,5	3,5	38,5	0,5	18,6	3,6	35,4

Единичные сборы имаго *D. reticulatus* были произведены с ежей и зайцев, домашних кошек, лисицы, пятнистого оленя. По одной самке клещей было снято также с зяблика *Fringilla coelebs* и синицы *Parus major* [100].

Личинки и нимфы *D. reticulatus* паразитируют исключительно на мелких млекопитающих: насекомоядных, грызунах и мелких хищниках. На территории Центрального Предкавказья личинки могут паразитировать на полевой мышью *Apodemus agrarius* Pallas, 1771, домашней мышью *Mus musculus* (Linnaeus, 1758), на мышах рода *Sylvaemus* (Ognev 1924) [191]. Из коллекции Ставропольского противочумного института известны сборы нимф *D. reticulatus* с водяной полевки *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758), гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773), лошади. Птицы поражаются в виде исключения [52 – 54, 118, 160 – 162, 196]. Е.И. Теплова [176] и Ю.М. Тохов [181] указывает на возможность присасывания неполовозрелых фаз *D. reticulatus* к человеку.

Количество случаев нападения *D. reticulatus* на человека не превышает 1,6 % от общего числа иксодид. Нападению чаще подвергаются жители лесостепной зоны.

Круг прокормителей *D. marginatus* разнообразен. Согласно литературным данным, основными хозяевами взрослых клещей служат крупные и средние млекопитающие (КРС, МРС, лошадь, осел, свинья). Второстепенные хозяева: волк *Canis lupus* (Linnaeus, 1758), лисица *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), заяц-русак *Lepus europaeus* (Pallas, 1778), домашние плотоядные (собака) [31; 196].

Основным прокормителем имаго *D. marginatus* являются лошади – средний ИО 3 и КРС – средний ИО 1,8. Согласно литературным данным, ИО *D. marginatus* на лошадях может быть довольно высокими и достигать до 13 весной и 7,2 осенью [61]. МРС играет незначительную роль в прокормлении *D. marginatus* – средний ИО 0,3; средний ИД 5,1 %. Во время

эпизоотологического обследования нам не удалось обнаружить имаго *D.marginatus* на собаках (таблица 16).

Взрослые клещи *D.marginatus* нередко нападают и на человека. Доля данного клеща среди других видов, снятых с людей, достигает 10 % [183].

Имаго *D. marginatus* на птицах нами не обнаружены, но в работе М.Н. Мирзоевой [118] приведены сведения о единичных сборах с авдотки *Burhinus oediconemus* (Linnaeus, 1758), сизоворонки *Coracias garrulus* (Linnaeus, 1758), вальдшнепа *Scolopax rusticola* (Linnaeus, 1758). Выбор хозяина-птицы определяется, в первую очередь, ее доступностью для нападения. Как правило, это птицы, гнездящиеся или собирающие корм на земле.

Таблица 16 – Индекс обилия и индекс доминирования (%) имаго *D.marginatus* на домашних животных в Центральном Предкавказье (2015 – 2019 гг.)

Вид про-кормителя	Индекс обилия и индекс доминирования по годам										Средний ИО	Средний ИД
	2015		2016		2017		2018		2019			
	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД		
КРС	1,6	15,9	0,9	9,2	3,5	32,0	2,9	26,3	0,04	0,6	1,8	16,8
МРС	0,2	4,3	0,3	3,6	0,6	8,6	0,4	8,5	0,01	0,4	0,3	5,1
Лошадь	0,5	15,6	0	0	1	14,3	13,3	38,7	0,03	3,7	3	14,5
Собака	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Из литературных данных известно, что имаго *D. marginatus* так же были обнаружены на зайце-русак, домашней кошке, собаке, водяной полевке. Значительно реже встречается на степном хоре *Mustela eversmanii* (Lesson, 1827); ласке *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) [31]. Эти животные являются малочисленными, что и определяет их второстепенное значение как прокормителей. Нимфы и личинки паразитируют на грызунах, зайцеобразных, насекомоядных, мелких хищных.

В период с февраля по октябрь в 2018 и 2019 годах мы изучали видовой состав мелких млекопитающих, для установления биотических связей между

личинками, нимфами и их прокормителями. Анализ таблиц показал (таблицы 17–18), что в сборах доминирует мышь малая лесная, которая составляет 55,6 % от всех сборов. Значительную долю также составили мышь домовая – 14,1 % и полевка обыкновенная – 13,4 %. Остальные виды мелких млекопитающих встречались значительно реже - менее 10 %.

Таблица 17 – Участие мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф *D. reticulatus*

Вид животного	Отловлено животных		Собрано личинок			Собрано нимф		
	Кол-во экз.	ИД, %	Кол-во экз.	ИВ	ИО	Кол-во экз.	ИВ	ИО
Мышь малая лесная	549	55,6	51	43,2	0,1	48	32,7	0,1
Мышь домовая	139	14,1	10	8,5	0,1	59	40,1	0,4
Мышь степная	27	2,7	0	0	0	0	0	0
Мышь полевая	14	1,4	10	8,5	71,4	0	0	0
Полевка обыкновенная	132	13,4	31	26,3	0,2	12	8,2	0
Полевка общественная	26	2,6	3	2,5	0,1	1	0,7	0,03
Белозубка малая	43	4,3	9	7,6	0,2	0	0	0
Белозубка белобрюхая	8	0,8	0	0	0	9	6,1	1,1
Бурозубка кавказская	13	1,3	4	3,4	0,3	3	2,0	0,2
Хомячок серый	12	1,2	0	0	0	4	2,7	0,3
Хомяк обыкновенный	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Крыса серая	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Соня лесная	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Ёж южный	15	1,5	0	0	0	11	7,5	0,7
Заяц русак	4	0,4	0	0	0	0	0	0
Лисица обыкновенная	2	0,2	0	0	0	0	0	0
ИТОГО	988	100	118	11,9	0,1	147	14,8	0,1

Основным прокормителем личинок *D. reticulatus* являются мышь малая лесная и полевка обыкновенная. На них питаются 43,2 и 26,3 % личинок соответственно. Основные прокормители нимф – мышь домовая и мышь малая лесная – 40,1 и 32,7 % соответственно (таблица 17). Большой вклад в прокормление личинок вносят так же мышь домовая и мышь полевая ИД которых составил 8,5 % от всех сборов. При этом показатели ИО личинок на мышле полевой довольно высокие – 71,4. В прокормлении нимф не менее

важную роль играют полевка обыкновенная и белозубка белобрюхая – 8,2 и 6,1 % от всех сборов соответственно.

Основным прокормителем личинок и нимф *D. marginatus* являются мышь малая лесная и мышь домовая. На них прокармливаются 62,3 и 23,4 % личинок. Индекс встречаемости нимф составил 39 и 45 % соответственно. Индексы обилия личинок и нимф приведены в таблице 18.

Таблица 18 – Участие мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф *D. marginatus*

Вид животного	Отловлено животных		Собрано личинок			Собрано нимф		
	Кол-во экз.	ИД, %	Кол-во экз.	ИВ	ИО	Кол-во экз.	ИВ	ИО
Мышь малая лесная	549	55,6	48	62,3	0,09	39	39	0,07
Мышь домовая	139	14,1	18	23,4	0,13	45	45	0,32
Мышь степная	27	2,7	0	0	0	0	0	0
Мышь полевая	14	1,4	0	0	0	3	3	0,21
Полевка обыкновенная	132	13,5	5	6,5	0,04	7	7	0,05
Полевка общественная	26	2,6	0	0	0	0	0	0
Белозубка малая	43	4,3	6	7,8	0,14	0	0	0
Белозубка белобрюхая	8	0,8	0	0	0	3	3	0,38
Бурозубка кавказская	13	1,3	0	0	0	0	0	0
Хомячок серый	12	1,2	0	0	0	0	0	0
Хомяк обыкновенный	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Крыса серая	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Соня лесная	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Ёж южный	15	1,5	0	0	0	3	3	0,2
Зяцз русак	4	0,4	0	0	0	0	0	0
Лисица обыкновенная	2	0,2	0	0	0	0	0	0
ИТОГО	988	100	77	7,8	0,08	100	10,1	0,1

В ноябре 2015 года нами был проведен сбор 13 нимф *D. marginatus* с мыши малой лесной. В литературе нет сведений о таком позднем периоде паразитирования преимагинальных стадий клеща *D. marginatus*. Единственный известный нам случай сборов преимагинальных стадий в этом сезоне выявлен при работе с коллекцией Ставропольского противочумного института. Сбор осуществлен в октябре 1951 года З.С. Брагиной.

При осмотре млекопитающих среднего размера совсем не обнаружили личинок и нимф *D. marginatus* и *D. reticulatus* на зайце русаке и лисице обыкновенной. Небольшую роль в выкармливании нимф клещей играет еж южный. Показатели индекса встречаемости на них составили 7,5 % для *D. reticulatus* и 3 % для *D. marginatus*. Индексы обилия не высокие – 0,7 и 0,2 соответственно (таблицы 17-18).

D. niveus – на территории Центрального Предкавказья редкий и малочисленный вид. Он эпизодически встречается на территории восточных районов Ставропольского края, мигрируя сюда с прокормителями из соседних территорий, где имеют широкое распространение (Республика Дагестан).

Из литературных источников известно, что основными хозяевами для взрослых *D. niveus* служат крупный рогатый скот, лошадь, свинья. В Средней Азии часто встречаются на ушастых ежах. Самки и самцы этого вида активно нападают на человека [8].

Клещи *D. niveus* при проведении эпизоотологического обследования были нами собраны в 2016 г. и 2018 годах с КРС и МРС в восточных районах Ставропольского края. Средний ИО клещей данного вида на КРС составил 0,04 на МРС 0,02. Средний ИД 0,4 и 0,3 % соответственно (таблица 19).

Личинки и нимфы паразитируют на насекомоядных (ежи) и мелких грызунах. Д.Н. Засухин [70] приводит сборы с хомяков, ежей и тушканчиков. О.В. Афанасьевой [8] личинки и нимфы *D. niveus* были найдены на ежах, бурозубках, сонях, домовых и лесных мышах, обыкновенной полевке, водяной полевке.

Таким образом, клещи рода *Dermacentor* отличаются большим разнообразием в выборе хозяев, как для взрослой, так и для преимагинальных фаз развития.

Таблица 19 – Индекс обилия и индекс доминирования имаго *D. niveus* на домашних животных в Центральном Предкавказье по годам.

Вид прокормителя	Индекс обилия и индекс доминирования по годам										Средний индекс обилия	Средний индекс доминирования
	2015		2016		2017		2018		2019			
	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД	ИО	ИД		
КРС	0	0	0,2	1,9	0	0	0,01	0,1	0	0	0,04	0,4
МРС	0	0	0,02	0,3	0	0	0	0	0	0	0,02	0,3
Лошадь	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Собака	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Основными прокормителями имаго *D. reticulatus* в Центральном Предкавказье служат домашние плотоядные (собаки) и лошади. КРС и МРС имеют небольшое значение в прокормлении имаго. Основные хозяева *D. marginatus* лошади и КРС. *D. niveus* в качестве прокормителей предпочитают КРС и МРС. Ювенильные фазы клещей рода *Dermacentor* в основном встречаются на малых лесных мышах и обыкновенных полевках.

Интенсивность прокармливания преимагинальных фаз иксодовых клещей находится в зависимости от концентрации того или иного вида прокормителя на исследуемой территории. Наши наблюдения подтверждают отсутствие специфичности у личинок и нимф в отношении хозяев. Выбор хозяина ювенильными фазами иксодовых клещей рода *Dermacentor* связан с наличием его в экологической нише, с соответствием к условиям окружающей среды и образу жизни, т.е. личинки и нимфы будут нападать на тех зверьков, которые чаще посещают их биотоп.

Клещи рода *Dermacentor* в природных очагах трансмиссивных болезней Центрального Предкавказья функционируют как переносчиками и резервуарами вирусов, бактерий и риккетсий. В условиях совместной циркуляции различных патогенов в одном физико-географическом районе последовательное питание личинок, нимф, имаго на различных хозяевах создает предпосылки для заражения клеща несколькими инфекциями. Трансфазовая передача возбудителя играет при этом важную роль.

2.2.1.4. Физиологический возраст иксодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 как показатель состояния популяции

Термин «физиологический возраст» по отношению к иксодовым клещам впервые был применен Ю.С. Балашовым [11] и определен следующим образом: «физиологический возраст голодных иксодид отражает состояние запасных питательных веществ в организме». Позднее И.В. Разумова [150] показала, что возрастные изменения голодных клещей связаны не только с расходом запасных питательных веществ, но и с накоплением экскретов, сформулировав понятие физиологического возраста (ФВ) как «степень общего необратимого морфофизиологического изменения организма в течение прожитой жизни, измеряемого состоянием запасных питательных и экскреторных веществ».

Несмотря на то, что показатель ФВ является важным критерием состояния природных популяций и имеет важное эпидемиологическое значение, закономерность его изменений изучена недостаточно [20, 49, 153]. Известно, что клещи одного календарного возраста, но относящиеся к разным группам по ФВ, могут различаться по особенностям питания и поведения. С ФВ иксодовых клещей связаны их жизнеспособность, активность, агрессивность нападения [246]. Особое значение имеет связь между возрастом клещей и их восприимчивостью к патогенам.

Непрерывный характер процессов расходования резервных и накопления экскреторных веществ определяет существенную возрастную особенность иксодид – непрерывность перехода от одного физиологического возраста к другому без резких качественных и количественных границ. Отсюда «условность границ между ними, хотя качественные и количественные различия четырех основных физиологических возрастов, как основных этапов возрастного развития особей, очевидны и достаточно четки» [цит. Разумова И.В., 1982]

Соотношение взрослых клещей разного физиологического возраста в природных популяциях различается в зависимости от вида клещей, времени года и климатических условий местообитания. Активировавшиеся весной клещи могут быть II, III или IV ФВ.

В природных популяциях особи III и IV ФВ составляют значительную часть активных клещей. Отсутствие в наших сборах клещей I физиологического возраста объясняется тем, что мы брали материал из природы, где вновь выплывшихся клещей отловить практически невозможно. Они неактивны, проходят период послелинчного доразвития и неспособны к нападению на хозяев.

У клещей рода *Dermacentor*, в связи с наличием повторного осеннего пика активности, возрастной состав природных популяций довольно сложный.

Схематично возрастной состав популяции *D. marginatus* можно представить следующим образом [104].

Весной (март, апрель), в пик активности, основную часть популяции (более 80 %) составляют клещи II и III ФВ. Это особи, перелинявшие в прошлом году. Весенние особи II ФВ сохраняют вид недавно перелинявших, по-видимому, за счет поздней осенней линьки. Они впервые активизируются после зимовки. Из особей III ФВ часть, была активна уже осенью прошлого года и, возможно, возобновили свою активность, выйдя из зимнего оцепенения весной следующего года. Небольшую часть популяции (около 19 %) в этот период составляют особи IV ФВ, которые перелиняли из нимф и активизировались во второй половине лета, потратив к зиме большую часть запасных питательных веществ, благополучно перезимовали и вновь активизировались весной. В мае процент недавно активизировавшихся особей (II ФВ) заметно уменьшается. В сборах в этот период преобладают (более 60 %) сильно истощенные особи IV ФВ.

Летом на фоне общего снижения численности клещей почти полностью исчезают недавно активизировавшиеся клещи. Летняя популяция клещей представлена в основном особями III и IV (более 99 %) ФВ.

Осенью, во второй пик активности, основная часть популяции также представлена особями III и IV ФВ (более 94 %). Особи II ФВ появляются в конце августа начале сентября. Вероятно, активизация свежеперелинявших особей во второй пик активности во многом зависит от благоприятных климатических условий, однако, именно за счет активных свежеперелинявших клещей возможно повторное осеннее увеличение доли особей II ФВ в природной популяции (рисунок 13).

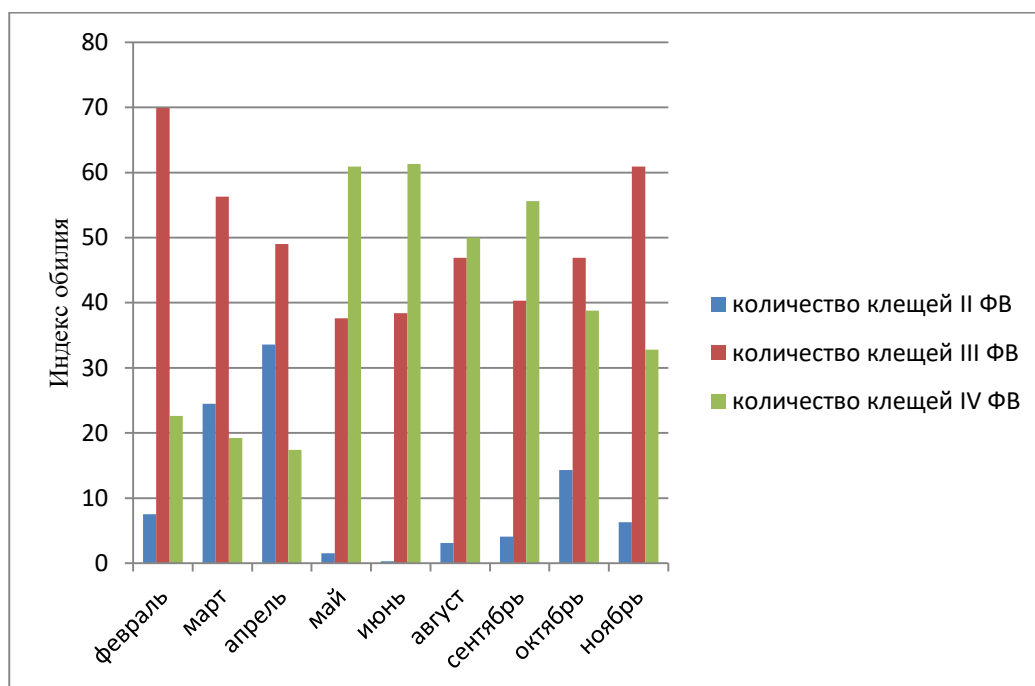


Рисунок 13 – Соотношение голодных имаго *D. marginatus* различного физиологического возраста (%).

Судя по данным, есть достоверные тенденции обнаружения клещей III ФВ во второй – третий месяцы года. В период с пятого по девятый месяцы больше обнаруживается клещей IV ФВ. К одиннадцатому месяцу вновь растет процент особей III ФВ (таблица 20).

Таблица 20 – Доля голодных имаго различного физиологического возраста в природной популяции клещей *D. marginatus*

Месяц	II физиологический возраст	III физиологический возраст	IV физиологический возраст	Всего	Показатель достоверности различий
Февраль	7,5% (7)	69,9% (65)	22,6% (21)	100% (93)	p=0,000229
Март	24,5% (247)	56,3% (569)	19,2% (194)	100% (1010)	p<0, 0001
Апрель	33,6% (182)	49,0% (265)	17,4% (94)	100% (541)	p<0, 0001
Май	1,5% (5)	37,6% (126)	60,9% (204)	100% (335)	p<0, 0001
Июнь	0,3% (1)	38,4% (131)	61,3% (209)	100% (341)	p<0, 0001
Август	3,1% (2)	46,9% (30)	50,0% (32)	100% (64)	p =0,002821
Сентябрь	4,1% (15)	40,3% (118)	55,6% (163)	100% (293)	p<0, 0001
Октябрь	14,3% (7)	46,9% (23)	38,8% (19)	100% (49)	p =0,7776
Ноябрь	6,3% (4)	60,9% (39)	32,8% (21)	100% (64)	p =0,046833
Всего	16,7%	49,0%	34,3%	100%	

Примечание: Pearson Chi-square: 617,914, df = 16, p = 0,00000, в скобках приведено абсолютное количество особей.

Таким образом, сезон активности имаго начинают в основном зрелые особи III физиологического возраста. Они преобладают с марта до конца апреля. К середине мая увеличивается доля старых особей IV физиологического возраста, а к концу мая они начинают преобладать. Летняя популяция представлена зрелыми и старыми особями. Осенью происходит постепенное нарастание доли молодых особей II физиологического возраста. Несмотря на появление нового поколения имаго к осени, в весенний период, все же, наблюдается значительно более молодой состав популяции, чем в осенний.

В течение всего периода наблюдений за клещами *D. reticulatus* в основном преобладали экземпляры III ФВ. Доля их колеблется от 34,3 до

76,8 %. Доля имаго II ФВ достигает максимального значения в ноябре, что, вероятно, связано с появлением и активизацией нового поколения. Старые клещи IV ФВ встречались в наибольшем количестве в сентябре (рисунок 14).

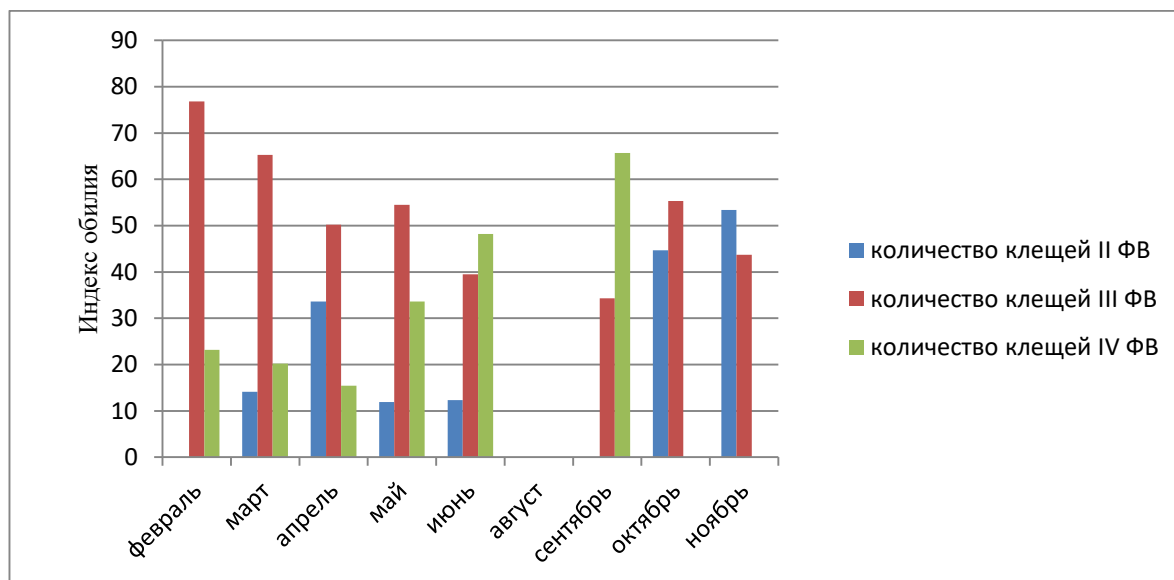


Рисунок 14 – Соотношение голодных имаго *D. reticulatus* различного физиологического возраста (%).

Имеются достоверные отличия между полученными показателями для сезонов по каждой возрастной группе (таблица 21). Во всех случаях полученные доверительные границы сравниваемых долей возрастных групп голодных имаго в разные периоды активности не совпадают, и поэтому следует считать различия между долями существенными с высокой надежностью [101].

Сравнение полученных материалов с данными литературы показывает, что в различных географических областях имеются отличия в сезонной динамике возрастного состава имаго *D. reticulatus*. Так, в результате наблюдения за природной популяцией клещей в Московской области было установлено что, молодые клещи (II ФВ) появляются в сборах в начале сентября. До середины сентября в сборах преобладают старые клещи, а начиная со второй половины сентября начинает нарастать доля молодых клещей, достигающая максимума в октябре [147, 169]. Полученные нами

результаты несколько отличаются – молодые клещи II ФВ появляются в начале октября, достигая максимума к началу ноября. В сентябре встречались две основные возрастные группы: зрелые – III ФВ, которые, возможно, поздно активизировались весной, и старые – IV ФВ. Клещи II и III ФВ преобладают в сборах до середины ноября. В это же время в сборах начинают появляться клещи с сильно морщинистой кутикулой, соответствующие IV ФВ [101].

Таблица 21 – Доля голодных имаго (% $P \pm mp$) различного физиологического возраста в природной популяции клещей *D. reticulatus*

Месяц	Возрастные группы			Всего особей, абс.
	II	III	IV	
Февраль	-	76,8 ± 6,6	23,2 ± 6,6	164
Март	14,1 ± 3,1	65,3 ± 4,2	20,2 ± 3,7	504
Апрель	33,6 ± 5,9	50,2 ± 6,2	15,4 ± 4,5	259
Май	11,9 ± 6,4	54,5 ± 9,9	33,6 ± 9,4	101
Июнь	12,3 ± 5,7	39,5 ± 8,5	48,2 ± 8,7	133
Июль	0	0	0	0
Август	0	0	0	0
Сентябрь	-	34,3 ± 16,0	65,7 ± 16,0	35
Октябрь	44,7 ± 16,1	55,3 ± 16,1	-	38
Ноябрь	53,4 ± 7,6	43,7 ± 7,5	2,9 ± 2,5	174

В состав зимующих имаго входят клещи III – IV ФВ. Весной (март) среди первых активных клещей преобладают клещи с признаками III ФВ, которые, вероятно, были активны осенью и успешно перенесли зиму, но успели растратить часть запасов гемоглобина. Небольшую часть составляли клещи с внешними признаками II ФВ, которые осенью поздно слиняли и, перезимовав, сохранили вид недавно переленявших, и клещи IV ФВ, которые были активны осенью, благополучно перезимовали и вновь активизировались весной. В апреле и мае встречалось небольшое число молодых, впервые активизировавшихся имаго. Преобладали в майских и апрельских сборах «зрелые» клещи III ФВ. Это клещи нового поколения, но успевшие «постареть» за счет весенней, а возможно и осенней активности. В майских сборах встречается небольшое количество особей IV ФВ.

В июне процент недавно активизировавшихся особей II физиологического возраста заметно уменьшается. Основную массу в этот период составляют особи III ФВ. Одновременно наблюдается увеличение числа сильно истощенных особей IV ФВ.

Таким образом, сезон активности имаго начинают в основном зрелые особи III физиологического возраста. Они преобладают с марта до конца апреля. К середине мая заметно увеличивается доля старых особей IV ФВ, а к концу мая они начинают преобладать. Летняя популяция почти полностью состоит из зрелых и старых особей. Осенью происходит постепенное нарастание доли молодых особей II ФВ.

Осенний пик активности может происходить как за счет повторной активизации клещей, бывших активными весной, так и проявлением активности недавно перелинявших особей. На зимовку уходят как активные особи, так и не завершившие послелиночного доразвития клещи. Основная их масса становится активной сразу после зимовки. У тех особей, которые ушли на зимовку, не закончив послелиночного доразвития, эта стадия заканчивается в следующем весеннем сезоне. Растянutosть её завершения связана со сроками линьки нимф прошлой осенью, разницей в микроклимате мест развития. Летом численность свободноживущих клещей в природе заметно уменьшается как за счет нахождения ими прокормителя, так и за счет естественной гибели от истощения. В июне – июле число особей IV ФВ максимальное. Достигнув этого возраста, большинство клещей погибает. В связи с растянутостью весенней активизации часть клещей, перелинявших осенью прошлого года, доживают до конца активности следующего года. Следовательно, осенняя популяция клещей состоит из особей двух генераций [101,104].

2.2.1.5. Подходы к прогнозированию численности клещей рода *Dermacentor Koch, 1844*

Возрастной состав природных популяций эпидемиологически важных видов иксодовых клещей имеет большое практическое значение. По нему можно судить о фактической продолжительности жизненного цикла в данной местности и сроках активности клещей, а также учитывать эффективность истребительных мероприятий.

В настоящее время возраст клещей рода определяется по выборкам, сделанным в разные сезоны активности имаго, т.е. мы ограничиваемся только констатацией факта.

Мы попытались сопоставить изменения ФВ с изменениями обилия активных особей по методике предложенной С.П. Расницыным [153] для клещей *I. ricinus*. Нами адаптирована и переработана эта методика для клещей рода *Dermacentor* с учетом особенностей их жизненных циклов.

С этой целью каждые 7-10 дней проводили учет обилия на фиксированном маршруте стационарного участка наблюдения и сбор клещей для последующего определения их ФВ. Оценку ФВ иксодовых клещей проводили визуально, используя признаки, предложенные И.В. Разумовой [150]. По внешним признакам отобраны наиболее различающиеся по физиологическому возрасту особи. Выделены четыре возрастные группы: «новорожденные» (I ФВ), молодые (II ФВ), зрелые (III ФВ) и старые (IV ФВ). Характеристикой физиологического возраста группы служило среднее значение физиологического возраста особей, входящих в состав группы. Средний возраст группы рассчитывали по формуле 5

На рисунке 15 приведены данные по сезонному изменению возраста самок *Dermacentor reticulatus* и сезонному ходу их обилия.

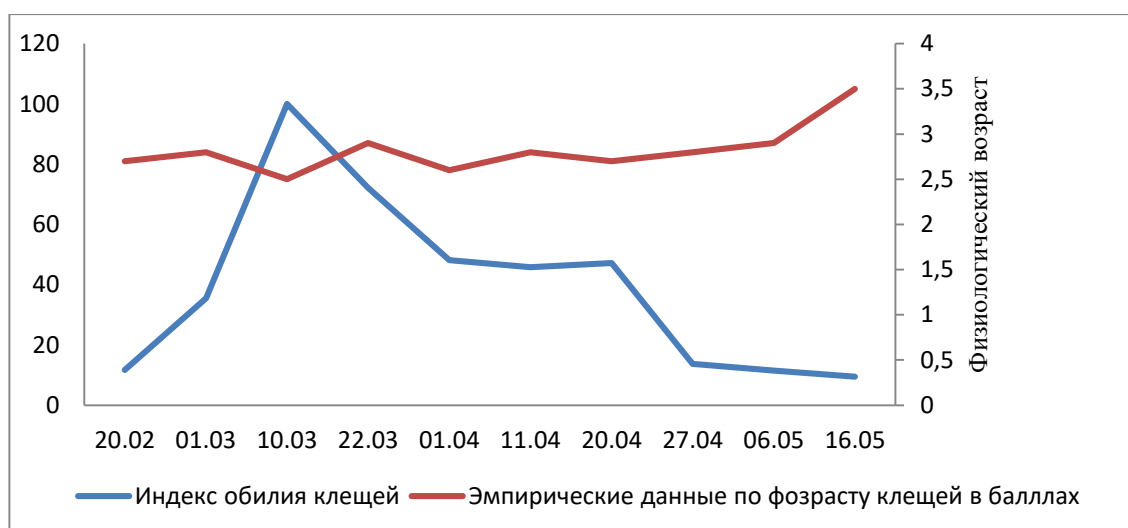


Рисунок 15 – Изменение возраста и сезонного обилия самок *Dermacentor reticulatus* в сезоне активности 2022 года. По оси абсцисс: дата наблюдений. По оси ординат: справа – средний возраст группы в баллах; слева – обилие клещей.

Для определения состояния активной части взрослых клещей на любой момент времени (последующий или предшествующий) по её состоянию на момент исследования необходимо рассчитать показатель скорости «старения» клещей (C) по формуле 6.

Для примера рассчитаем скорость старения самок *Dermacentor reticulatus*. Было установлено, что 20.04.2023 года возраст активной популяции самок был 2,7 балла, а 27.04.2023 – 2,8. По этим данным определяем параметр c :

$$c = \frac{\ln(4.0-2.7) - \ln(4.0-2.8)}{8} = 0,004$$

Для определения возраста на какой-то заданный момент времени формулу 7 нужно представить в виде

$$\ln(4.0 - V_x) = \ln(4.0 - V_i) - c(t_x - t_i) \quad (10)$$

обозначив $y = \ln(4.0 - V_i) - c(t_x - t_i)$ имеем

$$V_x = 4.0 - e^y \quad (11)$$

где e – основание натуральных логарифмов

Зная c вычисляем возраст активных клещей на 16.05.2023 (на эту дату имеются эмпирические данные). За точку отсчета возьмем 20.04.2023. Используя формулу 3 для 16.05 имеем

$$\ln(4.0 - V_{16.05}) = \ln(4.0 - 2.7) - 0,004 \times 26 = 0,009$$

$$V_{16.05} = 4,0 - 2,7^{0,009} = 4,0 - 1,0 = 3$$

Таким образом, величина среднего возраста активных клещей на 16.05. равна 3 балам.

Для примера попробуем определить конец сезона активности самок. Для этого надо определить дату когда возраст группы был равен примерно 3,5 баллам. Используя формулу 2 получаем, что возраст в 3,5 балла группа имеет спустя 47 дней после 20.04.2023, то есть клещи становятся малочисленными с 03.06.2023 г.

$$tx - t_{20.04} = \frac{\ln(4.0-2.7) - \ln(4.0-3.5)}{0,004} = 47$$

Приведенные расчеты основаны на материале одного сезона наблюдений и одного пункта из обширного ареала *Dermacentor reticulatus*. В других районах могут быть свои особенности старения и связь этого процесса с ходом обилия.

2.2.2. Зараженность иксодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 возбудителями природно-очаговых инфекций на территории Центрального Предкавказья

2.2.2.1 Исследование иксодовых клещей на зараженность возбудителем туляремии

Туляремия остается важным инфекционным заболеванием для территории Центрального Предкавказья. Наличие природного очага туляремии подтверждается выделением штаммов возбудителя туляремии из иксодовых клещей, мелких млекопитающих и воды открытых водоемов. Случаи заражения людей через укусы переносчиков в общей структуре заболеваемости составляет 2,0 % [68].

Первые случаи туляремии на территории Центрального Предкавказья были зафиксированы в 1938 году. Эти единичные случаи послужили отправной точкой для активного изучения данной инфекции в регионе.

На фоне повышенной активности природного очага почти всегда имели место эпидемические осложнения.

В 2015 году было исследовано 1912 экз. клещей *D. marginatus* и 2863 экз. клещей *D. reticulatus*, из которых составлено 229 пулов и 230 пулов соответственно. ДНК возбудителя туляремии обнаружена в 8 пулах *D. marginatus* и в 1 пуле *D. reticulatus*. Количество зараженных проб составило 3,49 и 0,43 % соответственно.

В 2016 году исследовано 702 экз. *D. marginatus*, 1104 экз. *D. reticulatus* и 59 экз. *D. niveus*. ДНК возбудителя туляремии обнаружена в 6 (6,97 %) пулах *D. marginatus*, в 8 (11,76 %) пулах *D. reticulatus* и в 2 пулах, составленных из клещей *D. niveus* (11,76 %).

В 2017 году исследовано 2764 экз.(233 пула) клещей *D. marginatus* и 1783 экз. клещей *D. reticulatus* (179). ДНК возбудителя туляремии

обнаружена в 29 пулах *D. marginatus* (12,45 %) и в 24 пулах *D. reticulatus* (13,40 %).

В 2018 году на наличие ДНК *Francisella tularensis* исследовано 2253 экз. *D. marginatus* (263 пула), 1775 экз. *D. reticulatus* (228 пулов) и 44 экз. *D. niveus* (18 пулов). Положительные результаты получены в одном пуле (0,38 %), составленном из клещей *D. marginatus* и в 7 пулах (2,63 %), составленных из клещей *D. reticulatus*. Пулы, составленные из клещей *D. niveus* не дали положительных результатов.

В 2019 году исследовано 818 экз. иксодовых клещей *D. marginatus*, из которых составлено 105 пулов. Пять из них (4,7 %) дали положительный результат. Из 1149 экз. клещей *D. reticulatus* составлено 154 пула, два из которых (1,3 %) дали положительный результат. Были исследованы также клещи *D. niveus* 6 экземпляров (5 пулов). Положительных результатов не получено.

В 2020 году исследовано 142 пула (82 – *D. marginatus*, 60 – *D. reticulatus*). Положительные результаты получены в 1 пуле, составленном из клещей *D. marginatus*, собранных методом «на флаг» в лесостепной зоне.

В 2021 году исследовано 369 экз. (51 пул) клещей *D. marginatus* и 1364 экз. клещей *D. reticulatus* (197 пулов). ДНК возбудителя туляремии обнаружена в 1 пуле *D. marginatus* (1,9 %) и в 5 пулах *D. reticulatus* (2,5 %). Также исследованы 2 пула *D. niveus* (3 экз.). Положительных результатов не получено.

В 2022 году исследовано 1881 экз. клещей *D. marginatus* и 913 экз. клещей *D. reticulatus*, из которых составлено 310 и 87 пулов соответственно. ДНК возбудителя туляремии обнаружена в 7 пулах *D. marginatus* и в 2 пулах *D. reticulatus*. Количество зараженных проб составило 2,2 и 2,3 % соответственно.

Нами было проведено комплексное изучение физиологического возраста иксод и естественной встречаемости возбудителя туляремии в них в течение шести (2016-2022 гг.) сезонов активности (таблица 22).

Наши исследования указывают на достоверную связь между физиологическим возрастом клещей *D. marginatus* и заражённых особей. Значение хи-квадрата Пирсона для вида *D. marginatus* равно 23,60153 при числе степеней свободы $df=2$, $N= 2586$ и уровне значимости $p=0,00001$. Так же имеется достоверно выраженная связь более частого обнаружения зараженных клещей II ФВ ($p=0,00000$) по сравнению с экземплярами III ($p=0,00003$) и IV ($p=0,98845$) ФВ. Для клещей *D. reticulatus* не выявлено статистически значимой зависимости обнаружения возбудителя туляремии от физиологического возраста. Значение хи-квадрата Пирсона для этого вида 23,60153 при числе степеней свободы $df=2$, $N= 2586$ и уровне значимости $p=0,00001$.

Таблица 22 – Результаты исследования клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* разного ФВ на наличие *Francisella tularensis*.

Физиологический возраст	Количество клещей давших отрицательный результат на наличие возбудителя туляремии		Количество клещей давших положительный результат на наличие возбудителя туляремии		Общее количество клещей данной возрастной группы	
	экз.	% от общего количества клещей	экз.	% от общего количества клещей	экз.	% от общего количества клещей
<i>D. reticulatus</i>						
II	2298	51,16	189	4,21	2487	55,36
III	1495	33,28	98	2,65	1614	35,93
IV	345	7,68	46	1,02	391	8,71
Итого	4138	92,12	354	7,88	4492	100
<i>D. marginatus</i>						
II	1296	44,88	195	6,75	1491	51,63
III	667	23,10	36	1,24	703	24,34
IV	623	21,57	71	2,46	694	24,03
Итого	2586	89,55	302	10,45	2888	100

Согласно исследованиям В.Г. Петрова [138], возбудитель туляремии может сохраняться в клещах *D. marginatus* до 686 дней. С течением времени количество возбудителя в клещах снижается. Через 228-232 дня после

инфицирования процент зараженных клещей уменьшается до 44,4. По нашему мнению, с этим явлением связана более высокая вероятность обнаружения зараженных клещей II ФВ по сравнению с III и IV, т.е. с течением времени происходит очищение организма клеща от возбудителя туляремии, поэтому более «старые» клещи реже обнаруживаются зараженными.

Зараженность клещей рода неодинакова по различным ландшафтными зонам. Наибольшее количество положительных результатов получено от голодных клещей, собранных с растительности в лесостепной ландшафтной зоне – 32,8 % *D. marginatus* и 31,6 % от *D. reticulatus* (от общего количества положительных результатов, полученных от голодных клещей). В предгорной ландшафтной зоне больше положительных проб получено от клещей

D. reticulatus – 15,8 %. От *D. marginatus* было получено 9 положительных проб, что составило 11,8 %. В степной ландшафтной зоне положительные результаты получены только от *D. marginatus* – 6,6 %. В полупустынной ландшафтной зоне одну положительную пробу (1,3 %) дали клещи *D. reticulatus*

Следует отметить, что в очагах туляремии сложилась устойчивая паразитарная система, обеспечивающая непрерывность циркуляции возбудителя туляремии. Согласно многим исследователям, *D. marginatus* и *D. reticulatus* имеют преимущественное значение в циркуляции *F. tularensis* в связи с тем, что тесно связаны в своем развитии с грызунами. В то же время грызуны являются основными прокормителями личинок и нимф клещей рода *Dermacentor*, паразитирование которых ограничивается теплым периодом года. Взрослые особи демонстрируют трофическую связь исключительно с крупными млекопитающими, исключая грызунов из спектра их хозяев. Вследствие этого, передача *F. tularensis* от имаго в популяцию грызунов практически исключен, что нивелирует их роль в поддержании циркуляции возбудителя туляремии среди грызунов. Их значение остается только в

пожизненном сохранении возбудителя туляремии и в трансфазовой его передачи.

Мы предлагаем рассматривать клещей рода *Dermacentor* как «маркеров» эпизоотий туляремии, происходивших в предыдущие годы, т.к. эти виды не только длительно сохраняют возбудителя туляремии, но многочисленны и имеют широкое распространение.

2.2.2.2. Исследование иксодовых клещей на зараженность возбудителем лихорадки Ку

Многообразие переносчиков и их прокормителей в сочетании с трансфазовой, трансвариальной и трансмиссивной передачей клещами возбудителя обеспечивают постоянную циркуляцию *Coxiella burnetii* в природных и хозяйственных биотопах. Так же происходит рассеивание возбудителя в окружающей среде за счет выделения клещами фекалий, коксальной жидкости и слюны, содержащих коксииел [112].

В 2016 году исследовано 497 экз. (71 пул) клещей *D. marginatus* и 474 экз. (64 пула) клещей *D. reticulatus*. ДНК возбудителя лихорадки Ку обнаружена в 8 пулах (11,3 %) *D. marginatus* и в 1 пуле *D. reticulatus* (16 %). Большинство положительных пулов (6 пулов 8,5 %) получено от клещей *D. marginatus*, снятых с МРС (таблица 23).

В 2017 году исследовано 1706 экз. (191 пул) *D. marginatus*, 1067 экз. (145 пулов) *D. reticulatus*. ДНК возбудителя лихорадки Ку обнаружена в 11 пулах *D. marginatus* (5,8 %) и в 10 пулах *D. reticulatus* (6,9 %). У клещей *D. reticulatus* все положительные результаты получены от клещей, собранных с растительности методом «на флаг» (таблица 23).

В 2018 году из 246 пулов, объединивших 1887 экз. *D. marginatus*, 8 (3,3%) дали положительный результат. Из 1518 экз. *D. reticulatus* составлено 203 пула, 2 из которых были положительными на наличие

C. burnetii. Также в этом году исследовано 40 экз. (16 пулов) клещей *D. niveus*. Положительных результатов не получено (таблица 23).

В 2019 году исследовано 818 экз. (108 пулов) *D. marginatus*, 1149 экз. (154 пула) *D. reticulatus* и 3 экз. (2 пула) *D. niveus*. ДНК *C. burnetii* обнаружена в 2 пулах (1,9 %) *D. marginatus* и 2 пулах (100 %) *D. niveus*.

В 2020 году исследовано 1104 экз. *D. marginatus* и 523 экз. клещей *D. reticulatus*, из которых составлено 82 и 58 пулов соответственно. ДНК возбудителя лихорадки Ку обнаружили в 7 (8,53 %) пулах *D. marginatus* и 6 (10,34 %) пулах *D. reticulatus*. Все положительные пробы получены от клещей, собранных методом «на флаг».

В 2021 году исследовано 347 экз. (40 пулов) *D. marginatus* и 1244 экз. (118 пулов) *D. reticulatus*. ДНК *C. burnetii* обнаружена в 4 пулах (10 %) *D. marginatus* и 12 пулах (10,2 %) *D. reticulatus* (таблица 23).

В 2022 году исследовано 438 экз. *D. marginatus* и 554 экз. клещей *D. reticulatus*, из которых составлено 43 и 49 пулов соответственно. ДНК возбудителя лихорадки Ку обнаружили в одной пробе *D. reticulatus* (2 %).

Таблица 23 – Распределение положительных проб, полученных от клещей рода *Dermacentor* по объектам

Годы исследований	Всего положительных проб	КРС	МРС	Лошади	Собаки	Флаг
<i>D. marginatus</i>						
2016	8	2	6	0	0	0
2017	11	0	7	1	0	3
2018	8	6	1	0	0	1
2019	2	0	1	0	0	1
2020	7	0	0	0	0	7
2021	4	0	0	0	0	4
2022	0	0	0	0	0	0
Итого	40	9	14	1	0	16
<i>D. reticulatus</i>						
2016	1	1	0	0	0	0
2017	10	0	0	0	0	10
2018	2	0	0	0	1	1
2019	0	0	0	0	0	0

Продолжение таблицы 23						
2020	6	0	0	0	0	6
2021	12	0	0	0	0	12
2022	1	0	0	0	0	1
Итого	32	1	0	0	1	29
<i>D. niveus</i>						
2018	0	0	0	0	0	0
2019	2	1	0	0	0	1
2021	0	0	0	0	0	0
Итого	2	1	0	0	0	1
Итого	74	11	14	1	0	46

Таким образом, наибольшее количество положительных результатов получено от голодных клещей, собранных методом «на флаг». Процент положительных проб составил 62,2.

Наибольшее количество положительных результатов получено от клещей собранных в полупустынной ландшафтной зоне *D. marginatus* – 40,9 % (от общего количества положительных результатов). В лесостепной ландшафтной зоне больше положительных проб получено от клещей *D. reticulatus* – 11,4 %. От *D. marginatus* было получено 2 положительных пробы, что составило 4,5 %. В предгорной ландшафтной зоне от клещей *D. marginatus* получено 9 положительных результатов (20,5 %), от *D. reticulatus* одна положительная проба (2,3 %). От клещей собранных в степной ландшафтной зоне положительных результатов не получено. В целом больше положительных проб получено от клещей *D. marginatus* – 40 пулов (54,1 %).

Анализ таблиц сопряженности указывает на то, что у клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* есть достоверная связь между ФВ и выявляемостью зараженных особей. Значение хи-квадрата Пирсона для *D. reticulatus* равно 10,47773 при числе степеней свободы $df=2$ и уровне значимости $p=0,00531$. Имеется достоверно выраженная связь более частого обнаружения зараженных клещей II ФВ ($P=0,0029$) по сравнению с III и IV физиологическим возрастом.

Не обнаружено разницы в зараженности клещей вида *D. marginatus* в зависимости от физиологического возраста. Значение хи-квадрата Пирсона

для этого вида равно нулю при числе степеней свободы $df=2$ и уровне значимости $p=0,99309$ (таблица 24).

Таблица 24 – Результаты исследования клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* разного ФВ на наличие возбудителя лихорадки Ку

ФВ	Число клещей давших отрицательный результат на наличие возбудителя лихорадки Ку		Число клещей давших положительный результат на наличие возбудителя лихорадки Ку		Общее число клещей данной возрастной группы	
	экз.	% от общего количества клещей	экз.	% от общего количества клещей	экз.	% от общего количества клещей
<i>D. reticulatus</i>						
II	2466	52,95	105	2,25	2571	55,22
III	1541	33,10	101	2,17	1642	35,27
IV	431	9,27	12	0,26	443	9,51
Итого	4401	95,32	1207	4,68	4656	100
<i>D. marginatus</i>						
II	1394	50,32	32	1,16	1426	51,48
III	676	24,40	6	0,22	682	24,62
IV	657	23,72	5	0,18	662	23,90
Итого	2727	98,44	43	1,56	2770	100

Повышенное внимание специалистов к лихорадке КУ объясняется тем, что данная инфекция проявляется в виде массовых заболеваний людей и животных, нанося значительный экономический ущерб. Природные очаги коксиеллёза формируются благодаря участию в циркуляции возбудителя большого количества млекопитающих и птиц. После питания на них зараженных переносчиков у животных и птиц развивается инфекционный процесс с уровнем бактеримии, достаточным для инфицирования новой партии клещей. В отношении *S. burnetii* установлен самый широкий круг спонтанно заразившихся клещей, причем ведущую роль играют иксодовые клещи рода *Dermacentor*. Эти клещи, имея широкое распространение, длительный период активности и высокую численность, являются резервуаром и источником возбудителя лихорадки КУ. Могут инфицироваться на любой активной фазе развития, длительно (до нескольких

лет при голодании) сохранять коксии и передавать их своему потомству. Помимо передачи возбудителя при кровососании, клещи способны выделять его во внешнюю среду с фекалиями и коксальной жидкостью.

Полученные данные подтверждают наличие *C. burnetii* на территории Центрального Предкавказья и позволяют предположить большую значимость иксодовых клещей как важного фактора циркуляции и поддержания уровня возбудителя в природных очагах.

2.2.2.3. Исследование иксодовых клещей на зараженность возбудителями клещевых риккетсиозов

На территории Центрального Предкавказья по данным Е.В. Чекрыгиной (2023) в клещах рода *Dermacentor* обнаружены 5 видов риккетсий - *Rickettsia slovaca*, *R. raoultii*, *R. helvetica*, *R. aeschlimannii*, *R. massiliae*.

В 2015 году исследовано 832 экз. (62 пула) клещей *D. marginatus* и 451 экз. (32 пула) клещей *D. reticulatus*. ДНК возбудителя клещевых риккетсиозов обнаружена в 38 пулах *D. marginatus* (61,3 %). Большинство положительных результатов было получено от клещей, снятых с КРС (18 пулов 47,4 %) и собранных на флаг (18 пулов 47,4 %). Две положительные пробы от клещей снятых с МРС. Из 20 (62,5 %) положительных пулов полученных от клещей *D. reticulatus* 17 (85 %) составлены из клещей собранных на флаг и 3 из клещей снятых с КРС (таблица 25).

В 2016 году исследовано 92 экз. (27 пулов) *D. marginatus*, 80 экз. (18 пулов) *D. reticulatus* и 59 экз. (17 пулов) *D. niveus*. ДНК возбудителей клещевых риккетсиозов обнаружена в 13 пулах *D. marginatus* (48,1 %), в 7 пулах *D. reticulatus* (38,8 %) и в 4 пулах *D. niveus* (23,5 %). Большинство положительных пулов получено от клещей, собранных методом «на флаг».

В 2017 г. исследования не проводились.

В 2018 г. из 248 пулов, объединяющих 1889 экз. *D. marginatus*, 82 (33,1 %) дали положительный результат на наличие ДНК возбудителей клещевых риккетсиозов. Из 1659 экз. *D. reticulatus* составлено 219 пулов, из которых 63 (28,7 %) дали положительный результат. Также в этом году исследовано 42 экз. (17 пулов) клещей *D. niveus*, 2 из них (4,8 %) были положительными (таблица 25).

В 2019 г исследовано 818 экз. (108 пулов) *D. marginatus*, 1143 экз. (153 пула) *D. reticulatus* и 3 экз. (3 пула) *D. niveus*. Маркеры возбудителей клещевых риккетсиозов выявлены в 34 (31,5 %), 36 (23,5 %) и 2 (66,6 %) пулах соответственно (таблица 25).

В 2020 году исследовано 1104 экз. (82 пула) клещей *D. marginatus* и 523 экз. (58 пулов) клещей *D. reticulatus*. ДНК возбудителя клещевых риккетсиозов обнаружена в 4 пробах *D. marginatus* (4,9 %). Все положительные пробы получены от клещей, собранных методом «на флаг». Из 12 (20,69 %) положительных пулов полученных от клещей *D. reticulatus*, 11 (91,6 %) составлены из клещей, собранных методом «на флаг» и 1 из клещей, снятых со степной мыши (таблица 25).

В 2021 г. исследовано 374 экз. (40 пулов) *D. marginatus*, 1246 экз. (120 пулов) *D. reticulatus*. ДНК возбудителей клещевых риккетсиозов обнаружена в 16 пулах *D. marginatus* (40 %), в 36 пулах *D. reticulatus* (30 %). Большинство положительных проб получено от клещей, собранных методом «на флаг» (таблица 25).

В 2022 г. из 37 пулов, объединяющих 457 экз. *D. reticulatus*, 33 (89,2 %) дали положительный результат на наличие ДНК возбудителей клещевых риккетсиозов. Из 441 экз. *D. marginatus* составлено 45 пулов. Положительных результатов не получено (таблица 25).

Таким образом, наибольшее количество положительных результатов получено от клещей, собранных методом «на флаг». Процент положительных проб у *D. marginatus* составляет 56,4, а у *D. reticulatus* – 85,5.

Таблица 25 – Распределение положительных проб, полученных от клещей рода *Dermacentor* по объектам

Годы исследований	Всего положительных проб	КРС	МРС	Собаки	Лошади	Другие объекты	Флаг
<i>D. marginatus</i>							
2015	38	18	2	-	-	-	18
2016	13	1	5	-	-	-	7
2018	82	45	1	-	3	-	33
2019	35	-	-	-	1	1	33
2020	4	-	-	-	-	-	4
2021	16	5	-	-	-	-	11
2022	0	-	-	-	-	-	-
Итого	188	69	8	-	4	1	106
<i>D. reticulatus</i>							
2015	20	3	-	-	-	-	17
2016	7	-	-	2	-	-	5
2018	63	7	-	3	1	-	52
2019	36	1	-	1	1	2	31
2020	12	-	-	-	-	1	11
2021	36	-	-	4	2	2	28
2022	33	-	-	-	-	-	33
Итого	207	11	-	10	4	5	177
<i>D. niveus</i>							
2015	-	-	-	-	-	-	-
2016	4	4	-	-	-	-	-
2018	2	1	-	-	-	-	1
2019	2	-	2	-	-	-	-
Итого	8	5	2	-	-	-	1
ИТОГО	403	85	10	10	8	6	284

Зараженность клещей рода неодинакова по различным ландшафтным зонам. Наибольшее количество положительных результатов получено от голодных клещей, собранных с растительности в предгорной ландшафтной зоне – 32,8 % *D. marginatus* и 25,6 % от *D. reticulatus*. В лесостепной ландшафтной зоне больше положительных проб выявлялось от клещей *D. reticulatus* – 11,6 %. От *D. marginatus* было получено 34 положительных пула, что составило 11,3 %. В степной ландшафтной зоне от *D. marginatus* получено 9 % положительных результатов, от *D. reticulatus* 6,6 %. В полупустынной ландшафтной зоне обнаружена 1 положительная проба

клещей *D. reticulatus* (0,3 %) и 11 *D. marginatus* 11 (3,7 %). В целом больше положительных пулов получено от клещей *D. marginatus* – 168 (55,6 %).

Наши исследования указывают на достоверную связь между физиологическим возрастом клещей *D. reticulatus* и обнаружением возбудителя риккетсиозов в них. Значение хи-квадрата Пирсона для этого вида равно 29,39398 при числе степеней свободы $df=2$ и уровне значимости $p=0,00000$. Достоверно выражена связь более частого обнаружения зараженных клещей II ($p=0,0000$) и III ($p=0,0001$) ФВ по сравнению с IV ($p=0,0414$). Такая же достоверность установлена и для клещей *D. marginatus*. Значение хи-квадрата Пирсона для этого вида равно 34,07810 при числе степеней свободы $df=2$ и уровне значимости $p=0,00000$ (таблица 26).

Таблица 26 – Результаты исследования клещей *D. reticulatus* и *D. marginatus* разного ФВ на наличие возбудителя риккетсиозов

Физиологический возраст	Количество клещей давших отрицательный результат на наличие возбудителя риккетсиоза		Количество клещей давших положительный результат на наличие возбудителя риккетсиоза		Общее количество клещей данной возрастной группы	
	экз.	% от общего количества клещей	экз.	% от общего количества клещей	экз.	% от общего количества клещей
<i>D. reticulatus</i>						
II	803	21,16	501	13,20	1304	34,36
III	1372	36,15	763	20,11	2135	56,26
IV	209	5,51	147	3,87	356	9,38
Итого	2384	62,82	1411	37,18	3795	100
<i>D. marginatus</i>						
II	274	14,93	136	7,41	410	22,34
III	798	43,49	211	11,50	1009	54,99
IV	312	17,00	105	5,67	417	22,67
Итого	1383	75,42	452	24,58	1835	100

Таким образом, на рассматриваемой территории выявлена высокая частота встречаемости риккетсий. Максимальный процент клещей, из которых выявляли ДНК возбудителя риккетсиозов наблюдали в 2016 году – 19,330 у *D. marginatus*

Высокая степень инфицированности клещей риккетсиями группы КПЛ диктует необходимость разработки и внедрения в профилактическую работу мер экстренной диагностики и профилактики заболевания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Иксодовые клещи по-прежнему представляют серьезную проблему для здоровья людей и животных, являясь одной из наиболее значимых групп паразитических членистоногих. Представители рода *Dermacentor* Koch, 1844 в Центральном Предкавказье отличаются высокой численностью, широким ареалом и способностью паразитировать на различных животных. Достоверно установлена их способность хранить и передавать патогенные микроорганизмы.

Моделирование потенциальных мест обитания в среде MaxEnt для иксодовых клещей рода *Dermacentor* проведено нами впервые. Полученные данные показали, что обширная часть территории Центрального Предкавказья может рассматриваться как зона потенциального распространения *D. marginatus*, *D. reticulatus*. Разнообразие и география мест обитания для всех видов изучены достаточно полно, поскольку не обнаружено новых территорий с высокой вероятностью находок. Новые местонахождения могут быть выявлены в рамках уже установленных ареалов. Для видов с более широким ареалом (*D. marginatus*, *D. reticulatus*) характерно большее число доступных районов с наличием потенциально приемлемых местообитаний. *D. marginatus* имеет больше потенциальных мест распространения по территории, так как в наибольшей степени приурочен к степным ландшафтам, занимающим более 70 % территории Центрального Предкавказья.

Для *D. reticulatus* важнейшим биоклиматическим фактором является количество осадков. В своем биотопическом распределении тяготеет к берегам рек и озер. Наибольшее значение будут иметь осадки в июне-июле, когда в природе находятся личинки и нимфы, стадии наиболее требовательные к влажности среды. *D. marginatus* может существовать при значительных колебаниях влажности, как вместе с гидрофильным *D. reticulatus* так и с ксерофильным *D. niveus*. Вид более требователен к

температуре и в своем биотопическом распределении предпочитает целинные участки, характеризующиеся более высокой степенью прогрева.

Из числа рассмотренных факторов наибольшее значение для *D. marginatus*, *D. reticulatus* имеют: ВЮ14 – количество осадков самого сухого периода (процентный вклад для *D. marginatus* 19,6, для *D. reticulatus* 12,2), ВЮ2 – суточные колебания температуры (среднемесячные) (процентный вклад для *D. marginatus* 16,1, для *D. reticulatus* 14,3); ВЮ3 – изотермальность (процентный вклад для *D. marginatus* 9,5, для *D. reticulatus* 4,7). Наибольшее влияние на пространственное распределение *D. niveus* оказывает комплекс факторов, который включает три биоклиматические переменные: ВЮ9 – средняя температура самого сухого квартала (процентный вклад 21); ВЮ15 – сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (процентный вклад 18). ВЮ8 – средняя температура самого влажного квартала (процентный вклад 5,7). *D. niveus* более требователен к теплу. Для всех мест, где он обнаружен так же характерно небольшое количество осадков и что наиболее важно, незначительное их количество в летний период года.

В своем биотопическом распределении *D. reticulatus* тяготеет к берегам рек и озер, что согласуется с мнением П.А. Резника [156] о более высокой требовательности к влажности среды *D. reticulatus* по сравнению с другими видами рода. Для личинок и нимф, как наиболее уязвимых фаз, наибольшее значение будут иметь осадки в июне – июле.

Нами установлено, что *D. marginatus* может существовать при значительных колебаниях влажности, как вместе с гидрофильным *D. reticulatus*, так и с ксерофильным *D. niveus*. Вид более требователен к температуре и в своем биотопическом распределении предпочитает целинные участки, характеризующиеся более высокой степенью прогрева.

D. niveus более требователен к теплу. Для всех мест, где он обнаружен, также характерно небольшое количество осадков и, что наиболее важно, незначительное их количество в летний период года.

Таким образом, виды *D. reticulatus* и *D. marginatus* эвритопные - обладают широкой экологической валентностью и могут встречаться в разных типах рассмотренных биотопов, при этом *D. reticulatus* и *D. marginatus* явно избегают лишь лесных массивов. Популяции *D. reticulatus*, в рассмотренных типах биотопов, более устойчивы, чем популяции *D. marginatus*. *D. niveus* - стенотопный вид, предпочитающий определенное местообитание (в нашем случае это берега рек и озер), но имеющий в этом биотопе нестабильную численность. Нестабильная численность вида обусловлена ограниченным пространством пригодных для него биотопов.

Нами установлено, что клещи *D. marginatus* и *D. reticulatus* могут активизироваться еще в феврале, во время оттепелей. Пик численности *D. marginatus* в лесостепных ландшафтах наблюдается в апреле, а в предгорных ландшафтах в марте. Пик активности *D. reticulatus* наступает в марте, как в лесостепных, так и в предгорных ландшафтах. Осенняя волна численности *D. marginatus* приходится на сентябрь в лесостепи и на октябрь в предгорьях с последующим снижением к ноябрю. У *D. reticulatus* осенний пик наблюдается в ноябре, т.е. позже, чем у предыдущего вида, что связано с хорошей переносимостью низких положительных температур. Из литературных данных [4,5, 106, 109, 140, 218] также известно, что половозрелые *D. marginatus* в средней и северной зонах своего ареала обнаруживают выраженное отсутствие летней активности: они отсутствуют на пастбище и не нападают на скот. Такие же данные приводят Б.К. Котти и О.Ю. Гудиев [90], Ю.М. Тохов [184] для Ставрополя и окрестностей. В работах Н.А. Золоторева [71], В.И. Елагина [63-65] указано, что в Предкавказье некоторое количество половозрелых клещей сохраняют свою активность и в летний период. В наших исследованиях так же не отмечается резкого снижения численности клещей и небольшая часть имаго остается

активной и в летние месяцы [101, 104] . В отличие от других авторов [30, 56, 61, 182], нами также обнаружены имаго, зимующие на хозяине. Зимовать остаются самки, присосавшиеся поздней осенью и оцепеневшие от холода до полного насыщения. В Центральном Предкавказье не наблюдается отмеченное некоторыми исследователями превышение осеннего пика активности над весенним [30, 66].

В работах Тохова Ю.М. [177, 181, 182] указано, что активизация *D. marginatus* происходит при среднемесячной температуре + 2,07°С и среднемесячной сумме осадков 47,2 мм. Пик паразитирования на прокормителях отмечается при среднемесячной температуре воздуха +7,8°С и среднемесячной сумме осадков 56,2 мм. По нашим данным сроки активизации *D. reticulatus* и *D. marginatus* отличаются в разных ландшафтных зонах. Активизация *D. marginatus* в лесостепи регистрируется при среднемесячной температуре 4,9° С и среднемесячной сумме осадков 50 мм. Пик активности приходится на среднемесячную температуру 9,8°С и сумму осадков 25,4 мм. Активность клещей данного вида снижается в осенний период и регистрируется при многолетней среднемесячной температуре воздуха 17,8°С и многолетней среднемесячной сумме осадков 48,4 мм. Летней период неактивности характеризуется средними многолетними значениями температуры и осадков составляющими 23° С, 67,6 мм соответственно.

D. reticulatus в лесостепной ландшафтной зоне активизируется при среднемесячной температуре + 0,2° С и среднемесячной сумме осадков 29,8 мм, а в предгорной ландшафтной зоне при среднемесячной температуре 1,4° С и сумме осадков 13,2 мм. Пик активности отмечается при среднемесячной температуре воздуха 4,9° С и 9,8° С и среднемесячной сумме осадков 50 мм и 53,2 мм соответственно. Осенний пик активности клещей этого вида регистрируется при многолетней среднемесячной температуре воздуха 3,6°С и многолетней среднемесячной сумме осадков 29,4 мм в лесостепной ландшафтной зоне и многолетней среднемесячной температуре воздуха 1,6°С

и многолетней среднемесячной сумме осадков 18,8 мм в предгорной ландшафтной зоне. Период летней неактивности приходится на средние многолетние данные температуры и суммы осадков 23°С и 67,6 мм в лесостепи и 16,8°С, 32,4 мм в предгорьях соответственно.

В летне-осенний период длительность паразитирования зависит от метеорологических условий. Самые последние случаи обнаружения иксодовых клещей на растительности были зафиксированы нами 25 ноября (2018 год). С учетом неблагоприятных погодных условий (проливные дожди, низкие температуры воздуха), расчетная продолжительность периода паразитирования клещей составила $200,3 \pm 1,79$ дней за сезон.

Взрослые клещи *D. reticulatus* не совершают миграций в течении суток, а постоянно оставаясь на выбранных растениях. Это подтверждают пятидневными наблюдениями, проведенными нами в середине апреля на стационарном участке расположенном в лесостепной зоне Центрального Предкавказья. Клещи, несмотря на резкие перепады температуры, все время оставались на растительности в позе пассивного ожидания. Они одинаково активно прикреплялись при сборе «на флаг» при разной температуре - днем, при температура воздуха +15°С; поздно вечером, после наступления сумерек при температуре + 5–7°С и рано утром, при падении температуры воздуха до 2°С ниже нуля.

Оптимальными условиями развития *D. reticulatus* следует считать температуру 18 – 25°С. Скорость развития меняется в зависимости от температурных условий, в которых оно проходит, отклонения в ту или иную сторону могут ускорять или замедлять развитие клещей. Л.Е. Щур [206] отмечает, что развитие всех фаз у *D. reticulatus* при любой температуре протекает быстрее, чем у *Rhipicephalus rossicus* и *Hyalomma marginatum*. Эмбриональное развитие у *D. reticulatus* при 30°С протекает девять дней, а у названных выше видов 20 и 25 дней соответственно. При 15°С оно идет 29 дней, а у *R. rossicus* и *H. marginatum* 90 и 97 дней. В природных условиях при

меняющейся температуре в течение суток метаморфоз *D. reticulatus* с момента окончания питания самки занимает в среднем 100 – 115 дней.

В различных ландшафтных зонах Центрального Предкавказья суммы эффективных температур, необходимые для развития всех фаз *D. reticulatus* и прохождения всего цикла развития этого вида, отличаются.

В предгорных и лесостепных районах откладка яиц обычно начинается в начале апреля, тогда как в степных и полупустынных зонах этот процесс сдвигается на вторую, чаще третью декаду марта. Окончание эмбрионального развития в степи и полупустыни приходится на вторую декаду апреля, в лесостепи – на третью декаду апреля, а в предгорьях – на первую декаду мая. Полный цикл развития, с учетом периода питания и метаморфоза *D. reticulatus* завершает в лесостепных и предгорных ландшафтах во вторую декаду июня, а в полупустыни и степи – в третью декаду мая. Таким образом, сроки развития одного поколения *D. reticulatus* в лесостепных и предгорных ландшафтах наступают позже, чем в степных и полупустынных в среднем на одну – две недели [102].

Основными прокормителями имаго *D. reticulatus* являются домашние плотоядные (средний ИО 3,6) и лошади (средний ИО 2,6). КРС и МРС играет незначительную роль в прокормлении *D. reticulatus* – средний ИО на них составляет 0,3 и 0,01 соответственно. Единичные сборы имаго *D. reticulatus* были произведены с ежей и зайцев, домашних кошек, лисицы, пятнистого оленя. По одной самки клещи было снято также с зяблика и синицы [100].

Основным прокормителем имаго *D. marginatus* являются лошади – средний ИО 3 и КРС – средний ИО 1,8. МРС играет незначительную роль в прокормлении *D. marginatus* – средний ИО 0,3; средний ИД 5,1 %. Эпизоотологического обследования не выявило имаго *D. marginatus* на собаках и птицах [100].

Личинки *D. reticulatus* в основном прокармливаются на мыши малой лесной и полевке обыкновенной. На них питаются 43,2 и 26,3 % личинок соответственно. Основные прокормители нимф – мышь домовая и мышь

малая лесная – 40,1 и 32,7 % соответственно. Большой вклад в прокормление личинок вносят так же мышь домовая и мышь полевая ИД которых составил 8,5 % от всех сборов. При этом показатели обилие личинок на мыши полевой довольно высокие – 71,4. В прокормлении нимф не менее важную роль играют полевка обыкновенная и белозубка белобрюхая – 8,2 и 6,1 % от всех сборов соответственно. Основным прокормителем личинок и нимф *D. marginatus* являются мышь малая лесная и мышь домовая. На них прокармливаются 62,3 и 23,4 % личинок. Индекс встречаемости нимф составил 39 и 45 % соответственно [100].

D. niveus – на территории Центрального Предкавказья редкий и малочисленный вид. Его присутствие в восточной части Центрального Предкавказья связана с миграцией с прокормителями из соседних территорий (Республика Дагестан), где он более распространен. Клеши *D. niveus* при проведении эпизоотологического обследования были нами собраны в 2016 г. и 2018 гг. с КРС и МРС в восточных районах Ставропольского края. Средний ИО клещей данного вида на КРС составил 0,04 на МРС 0,02. Средний ИД 0,4 и 0,3 % соответственно [100].

Нами впервые проведено изучение возрастного состава клещей рода *Dermacentor* на территории Центрального Предкавказья. Наличие осеннего пика активности у клещей рода *Dermacentor* обуславливает довольно сложный возрастной состав природных популяций.

Схематично возрастной состав популяции *D. marginatus* можно представить следующим образом. Весенний период (март, апрель), характеризуется доминированием в популяции клещей II и III ФВ (более 80 %). Эти особи прошли линьку в прошлом году. Вероятно, за счет поздней осенней линьки особи II ФВ, появившиеся весной, сохраняют вид недавно перелинявших. Для них это первый период активности после зимовки. Среди клещей III ФВ имеется часть особей, которые были активны осенью прошлого года и выйдя из зимнего оцепенения весной следующего года, просто возобновили свою активность. Клеши IV ФВ в этот период

составляют небольшую часть популяции (около 19 %). Это особи, которые перелиняли из нимф и активизировались во второй половине лета, успели потратить к зиме значительную часть запасных питательных веществ, успешно перезимовали и вновь активизировались весной. В мае доля недавно активизировавшихся особей II ФВ значительно снижается. В этот период в пробах преобладают (более 60 %) сильно истощенные клещи IV ФВ. Летом, когда общая численность клещей падает, недавно активизировавшиеся особи II ФВ практически исчезают. Летняя популяция состоит преимущественно из клещей III и IV ФВ (более 99 %). Осенью, во время второго пика активности, основную часть популяции составляют особи III и IV ФВ (более 94 %). Клещи II ФВ появляются в начале сентября. Вероятно, активизация свежеперелинявших особей во второй пик активности сильно зависит от благоприятных погодных условий. Именно за счет активных свежеперелинявших клещей возможно повторное осеннее увеличение доли особей II ФВ в природной популяции [104].

Сравнение полученных материалов с данными литературы показывает, что в различных географических областях имеются отличия в сезонной динамике возрастного состава имаго рода *Dermacentor*. Так, в результате наблюдений за природной популяцией клещей *D. reticulatus* в Московской области было установлено, что молодые клещи II ФВ появляются в сборах в начале сентября. До середины сентября в сборах преобладают старые клещи, а начиная со второй половины сентября, начинает нарастать доля молодых клещей, достигая максимума в октябре [149]. По нашим данным в Центральном Предкавказье молодые клещи II ФВ появляются в начале октября, достигая максимума к началу ноября. В сентябре встречаются две основные возрастные группы: зрелые (III ФВ), которые возможно, поздно активизировались весной, и старые (IV ФВ). Клещи II и III ФВ преобладают в сборах до середины ноября. В это же время в сборах начинают появляться клещи с сильно морщинистой кутикулой, соответствующие IV ФВ.

В течение всего периода наблюдений в основном преобладали клещи III ФВ. Доля их колеблется от $34,3 \pm 16,0$ до $76,8 \pm 6,6$. Доля имаго II ФВ достигает максимального значения в ноябре $53,4 \pm 7,6$, что вероятно связано с появлением и активизацией нового поколения. Старые клещи IV ФВ встречались в наибольшем количестве в сентябре. Особи I ФВ отсутствовали в сборах в течение всего срока наблюдений, что согласуется с данными других исследователей о пассивности и неспособности к нападению на хозяев клещей этой возрастной группы [101].

В период с 2016 по 2022 год мы проводили комплексное исследование, направленное на оценку ФВ иксодовых клещей и их естественную инфицированность возбудителями туляремии, лихорадки Ку и клещевых риккетсиозов. Анализ полученных данных выявил статистически значимую корреляцию между ФВ клещей *D. marginatus*, *D. reticulatus* и частотой обнаружения рассмотренных патогенов в них. Установлено более частое обнаружение зараженных клещей II ФВ, по сравнению с экземплярами III и IV ФВ для возбудителей туляремии и лихорадки КУ, и более частое обнаружение клещей II и III ФВ по сравнению с IV для клещевых риккетсиозов

В процессе жизнедеятельности имаго клещей происходит их очищение от возбудителя инфекции. С этим, на наш взгляд, связано более частое обнаружение зараженных «молодых» клещей по сравнению со «старыми». Таким образом, клещи II физиологического имеют большее эпизоотологическое значение по сравнению с клещами III и IV ФВ.

Изменение возрастного состава активных особей рода *Dermacentor* взаимосвязано с сезонным ходом их обилия, установленной С.П. Расницыным [150] для клещей *Ixodes persulcatus*. Эта взаимосвязь позволяет прогнозировать ход сезонного обилия по их возрасту.

Изложенное подтверждает важное эпизоотологическое значение клещей рода *Dermacentor* в природных очагах трансмиссивных болезней на

территории Центральном Предкавказья и необходимость дальнейшего изучения роли этих паразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При моделировании в среде Maxent выявлено, что наибольшее влияние на пространственное распределение *D. marginatus*, *D. reticulatus* оказывает комплекс факторов, который включает три биоклиматические переменные – количество осадков самого сухого периода, суточные колебания температуры (среднемесячные), изотермальность. Для *D. niveus* – средняя температура самого сухого квартала; сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации), средняя температура самого влажного квартала

Виды *D. reticulatus* и *D. marginatus* эвритопные – обладают широкой экологической валентностью и могут встречаться в разных типах рассмотренных биотопов. *D. niveus* – стенотопный вид, предпочитающим определенное местообитание, но имеющий в этом биотопе нестабильную численность. Для *D. reticulatus* важнейшими биоклиматическими факторами является количество осадков. В своем биотопическом распределении тяготеет к берегам рек и озер (F_{ij} = от 0,5 до 0,9). *D. marginatus* может существовать при значительных колебаниях влажности. Вид более требователен к температуре и в своем биотопическом распределении предпочитает целинные участки, характеризующиеся более высокой степенью прогревания (F_{ij} = от 0,5 до 0,8). *D. niveus* более требователен к теплу. В своем биотопическом распределении предпочитает закрытые окультуренные биотопы (F_{ij} = 0,4). Сроки развития одного поколения клещей на территории Центрального Предкавказья наступают позже в лесостепных и предгорных ландшафтах, чем в степных и полупустынных в среднем на одну - две недели.

Сезон активности имаго начинают в основном зрелые особи III физиологического возраста. Они преобладают с марта до конца апреля. К середине мая увеличивается доля старых особей IV физиологического возраста, а к концу мая они начинают преобладать. Летняя популяция представлена зрелыми и старыми особями. Осенью происходит постепенное нарастание доли молодых особей II физиологического возраста. Несмотря на

появление нового поколения имаго к осени, в весенний период, все же, наблюдается значительно более молодой состав популяции, чем в осенний.

Изменение возрастного состава активных клещей взаимосвязано с сезонным ходом обилия. Эта связь позволяет вычислить состояние популяции взрослых клещей на любой (в течении сезона) момент по её состоянию в известный период времени.

Обнаружена достоверно выраженная связь между физиологическим возрастом клещей *D. marginatus* и *D. reticulatus* и выявлением ДНК возбудителя туляремии в них, а также связь более частого обнаружения зараженных клещей II ФВ, по сравнению с экземплярами III и IV ФВ. В связи с тем, что выхода возбудителя туляремии из имаго в популяцию грызунов невозможен, они утрачивают значение в поддержании циркуляции *Francisella tularensis* среди грызунов. Значение *D. marginatus* и *D. reticulatus* остается только в пожизненном сохранении возбудителя туляремии и передаче их следующим поколениям. В связи с высокой продолжительностью жизни, широким распространением и многочисленностью клещей рода *Dermacentor* можно рассматривать как «маркеров» эпизоотий туляремии, происходившей в предыдущие годы.

Установлена достоверно выраженная связь более частого обнаружения зараженных *Coxiella burnetii* клещей II ФВ по сравнению с III и IV ФВ. При рассмотрении зависимости обнаружения возбудителей клещевых риккетсиозов в клещах от их физиологического возраста статистически значимые результаты получены и для *D. marginatus* и для *D. reticulatus*. Наиболее часто обнаруживаются зараженные клещи II и III ФВ по сравнению с IV ФВ.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

Результаты, полученные в диссертационной работе применяются для организации учебного процесса по паразитологии в высших учебных заведениях ветеринарного и биологического образования, при составлении учебно-методических пособий и монографий по прогнозированию численности и возрастному составу иксодовых клещей рода *Dermacentor*.

Результаты исследования рекомендуется использовать специалистам паразитологам при организации и проведении эпизоотологического мониторинга территорий. В частности, до начала сезона массового паразитирования рекомендуем проводить рекогносцировочные обследования территории для сбора клещей рода *Dermacentor* (ориентируясь на биотопическую приуроченность), определения их физиологического возраста и дальнейшего прогнозирования их сезонного обилия с целью корректировки сроков проведения обследования.

В связи с глобальным изменением климата рекомендуем моделирование потенциальных мест обитания клещей рода *Dermacentor* в среде MaxEnt для контроля изменения их ареалов.

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

В дальнейшем планируется совершенствование методики краткосрочного прогноза и разработка методических рекомендаций по прогнозированию численности иксодовых клещей рода *Dermacentor* в природных очагах трансмиссивных инфекций.

С целью совершенствования прогнозирования эпизоотологического процесса уточнить причины снижения зараженности иксодовых клещей рода *Dermacentor* от II физиологического возраста к IV физиологическому возрасту

Для целенаправленного поиска эпизоотий туляремии установить связь между физиологическим возрастом и зараженностью по годам иксодовых клещей рода *Dermacentor*. Установить связь между физиологическим возрастом иксодовых клещей рода *Dermacentor* и эпизоотической активностью очага туляремии.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

СК	Ставропольский край
КРС	Крупный рогатый скот
МРС	Мелкий рогатый скот (овцы)
ФВ	Физиологический возраст
ИО	Индекс обилия
ИД	Индекс доминирования
ИВ	Индекс встречаемости
ПОИ	Природно-очаговые инфекции
КГЛ	Крымская геморрагическая лихорадка
КПЛ	Клещевые пятнистые лихорадки
ИКБ	Иксодовый клещевой боррелиоз

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаханянц, О.Е. Аридные горы СССР/ О.Е. Агаханянц - М.: Мысль, 1981. -270 с.
2. Адамович, В. Л. Ландшафтно-географическое размещение иксодовых клещей в Волынском Полесье / В.Л. Адамович// Зоологический журнал. - 1961. - Т. 10.- Вып.5.- С. 676-685.
3. Алфеев, Н. И. Затяжной цикл развития клещей *Ixodes ricinus* в природных условиях Ленинградской области / Н. И. Алфеев // Ветеринария. – 1947. – № 7. – С. 11-12.
4. Алфеев, Н.И. О диапаузе у иксодовых клещей / Н.И. Алфеев// Труды Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова. – 1948. - Т.44. - С.50-60.
5. Алфеев, Н.И. О длительности и формах диапаузы иксодовых клещей в связи с условиями среды /Н.И. Алфеев// Труды Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова. – 1954. - Т.58. - С.121-138.
6. Атаев, З. В. Современные климатические изменения полупустынных ландшафтов Северного Кавказа / З.В. Атаев, В.В. Братков// Юг России: экология, развитие. -2010.- № 3. - С. 15-20.
7. Атаев, З. В. Влияние длительно-временных климатических изменений на структуру предгорных ландшафтов Северо-Восточного Кавказа/ З. В. Атаев, В. В. Братков, Л. К. Байсиева, З. М. Гаджимурадова// Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. - 2013.- № 1.- (22).- С. 76-80.
8. Афанасьева, О.В. Экологические особенности иксодовых клещей. Сообщение 2. *Dermacentor daghestanicus* Olen. 1929/ О.В. Афанасьева// Тр. Средне-Азиатского противочумного научно-исследовательского института. – 1956. - вып. 2. - С. 31-34.
9. Бадахова, Г. Х. Ставропольский край: современные климатические условия / Г. Х. Бадахова, А. В. Кнутас // Ставрополь: ГУП СК «Краевые сети связи». - 2007.- С. 119-130.

10. Бакеев, Н.Н. Эктопаразиты гребенщиковых и полуденных песчанок Восточного Предкавказья/ Н.Н. Бакеев, Р.С. Карандина, К.П. Беседина// Труды научно-исследовательского института Кавказа и Закавказья.- 1956.- Вып. 1.- С.125-147.
11. Балашов, Ю.С. Динамика запасных питательных веществ и определение возраста у голодных иксодовых клещей/ Ю.С. Балашов// Зоологический журнал. -1961. - Том 40. - Вып. 9. - С. 1354-1363.
12. Балашов, Ю. С. Определение физиологического возраста и возрастной состав голодных самок *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в Ленинградской области/ Ю. С. Балашов// Медицинская паразитология. – 1962. – № 1. – С. 47-55.
13. Балашов, Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodidae) – переносчики болезней человека и животных / Ю. С. Балашов. – Л: Наука, 1967.– 319 с.
14. Балашов, Ю.С., Кровососущие членистоногие и риккетсии /Ю.С. Балашов, А.Б. Дайтер - Л.: Наука, 1973. - 251 с.
15. Балашов, Ю.С. Организм иксодовых клещей как среда обитания возбудителей трансмиссивных инфекций /Ю.С. Балашов// Паразитологический сборник ЗИН. - 1987.-Т. 34.- С. 48-69.
16. Балашов, Ю. С. Особенности паразитарной системы иксодовый клещ – позвоночное животное / Ю. С. Балашов // Паразитология. – 1992. – Т. 26. – №3. – С. 185-197.
17. Балашов, Ю. С. Иксодовые клещи-паразиты и переносчики инфекций/ Ю.С. Балашов. – С-Пб.: Наука, 1998. – 287 с.
18. Балашов, Ю. С. Специфичность паразито-хозяйинных связей членистоногих с наземными позвоночными / Ю. С. Балашов// Паразитология. –2001. – № 5(35). – С. 473-489.
19. Балашов, Ю. С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных/ Ю. С. Балашов. - Санкт-Петербург: Наука, 2009. – 357 с.
20. Балашов, Ю.С. Оценка биологического возраста самок таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) изменениям запаса жира в организме/ Ю.С.

- Балашов, Л.А. Григорьева // Паразитология.- 2010. –Т.44. – №4. – С. 289 – 296.
21. Беклемишев, В.Н. Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней поражающих человека /В.Н. Беклемишев// Зоологический журнал.- 1955. –Т.34. – Вып.1. – С.3 –16.
22. Беклемишев, В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяции эктопаразитов и нидиколов / В. Н. Беклемишев // Зоологический журнал. – 1961. – Т. 40. – Вып. 2. – С. 149 –158.
23. Белавин, В.С. *Dermacentor marginatus* (Olenev, 1931) в условиях Северного Кавказа / В.С. Белавин, С.Н. Никольский// Труды Сев.Кавказской вет. опыт. станции.- Пятигорск, 1937.-Т.1.- С.124-127.
24. Белицер, А. В. Инфекционные и инвазионные болезни домашних животных / А. В. Белицер // Русский журнал тропической медицины. – 1927. – Т.5. № 2. – С. 50-55.
25. Белицер, А.В. Биология клеща *Dermacentor reticulatus* Farb. в связи с его ролью переносчика пироплазмоза лошадей /А.В. Белицер// Русский журнал тропической медицины.- 1927.- №1. – С. 3-9.
26. Белозеров, В. Н. Экспериментальный анализ сезонно-циклических адаптаций клеща *Dermacentor silvarum* / В. Н. Белозеров // Паразитология. – 1973.– Т. 7. – Вып. 1. – С. 14-18.
27. Белозеров, В. Н. Поведенческая диапауза у иксодовых клещей / В. Н. Белозеров // Ориентация членистоногих. – Томск: ТГУ ,1981. – С. 93 – 95.
28. Бируль, А.А. Клещи новые и малоизвестные, имеющиеся в зоологическом музее Императорской академии наук /А.А. Бируль// И-во Академии наук. - 1895.–Т. II.-Вып. 4. С.13-28.
29. Благовещенская, Н.М. Источники инфекции Крымской геморрагической лихорадки (КГЛ)/ Н.М. Благовещенская, А.Ф. Гусарев, Л.В. Зарубина и др. // Арбовирусные инфекции на юго-востоке Европейской части РСФСР (Крымская геморрагическая лихорадка). - 1973. - С. 14-25.

30. Богданов, И. И. Некоторые особенности биологии клеща *Dermacentor pictus* Herm. в Западной Сибири / И.И. Богданов// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1968. – № 37 (4). – С. 456 – 462.
31. Боженко, В.Н. К экологии клеща *Dermacentor marginatus* Sulz. в условиях дельты р. Дона /В.Н. Боженко, С.Ф Шевченко// Зоологический журнал. – 1954. - Т. XXXIII.- №3. - С. 556 – 560.
32. Борисевич, С.В. Эколого-эпидемиологические особенности возбудителя лихорадки Ку в Российской Федерации и странах Европы/С.В. Борисевич, Э.А. Яковлев// Бактериология, 2016. Т. 1. №1. С. 96 – 101.
33. Братков, В. В. Временная структура лесостепных ландшафтов Центрального Предкавказья / Братков, В. В., Бурым Ю. В., Корецкий А. В.// Вестник Северо-Кавказского государственного технического университета. – 2009.- № 2 (19). – С. 9 – 13.
34. Брюханова, А.Ф. Эпидемиологическая ситуация по туляремии в районах Ставропольского края, подвергшихся наводнению/ А.Ф. Брюханова, Б.И. Левченко, Н.И. Тихенко, Л.В. Дегтярева, Р.Е. Цыганкова, Г.В. Сысолятина, И.В. Лещенко, Ю.М. Тохов// Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – № 6. – М., 2003. – С. 56 – 59.
35. Буренкова, Л.А. Зараженность клещей *D. niveus* Neum., 1897 риккетсиями возбудителями болезней человека и животных на территории заказника/ Л. А. Буренкова, Пчелкина А.А.// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1984. – Т.53. – № 5. – С.74 – 78.
36. Бурым, Ю.В. Сезонная динамика ландшафтов Ставропольского края: автореф. дис. канд. географических наук: 25.00.23/ Бурым Юрий Владимирович. – Ставрополь, 2005. – 21 с.
37. Вагнер, Ю.Г. История эмбрионального развития *Ixodes calcaratus* Vir. / Ю.Г Вагнер// Общество естествоиспытателей. Отдел зоологии. – 1984. – Т. 24. – №2. С. 2 – 9.

38. Варгина, С.Т. Мониторинг природных очагов арбовирусов в Киргизии/ С.Т. Варгина, И.Т. Брейнингер// Итоги науки и техники. Вирусология. –1991. – Т. 24. – С.15 – 16.
39. Варфаламеева, Н.Г. Эпидемиологическая обстановка по Крымской геморрагической лихорадки на территории Северо-Кавказского федерального округа / Н. Г. Варфоломеева, Н. Ф. Василенко, О. В. Малецкая [и др.] // Материалы науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов научно-исследовательских организаций Роспотребнадзора. – Оболенск, 2009. – С. 351 – 354.
40. Василенко Н.Ф. Крымская-Конго геморрагическая лихорадка в Ставропольском крае в 2002 г.: лабораторная диагностика / Н.Ф. Василенко, Е.Н. Афанасьев, И.В. Санникова, И.Н. Емельянова // Проблемы особо опасных инфекций: сб. науч. трудов. - Саратов, 2003. - Вып. 86 – С. 139 – 148.
41. Газиева, А.Ю. Факторы природной очаговости Крымской геморрагической лихорадки в Предкавказье: Автореферат дис. канд. биол. наук.: 14.02.02/ Газиева Алина Юрьевна.- Саратов, 2011. – 23 с.
42. Галузо, И. Г. Физические факторы местообитания иксодовых клещей / И.Г. Галузо// Известия АН Казахской ССР, серия паразитология. – 1948. – Т. 43.- Вып.5. - С. 3 – 12.
43. Галузо, И.Г. Кровососущие клещи Казахстана. В 3 т. Т.3 Роды *Dermacentor* и *Rhipicephalus* /И.Г. Галузо. – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1949. – 371 с.
44. Ганиев, И.М. Иксодовые клещи (фауна, экология, биология) и эпизоотология пироплазмозов и анаплазмозов овец и коз Западного Прикаспия: Автореферат дис. доктора биол. наук.:03.106/Ганиев Исмет Мамедович. – М., 1970. – 35 с.
45. Ганиев, И.М. Клещи – паразиты и переносчики болезней животных / И.М. Ганиев. – Махачкала: Даг.кн.изд-во, 1979. – 80 с.

46. Гвоздецкий, Н.А. Кавказ: очерк природы. /Н.А. Гвоздецкий// – Москва: Географгиз, 1963. - 262 с., 1 л. карт. : ил., карт.
47. Годзевич, Б.Л. Геологическое строение и история гор Пятигорья /Б.Л. Годзевич// Вестник Ставропольского государственного университета. Науки о Земле. – 2002.- вып. 31. – С.110 – 120.
48. Голов, Д. К. О роли клещей *Dermacentor silvarum* в эпидемиологии туляремии/ Д. К. Голов, В. Н. Федоров // Сообщение 1. Медицинский журнал Казахстана. – 1934. – Вып. 3. – С. 37– 48.
49. Григорьева Л.А. Исследование биологического возраста взрослых таёжных клещей *Ixodes persulcatus* (Ixodidae)/ Л.А. Григорьева// Паразитология. – 2013.– Т. 47. – Вып. 3. – С. 228– 233.
50. Гроховская, И.М. Экспериментальное изучение роли клещей в эпизоотологии бруцеллёза / И.М. Гроховская, Х.С. Котлярова, А.А. Гусева, Е.А. Губина, Е.И. Замахаева, И.Ф. Таран // Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. - 1959. – Вып. 2. – С. 166 – 175.
51. Гроховская, И.М. Экспериментальное изучение роли клещей в эпизоотологии бруцеллёза/ И.М. Гроховская, Х.С. Котлярова, А.А. Гусева [и др.]// Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Бруцеллез и туляремия. – Ставрополь, 1959. – Вып. 2. – С. 166 – 175.
52. Гусев, В.М. Птицы как фактор, способствующий расширению границ некоторых видов эктопаразитов/ В.М. Гусев// Зоологический журнал. – 1962. – Т. XLI. – №7. – С. 1061– 1066.
53. Гусев В.М. Экологические группы птиц и их роль в жизни клещей и блох / В.М. Гусев, С.Н. Бедный, А.А. Гусева, Н.Ф. Лабунец, Н.Н. Бакеев// Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. – 1961. – Вып. 5. – С. 217 – 267.

54. Гусев, В.М. Гнездовые колонии грачей – природные очаги некоторых заболеваний /В.М. Гусев// Доклады АН СССР.- 1961. – Т. 140. – №1. – С. 268 – 271.
55. Гусева, А.А. Паразитологический очерк очагов козье–овечьего бруцеллеза в Ставропольском крае / А.А. Гусева, И.М. Гроховская // Труды Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. - 1959. – Вып. 2. – С. 145 – 165.
56. Гусева, А.А. К изучению фауны иксодовых клещей Ставропольского края /А.А. Гусева// Труды Азербайджанской противочумной станции. – 1962. – Т. 3. – С. 228 – 235.
57. Гусева, А.А. Экспериментальное заражение клещей *D. marginatus* Sulz возбудителем бруцеллёза /А.А. Гусева, Е.И. Замахаева// Труды научно-исследовательского института Кавказа и Закавказья. – 1961. – Вып.5. – С. 211– 214.
58. Денисов, А. А. Эколого–фаунистическая характеристика иксодовых клещей рода *Dermacentor* Нижнего Поволжья / А. А. Денисов // Известия Оренбургского Государственного Аграрного Университета. – 2012. – Т. 38. – № 6.– С. 220 – 221.
59. Диагностика и изучение природных очагов Крымской геморрагической лихорадки: методические рекомендации/ составители: Н.М. Благовещенская [и др.]. – Ростов-на-Дону, 1975. – 30 с.
60. Дикаев, Б. Ю. Иксодовые клещи горной зоны Чечено-Ингушетии и меры борьбы с ними: автореф. дис. ... канд. вет. наук : 03.00.19: Дикаев Бексултан Юсупович.– М., 1970. – 20 с.
61. Дикаев, Б.Ю. Итоги и перспективы изучения иксодовых клещей Чечено-Ингушской АССР / Б.Ю. Дикаев// Проблемы паразитологии. – 1975. – Ч.1. – С. 151–153.
62. Доронин, И.В. Использование геоинформационных систем для анализа распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (Saxicola)*

(Sauria: Lacertidae) / И.В. Доронин // Современная герпетология. – 2012. – Т. 12. – № 34. С. 91–122.

63. Елагин, В.И. Биология и экология *Dermacentor marginatus* в условиях Ставропольского края / В.И. Елагин// Инфекционные и инвазионные заболевания. Труды Ставропольского с.-х. института. – Ставрополь, 1965. – Вып. 20. – С. 45 – 49.

64. Елагин, В.И. Изучение иксодофауны Ставропольского края /В.И. Елагин// Материалы научной конференции по проблемам протозоологии, посвященной 50-летию экспедиции профессора В.Л. Якимова в Среднюю Азию. Самарканд – Тайляу. – 1963. – С.123 – 125.

65. Елагин, В.И. Распространение, биолого-экологические особенности клещей семейства Ixodidae (*Boophilus calcaratus* Vir.,1895; *Dermacentor marginatus* Sulz., 1776; *Ixodes ricinus* Lin., 1758) / В.И. Елагин// Труды Ставропольского с-х института. – 1965. – вып.20. – С. 45 – 49.

66. Ельников, А.Т. Ку-риккетсиоз в Ставропольском крае (эпидемиология, клиника, лабораторная диагностика, лечение): информационно-методическое письмо. – Ставрополь, 1984. – 78 с.

67. Жмаева, З. М. Иксодовые клещи – носители риккетсий, Ку-лихорадки, клещевого сыпного тифа в Северном Казахстане / З.М. Жмаева, А. А. Пчелкина// Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. – 1964. – Вып. 4. – С. 39 – 41.

68. Зайцев, А. А. Эпидемические типы заболевания людей туляремией на территории Ставропольского края в период эпидемических проявлений различной интенсивности 2003–2017 гг./ А. А.Зайцев, О. А. Гнусарева, Д.С. Агапитов [и др.]// Здоровье населения и среда обитания. Ставрополь, 2018. – С. 153 – 158.

69. Засухин, Д.Н. Итог работ по изучению клещей Ixodidae на юго-востоке РСФСР/ Д.Н. Засухин// Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. – Т. XII. – Вып. 1. –1933. С. 148 – 155.

70. Засухин, Д.Н. Материалы к биологии клеща *Dermacentor niveus*/ Д.Н. Засухин// ВМЭП Сообщ.2. – Саратов. – 1931. – Т.10.- Вып.3. – С. 275 –282.
71. Золотарев, Н.А. Возбудители пироплазмозов домашних животных и их переносчики в Дагестанской АССР / Н.А.Золотарев// Сб. работ Дагестанского протозоологического научно-исследовательского опорного пункта Северокавказской ВОС и наркомзема ДАССР. – 1935. - Вып.1. – С.6 – 18.
72. Иванов, А.Л. Флора Предкавказья и её генезис / А.Л. Иванов. – Ставрополь: Издательство СГУ, 1998. – 204 с.
73. Источники и переносчики чумы и туляремии / Н.П.Миронов, К.С. Карпузиди, И.З. Клименко, [и др.]; под общей редакцией Н.П. Миронов. – М.: Из-во «Медицина», 1965. – 195 с.
74. Каменский, С.Н. Три года работ по пироплазмозам и им подобным заболеваниям домашних животных Северного Кавказа 1924-1927/С.Н. Каменский. – Ростов-на-Дону: Издание С-К Крайземуправления, 1928. – 34 с.
75. Карась, Ф.Р. Арбовирусы в Киргизии /Ф.Р. Карась// Арбовирусы. Труды НИИ вирусологии им. Д.И. Ивановского АМН СССР. М. – 1978. –С.40 – 44.
76. Кербабаев, Э. Б. Климат как возможный фактор изменения экологии иксодовых клещей/ Э. Б. Кербабаев, В. Н. Шевкопляс //Ветеринария. – 2003. – № 9. – С. 43 – 45.
77. Кербабаев, Э. Б. Мониторинг клещей *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776 и *D. reticulatus* Fabricius, 1794 в Европейской части Российской Федерации / Э.Б. Кербабаев // Российский паразитологический журнал. – 2010. – № 1. – С. 56 – 61.
78. Колонин, Г. В. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Dermacentor*, *Anocentor*, *Cosmiomma*, *Dermacentonomma*, *Boophilus*, *Margaropus*, *Nosomma*, *Rhipicentor*, *Rhipicephalus*, *Anomalohimalaya* / Г. В. Колонин. - Москва: Наука, 1984. – 96 с.

79. Кондратенко, В.Ф. Значение иксодовых клещей в переносе и хранении возбудителя крымской геморрагической лихорадки в очагах инфекции/ В.Ф. Кондратенко// Паразитология. – 1976. – Т.Х. – вып.4. – С.297 – 302.
80. Коренберг, Э. И. Подходы к изучению популяционной экологии иксодовых клещей – переносчиков арбовирусных инфекций/ Э. И. Коренберг //Тез. докл. 11-го совещ. по паразитол. пробл. – 1973. – С. 126 – 129.
81. Коренберг, Э. И. Некоторые проблемы популяционной этиологии иксодовых клещей / Э. И. Коренберг // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53. – Вып. 2. – С. 165 – 178.
82. Коренберг, Э.И. Современные проблемы эпизотологии клещевого энцефалита. Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. доктора биол. наук.:14.00.30/ Коренберг Эдуард Исаевич – М., 1977. – 24 с.
83. Коренберг, Э. И. Материалы по распространению болезни Лайма в СССР/ Э. И. Коренберг, С. В. Щербаков, В. Н. Крючечников// Медицинская паразитология. -1987. –№ 2. – С. 71– 73.
84. Коренберг, Э. И. Передача *Borrelia burgdorferi* от нимф к имаго у клеща *Ixodes persulcatus* Schulze/ Э. И. Коренберг, С. В. Щербаков, Ю. В. Ковалевский [и др.]// Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 302. – № 3. – С. 759 – 760.
85. Коренберг, Э. И. Первые итоги и задачи изучения болезни Лайма в СССР / Э. И. Коренберг, В. Н. Крючечников, Ю. В. Ковалевский// Вестник АН СССР. – 1990. – № 6. – С. 52 – 57.
86. Коренберг, Э.И. Инфекции группы Лайм-боррелиоза – иксодовые клещевые боррелиозы в России /Э.И. Коренберг// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1996. – № 3. – С.14 – 18.
87. Коренберг, Э. И. Резервуарные хозяева и переносчики боррелий – возбудителей иксодовых клещевых боррелиозов России/ Коренберг, Э. И., Горелова Н. Б., Постик Д. // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. – 1997. – № 6. – С. 36 – 38.

88. Коренберг, Э. И. Новые для России виды боррелий – возможные возбудители иксодовых клещевых боррелиозов в России/ Э. И. Коренберг, Н. Б. Горелова, Д. Постик, Б. К. Котти// Журнал микробиол., эпидемиол., иммунобиол. – 1999. – № 2. – С. 3 – 5.
89. Коренберг, Э.И. Пути совершенствования эпидемиологического надзора за природно-очаговыми инфекциями / Э.И. Корренберг// Эпидемиология и вакцинопрофилактика. – 2016. – Т. 15. – № 6. – С. 18 – 29.
90. Котти, Б.К. Иксодовые клещи Ставрополя и его окрестностей /Б.К. Котти, О.Ю. Гудиев// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1997. – №4. – С. 36 – 37.
91. Котти, Б.К. Переносчики возбудителей природноочаговых болезней в Ставропольском крае / Б.К. Котти // Вестник Ставропольского государственного университета. – 1999. – №17. – С 79 – 84.
92. Кошкина, Н. А. Эктопаразиты собак и методы борьбы / Н. А. Кошкина, О. В. Попов, Р. А. Вишневский // Сборник научных трудов Ставропольского научно-исследовательского института животноводства и кормопроизводства. – 2012. – Т. 1. – № 5. – С. 84 – 86.
93. Кошкина, Н. А. Иксодофауна города Ставрополя/ Н. А. Кошкина, В. И. Колесников, М. Н. Васильченко //Российский паразитологический журнал. – 2014. – № 1. – С. 7– 8.
94. Кривоносов, К.И. Некоторые данные об эктопаразитах предкавказского хомяка на левом берегу Дона /К.И. Кривоносов, М.Г. Яковлев// Труды Ростовского противочумного института. – 1957. – №12. – С.215 – 219.
95. Кулагин, С.М. Обнаруженный очаг клещевого сыпного тифа в Алтайском крае /С.М. Кулагин, О.С Коршунова, Н.И Алфеев// Новости медицины. – 1947. – № 5. – С. 26 – 28.
96. Кулик, И.Л. Ареал клеща *Dermacentor marginatus* в СССР /И.Л. Кулик, Н.С. Винокурова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1982.- №3. – С. 16 – 23.

97. Кулик, И.Л. Ареал клеща *Dermacentor pictus* в СССР (Ixodidae) /И.Л. Кулик, Н.С. Винокурова// Паразитология. – 1983. – Т. XVII. – №3. – С. 207–213.
98. Куличенко, А.Н. Крымская геморрагическая лихорадка в Евразии в XXI веке: эпидемиологические аспекты/ А.Н., Куличенко, О.В. Малецкая, Н.Ф., Василенко// Эпидемиология и инфекционные болезни. Актуальные вопросы. – 2012. – № 3. – С. 42 – 53.
99. Кучерук, В.В. К вопросу о значении самозащиты мелких млекопитающих от личинок и нимф иксодовых клещей/ В.В. Кучерук, И.Н. Нефедова, Т.Н. Дунаева // Зоологический журнал. – Т. XXXV. – №11. – 1956. – С. 1723 – 1727.
100. Лазаренко, Е. В. Паразито-хозяйинные связи клещей рода *Dermacentor* Koch в условиях Предкавказья/ Е. В. Лазаренко // Инновации в науке. – 2016. – № 55-1. – С. 28 – 31.
101. Лазаренко, Е.В. К изучению возрастного состава имаго природных популяций клещей *Dermacentor reticulatus* Herm., 1804 (ACARI, IXODIDAE) в Центральном Предкавказье /Е.В. Лазаренко // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2017. – Вып.3. – С. 3 – 6.
102. Лазаренко, Е.В. Изучение температурных условий обитания иксодовых клещей *Dermacentor reticulatus* в Центральном Предкавказье/ Е.В. Лазаренко, Н.В. Ермолова // Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных [Электронный ресурс]: материалы II Всероссийской научно-практической конференции / под ред. А.Н. Куличенко. – Ставрополь, 2017. – С. 162 – 163.
103. Лазаренко, Е.В. Исследование клещей рода *Dermacentor* (Acari; Ixodidae) на естественную встречаемость возбудителя туляремии в условиях Центрального Предкавказья/ Е.В. Лазаренко, О.А. Гнусарева, Л.И. Шапошникова, В.М. Дубянский // Российский паразитологический журнал. – 2021. – Т. 15. – № 4. – С. 29 – 35.

104. Лазаренко, Е.В. Сезонные изменения физиологического возраста имаго природной популяции *Dermacentor marginatus* (Acari, Ixodidae) в условиях Центрального Предкавказья / Е.В. Лазаренко, Л.И. Шапошникова, Н.В. Ермолова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2021. – № 1. – С. 3 – 8.
105. Лазаренко, Е.В. Исследования клещей рода *Dermacentor* (Acari; Ixodidae) на естественную встречаемость возбудителя лихорадки Ку в условиях Центрального Предкавказья/ Е.В. Лазаренко, Н.В. Ермолова, А.Ю. Жильцова, Л.И. Шапошникова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2021. – № 1. – С. 7 – 11.
106. Ламанова, А. И. Схемы размножения *Dermacentor marginatus*/ А. И. Ламанова // Ученые записки Карагандинский мед. ин-т. – 1966. – № 3. – С. 87 – 94.
107. Лебедев, А.Д. Экологическая география вирусов Крымской геморрагической лихорадки /А.Д. Лебедев, Т.П. Пак, Н.Б. Бируля // ВИНТИ. Итоги науки и техники. Медицинская география. – М., 1977. – Т.8. – С. 122 – 169.
108. Лиховид, А.А. Летнее население птиц искусственных лесонасаждений Ставропольской возвышенности / А.А. Лиховид// Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. – Ставрополь: СГПИ. – 1988. – С.57 – 64.
109. Логиновский, Г. Е. К экологии клеща *Dermacentor pictus* Herm. в Курганской области / Г.Е. Логиновский // Фауна и экология членистоногих Сибири. - Новосибирск, 1966. – С. 28 – 29.
110. Лотоцкий, Б.В. Об идентичности видов *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776 и *Dermacentor daghestanicus* Olen., 1929 (Ixodidae) / Б.В. Лотоцкий // Изв. АН. ТаджССР. Отд-ние естеств. наук.- 1956.- №15.- С.95-98.
111. Логвинов, А. Н. Обработка пастбищ против иксодовых клещей / А. Н. Логвинов, Ю. М. Тохов, С. Н. Луцук // Вестник АПК Ставрополья. – 2014. – №4(16). – С. 115 – 117.

112. Лубова, В.А. Ку-лихорадка – природно-очаговый зооноз/В.А., Лубова, Г.Н. Леонова// Эпидемиология и вакцинопрофилактика. – 2020. – Т.19. – № 4. – С. 97 – 101.
113. Луцук, С. Н. Пироплазмидозы лошадей в зоне Северного Кавказа/ С.Н. Луцук // Актуальные проблемы инвазионной, инфекционной и незаразной патологии животных. – 2003. – С. 65 – 68.
114. Луцук, С.Н. Иксодовые клещи Ставрополя: монография /С.Н. Луцук, Ю.М. Тохов., Ю.В. Дьяченко – Ставрополь. ФГБОУ ВПО Ставропольский государственный аграрный университет, 2012. – 111с.
115. Лыков, В. А. Влияние температуры на интенсивность расходования запасных питательных веществ у *Ixodes persulcatus* P. Sch. / В.А., Лыков// Ученые записки Пермского гос. унив.- 1966.- 130. – С. 149 –157.
116. Лыков В. А. 19666. Послезимовочная активация, обилие и физиологический возраст активизирующихся клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Пермской области. / В.А., Лыков// Ученые записки Пермского гос. унив. – 1966. – 130. –С. 158 – 163.
117. Матущенко, А. А. Природные очаги болезни Лайма в отдельных ландшафтных зонах Западной Сибири/ А.А. Матущенко, С.А. Рудакова// Проблемы клещевых боррелиозов. М.: Медицина, 1993. – С. 133 – 136.
118. Мирзоева, М.Н. Материалы по фауне иксодовых клещей Терско-Кумского междуречья и прилегающих районов Чечено-Ингушской АССР/ М.Н. Мирзоева// Труды научно-исследовательского института Кавказа и Закавказья. – 1961. – вып.5. – С.287 – 297.
119. Мирошниченко, М.А. Туляремия в Ставропольском крае: автореф. дис... канд .мед. наук.: 14.00.30 /Мирошниченко Мария Александровна – Ставрополь, 1961. – 27 с.
120. Москвитина, Г.Г. О частоте генерализованной инфекции у взрослых голодных клещей рода *Ixodes* в очагах боррелиозов России и США/ Г.Г. Москвитина, Э.И. Коренберг, Э. Спилман, Т.В. Щеглова// Паразитология. – 1995. – № 5. – С. 353 – 359.

121. Мусатов, В. А. Хозяинно-паразитные отношения между животными прокормителями и иксодовыми клещами (Ixodoidea:Ixodidae): автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.11/ Мусатов Владимир Андреевич. – Алма-Ата, 1970. – 36 с.
122. Нецкий, Г.И Об осеннем торможении созревания и развития яиц у клеща *Dermacentor pictus* Herm. / Г.И. Нецкий, Н.А. Ольшевская// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1950. – вып.6. – С. 521– 524.
123. Никольский, С.Н. К вопросу изучения причин существования и проявления пироплазмоза крупного рогатого скота на Северном Кавказе/ С.Н. Никольский //Труды Северо-Кавказской ветеринарно-опытной станции. – Пятигорск, 1937. – Т. 1. – С. 77 – 79.
124. Никольский, С.Н. Пироплазмозы крупного рогатого скота /С.Н. Никольский.– Пятигорск: Крайветиздат– 1939. - 120 с.
125. Оленев, Н.О. Паразитические клещи рода *Ixodoidea* фауны СССР/ Н.О. Оленев. – Л.: Из-во Академии наук СССР, 1931. – 123 с.
126. Олсуфьев, Н. Г. Роль наружных паразитов в распространении туляремии в очаге средней полосы РСФСР / Олсуфьев, Н. Г. // Архив биол. наук. – 1940. – Вып. 60. – С. 42 – 55.
127. Олсуфьев, Н. Г. Эпизоотология (природная очаговость) туляремии /Н.Г. Олсуфьев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1941. – Вып. 3 – 4. – С. 436 – 439.
128. Олсуфьев, Н.Г. Новое в изучении экологии и патогенной роли клеща *Dermacentor pictus* Herm. / Н.Г.Олсуфьев// Тезисы докладов III совещания по паразитарным проблемам. – М.: из-во АН СССР, 1941. – С. 3 – 4.
129. Олсуфьев, Н. Г. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе Европейской части РСФСР/ Н.Г. Олсуфьев// Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – 1953. – Т. 8. – С. 49 – 98.

130. Онищенко, Г.Г. Биотерроризм: национальная и глобальная угроза/ Г.Г. Онищенко, Л.С. Сандахчиев, С.В. Нетесов// Вестник Российской академии наук. – 2003. – Т. 73. – № 3. – С. 195 – 204.
131. Онищенко, Г.Г., Ефременко В.И., Бейер А.П. Крымская Геморрагическая лихорадка / Г.Г. Онищенко, В.И. Ефременко, А.П. Бейер// Вопросы практической эпидемиологии. М.: ГОУ ВУНМЦ, 2005. – 269 с.
132. Организация работы лабораторий, использующих методы амплификации нуклеиновых кислот при работе с материалом, содержащим микроорганизмы I—IV групп патогенности: Методические указания. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2010. – 51 с.
133. Павловский, Е.Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней /Е.Н. Павловский// Вестник АН СССР. – 1939. – № 10. С. 98 – 108.
134. Павловский, Е.Н. Микроорганизмы, переносчик и внешняя среда в их соотношениях /Е.Н. Павловский// Зоологический журнал. – 1947. – Т.26. – Вып.3. – С. 35 – 39.
135. Павловский, Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов/Е.Н. Павловский М.: Наука. – 1964. – 211 с.
136. Песенко, Ю. Н. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях/ Ю.Н. Песенко – М.: Наука, 1982. – 287 с.
137. Петров, В.Г. Экспериментальное изучение клещей *Dermacentor marginatus* и *Rhipicephalus rossicus* как переносчиков туляремии/ В.Г. Петров// Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. – М., 1958. – С. 117 – 123.
138. Петров, В.Г., О размножении *Bacterium tularensis* в клещах *Dermacentor pictus* Herm. в процессе их метаморфоза / В.Г. Петров, Н.Г. Олсуфьев// Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М., 1953. – Т.8. – С. 149 – 156.

139. Пилипенко, В.Г. Некоторые особенности природного очага туляремии в равнинной части Ставропольского края / В.Г. Пилипенко// Десятое совещание по паразитологическим проблемам и природно-очаговым болезням 22-29.10.1959. – Вып.1. – С. 122 – 164.
140. Покровская, В. И. К экологии клеща *Dermacentor marginatus* в Воронежской области /В.И. Покровская// Зоологический журнал. – 1953. – Т. 32. – Вып. 3. – С. 435 – 440.
141. Покровская, В. И. К экологии личинок и нимф клеща *Dermacentor marginatus* в условиях Воронежской области /В.И. Покровская// Зоологический журнал – 1951. – Т. 30. – Вып. 3. – С. 224 – 228.
142. Померанцев, Б.И. Фауна СССР. В 144 т. Т.IV. Вып.2. Иксодовые клещи (Ixodidae) /Б.И. Померанцев. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 224 с.
143. Попов, В.М. Иксодовые клещи Западной Сибири /В.М. Попов. – Томск: Из-во ТГУ, 1962. – 258 с.
144. Попова, Е.В. О видовом составе и распространении иксодовых и гамазовых клещей в очагах туляремии Ставропольского края /Е.В. Попова// Микробиология, эпидемиология и профилактика инфекционных заболеваний. – Ставрополь, 1971. – Ч.1. – С. 240 – 246.
145. Порядок организации и проведения лабораторной диагностики туляремии для лабораторий территориального, регионального и федерального уровней: методические указания. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2012. – 59 с.
146. Прохорова, П. И. Изучение иксодофауны на крупном рогатом скоте в некоторых районах Ставропольского края / П. И. Прохорова// Сборник Ставропольского СХИ. – 1976. – Вып. 39. – № 5. – С. 22-25.
147. Разумова, И.В. Определение физиологического возраста живых иксодовых клещей/ И.В. Разумова// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2001. – Т.34.- Вып.3. – С.16 – 22.
148. Разумова, И.В. Усовершенствованный метод гистологического определения физиологического возраста иксодовых клещей (Ixodidae)/ И.В.

Разумова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1982. – Вып. 3. – С. 209 – 218.

149. Разумова, И. В. Длительность жизни популяции голодных половозрелых клещей *Dermacentor pictus* Herm/ И.В. Разумова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1966. – Вып. 3. – С. 293–298.

150. Разумова, И.В. Определение физиологического возраста и возрастной состав природной популяции *Dermacentor pictus* Herm./И.В. Разумова// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1962.- Вып. 1. – С. 55–61.

151. Разумова, И. В. Физиологический возраст иксодовых клещей (понятие, методы определения, популяционно-экологические вопросы, перспективы прикладного использования). Автореф. дис. канд. биол. наук.: /Разумова Ирина Васильевна М., 1986. –23 с.

152. Разумова, И.В. Сезонных ход развития диапаузы у клещей *Dermacentor pictus* Herm. и факторы, ее стимулирующие / И.В. Разумова// Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1965. –Т.34. – Вып.1. –С. 274 – 279.

153. Расницын, С.П. Изменение физиологического возраста и обилие клещей *Ixodes persulcatus* в сезоне активности (Ixodidae)/ С.П. Расницын, Л.В. Репкина// Паразитология. – 1980. – Т. XIV. – № 6. – С. 493 – 499.

154. Резник, П. А. Особенности ареалов и пути формирования фауны иксодовых клещей Советского Союза /П.А. Резник// Фауна Ставрополя. Ставрополь, 1970. – С. 3 – 187.

155. Резник, П.А. О роли факторов среды в развитии клещей /П.А. Резник// Журнал «Природа» – 1951. – № 6. С. 59 – 60.

156. Резник, П.А. Особенности ареалов и пути формирования фауны иксодовых клещей советского Союза/А.П. Резник// Фауна Ставрополя. – 1970. – С. 3 – 188.
157. Резник, П. А. Особенности распространения иксодовых клещей в Предкавказье /П.А. Резник//Природные ресурсы Северного Предкавказья. – Ставрополь, 1972. – С. 8 – 9.
158. Резник, П.А. К сравнительно-морфологическому изучению личинок клещей рода *Dermacentor* Koch /П.А. Резник// Паразитология. – 1950. – Т. LXXV. – № 2. – С. 327 – 228.
159. Резник, П.А. О географическом распространении и происхождении ареалов клещей рода *Dermacentor* /П.А. Резник// Сборник научных трудов Ставропольского государственного педагогического института. – 1952. – Вып. 8. – С. 37 – 57.
160. Романенко, В.Н. Иксодовые клещи и их прокормители в окрестностях Томского Академгородка/ В.Н. Романенко, В.В Соколенко// Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2017. – № 1. – С. 60 – 64.
161. Романенко, В. Н. Многолетняя динамика численности и видового состава иксодовых клещей (Ixodidae) на антропогенно нарушенных и естественных территориях / В. Н. Романенко // Паразитология. – 2011. – Т. 45. –№ 5. – С. 384 – 391.
162. Романенко, В. Н. Мониторинг видового состава и численности иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) в антропогенных биотопах/ В. Н. Романенко// Вестник Томского Государственного университета. – 2009. – № 324.– С. 376 – 379.
163. Романенко, В. Н. Эколого-этологические аспекты изучения иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) различных ландшафтов: автореф.дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.08 / Романенко Владимир Никифорович. – Т.,2007.– 44 с.

164. Рудакова, С. А., Фоменко Н. В., Тупикин А. Е., Ливанова Н. Н. Результаты генотипирования боррелий в клещах *Dermacentor reticulatus* в Западной Сибири / С. А. Рудакова, Н. В. Фоменко, А. Е. Тупикин [и др.]// Медицинская микробиология – XXI век. Саратов, 2004. – С. 196 – 197.
165. Рудаков, Н.В. Риккетсии и риккетсиозы группы клещевой клещевой пятнистой лихорадки/ Н.В. Рудаков, И.Е. Самойленко// Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение. – 2017. – №2. – С. 43 – 48.
166. Рудакова, С. А. Изучение возможной трансвариальной и трансфазовой передачи боррелий клещами *Dermacentor reticulatus* (Ixodidae)/ С. А. Рудакова, Е. В. Матущенко, В. В. Якименко [и др.] // Паразитология. – 2005. – Т. 39, вып. 5. – С. 427 – 431.
167. Рудаков, Н.В. Клещевой риккетсиоз и риккетсии группы клещевой пятнистой лихорадки в России/ Н.В. Рудаков, С.Н. Шпынов, И.Е. Самойленко, А.С. Оберт – Омск: «Омский научный вестник», 2011. – 232 с.
168. Санитарная охрана территории юга России: современные проблемы / А.Н. Куличенко, Г.М. Грижебовский, О.В. Малецкая [и др.] // Теоретические основы эпидемиологии. Современные эпидемиологические и профилактические аспекты инфекционных и массовых неинфекционных заболеваний: труды Всероссийской научной конференции, посвящённой 210-й годовщине основания Военно-медицинской академии, Санкт-Петербург, 17-18 апреля 2008 г. – Санкт-Петербург, 2008. – №2 (22) . – Ч. 1. – Приложение. – С.41– 42.
169. Сапегина, В. Ф. Экология иксодовых клещей лесостепного очага клещевого энцефалита северо-восточного Алтая /В.Ф. Сапегина// Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае: в сб.: Новосибирск ,1965. – С. 38 – 42.
170. Сафронов, И.Н. Палеогеоморфология Северного Кавказа/ И.Н. Сафронов - Москва: Недра, 1972. – 158 с. : ил., карт.

171. Сержанов, О. С. Иксодовые клещи (Ixodoidea, Parasitiformes) Каракалпакии и их эпидемиологическое и эпизоотологическое значение. Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук:/ Нукус. 1965. – 27 с.
172. Сигида, Р.С. Антропогенная трансформация природных условий и животного мира Центрального Предкавказья / Р.С. Сигида//Юг России: экология, развитие. – №3. – 2007. – С. 60 – 63.
173. Соболев, Н.А. О распространении пироплазмозов и клещей (Ixodidae) на территории Северного Кавказа /Н.А Соболев, С.Н. Никольский, М.О. Никитин // Труды Северо-Кавказской ветеринарно-опытной станции. – 1937. –Т.1. – С. 35 – 74.
174. Солнцев, Л.А. Опыт использования метода максимальной энтропии (MaxEnt) для зонирования территории по риску заражения ГЛПС на примере Нижегородской области/ Л.А. Солнцев, В.М. Дубянский// Журнал микробиол. – 2017. – № 5. – С. 39 – 45.
175. Тарасевич, И.В. Основные итоги и перспективы отечественной риккетсиологии/ И.В. Тарасевич, Н.В Рудаков, С.Н. Шпынов [и др.]// Материалы IX съезда всероссийского научно-практического общества эпидемиологов, микробиологов и паразитологов. – 2007. – Т.3. – С. 228 – 229.
176. Теплова, И.Е. Луговой клещ на Ставрополье/ И.Е. Теплова, В.Г. Прохорова, О.Ю. Гудиев// Фауна Ставрополья. – 1997. – Вып.7. – С. 56 – 57.
177. Тифлова, Л.А Иксодовые клещи Ставропольского края и их медицинское значение/ Л.А Тифлова, П.А Резник, Е.В. Попова// Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. – 1970. – С. 459 – 470.
178. Тохов Ю.М. Иксодовые клещи на территории Ставропольского края и переносимые ими инфекции// Сборник статей специалистов государственной санитарно-эпидемиологической службы Ставропольского края. Ставрополь, 2001. – С. 136 – 137.

179. Тохов Ю.М. Иксодовые клещи Ставропольского края (распространение, особенности паразитизма меры борьбы) /Тохов Юрий Мухамедович Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Махачкала. 2004. – 26 с.
180. Тохов Ю.М. Трансмиссивные инфекции, передаваемые иксодовыми клещами /Ю.М. Тохов// Материалы научно-практической конференции «Опыт работы органов и учреждений Роспотребнадзора в Ставропольском крае по обеспечению санэпидблагополучия и защиты прав потребителей». – 2006. – С. 120 –123.
181. Тохов Ю.М. Паразито-хозяйинные связи иксодид /Ю.М. Тохов// Материалы научно-практической конференции «Опыт работы органов и учреждений Роспотребнадзора в Ставропольском крае по обеспечению санэпидблагополучия и защиты прав потребителей». – 2006. – С. 126 –129.
182. Тохов, Ю.М. Новые риккетсии для Ставропольского края/ Ю.М. Тохов, С.Н. Шпынов// Материалы IX съезда всероссийского научно-практического общества эпидемиологов, микробиологов и паразитологов. – 2007. – Т.3. – С. 230 – 231.
183. Тохов, Ю.М. Фаунистический комплекс Ixodoidea Ставропольского края: автореф. дисс.. доктора биол. наук 03.00.19, 10.00.30/ Тохов Юрий Мухамедович. – Ставрополь, 2009. – 27 с.
184. Тохов, Ю.М. Фенология иксодовых клещей рода *Dermacentor* в Центральном Предкавказье/Ю.М. Тохов, С.Н. Луцук, Ю.В. Дьяченко// Паразитология. – 2013. – Т.47. – вып.6. – С.437– 447.
185. Тохов, Ю.М. Иксодовые клещи – резервуар возбудителей инфекционных и инвазионных болезней на территории Ставропольского края/ Ю.М. Тохов, И.В. Чумакова, С.Н. Луцук [и др.] // Международная конференция «Научный поиск – животноводству России». – 2013. – С. 17 – 24.

186. Тохов, Ю.М. Исследование иксодовых клещей на естественную зараженность вирусами природно-очаговых инфекций/ Ю.М. Тохов, Л.И. Шапошникова, Ю.В. Дьяченко// Сельскохозяйственный журнал. – 2018 –№3 (11). – С. 81– 85.
187. Тупиков, А.И. Сравнительный анализ различных подходов к моделированию видового ареала в программе MaxEnt (на примере узорчатого полоза и степной гадюки)/ А.И. Тупиков, П.А. Украинский// Научные ведомости. Серия Естественные науки. – 2016. – № 4 (225). Выпуск 34. – С.71 – 82.
188. Успенский, И.В. Физиологический возраст и чувствительность к ДДТ клещей *Ixodes persulcatus* P.SCH. природной популяции/ И.В. Успенский, Л.В. Репкина// Паразитология. – 1974. – Т.VIII. – вып. 1. – С. 3 – 11.
189. Федорова, Н.И. Лихорадка Ку/ Н.И. Федорова, А.Д. Егорова, Г.А. Воронцова// География природно-очаговых болезней человека в связи с задачами их профилактики. – 1969. – С. 136 – 152.
190. Федюшин, А.В. Экология и география клеща *Dermacentor marginatus* Sulz. в вопросах борьбы с пироплазмозом лошадей в Тарском округе/ А.В. Федюшина// Сборник научных работ ОмНИВИ. – 1946. – С. 46 – 54.
191. Филипова, Н.А. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. – Т.IV. – Вып.5). – СПб.: Наука, 1997. – 436 с.
192. Фильчагов, А.В. К изучению экологии голодных личинок *Dermacentor reticulatus* и их связей с прокормителями в естественных условиях/ А.В. Фильчагов, Н.Н. Лебедева // Паразитология. – 1988. – Т.22. – Вып. 5. – С. 366 – 371.
193. Фрейлихман, О.А. Инфицированность клещей возбудителем инфекционного клещевого боррелиоза и лихорадки Ку на территории Санкт-Петербурга/ О.А. Фрейлихман, Ю.А. Парфенова, Т.В. Сайнес// Инфекция и иммунитет. – 2016. – Т.6. – № 3. – С. 118 – 119.

194. Хохлов, А.Н. Животный мир Ставрополя/ А.Н. Хохлов. – Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2000. – 200 с.
195. Хижинский, П. Г. Расходование запасных питательных веществ голодными самками *Ixodes persulcatus* P. Sch. в течение жизни/ П.Г. Хижинский // Медицинская паразитология и паразитарные болезни.- 1968.-37 (3).- С. 291- 297.
196. Цапко, Н.В. Иксодовые клещей (ACARI, IXODIDAE) Северного Кавказа: видовое разнообразие паразито-хозяйные отношения/ Н.В. Цапко// Паразитология. – 2017. – Т. 51. – Вып. 2. – С. 104 – 120.
197. Чекрыгина Е. В. Молекулярно-эпидемиологический мониторинг возбудителей природно-очаговых инфекций в Ставропольском крае в 2016–2021 годах/ Е. В. Чекрыгина, А.С. Волынкина, О.А. Зайцева [и др.]// Эпидемиология и вакцинопрофилактика. – 2023. – Вып. 22(4). – С. 24 – 34.
198. Чекрыгина Е.В. Генетическое профилирование возбудителей природно-очаговых инфекций, циркулирующих на территории Ставропольского края/ Е.В. Чекрыгина, А.С. Волынкина, Е.С. Котенев [и др.]// Проблемы особо опасных инфекций. – 2018. – Вып. 4. – С. 81–88.
199. Чумаков, М.П. Новая вирусная клещевая болезнь геморрагическая лихорадка в Крыму// Крымская геморрагическая лихорадка. – Ставрополь, 1945. – С. 1– 13.
200. Чумакова, И.В. К изучению иксодовых клещей переносчиков вируса Конго Крымской геморрагической лихорадки в Ставропольском крае/ И.В. Чумакова, А.П. Бейер, Ю.М. Тохов [и др.]// Проблемы энтомологии Северо-Кавказского региона. – Вып. 2. Ставрополь: АГРУС, 2006. – С. 30 – 32.
201. Шальнев, В. А. Эволюция ландшафтов Северного Кавказа/В.А. Шальнев Ставрополь: Изд-во Ставропольского гос. ун-та, 2007. – 26 с.
202. Шальнев, В.А. Ландшафты Ставропольского края/ В.А. Шальнев Ставрополь: Изд-во СГПУ, 1995. – 52 с.

203. Шатас, Я.Ф. Клеши *Ixodoidea* и блохи Дагестана/ Я.Ф. Шатас// Научная конференция по природной очаговости и эпидемиологии особо-опасных инфекционных заболеваний 25.1 2.П. – 1957 г. – С. 432 – 437.
204. Шатас, Я.Ф. Эколого-фаунистический очерк иксодовых клещей Сталинградской и Северных районов астраханской области в связи с новостройками/ Я.Ф. Шатас// Зоологический журнал. – 1952, Т. 30. – № 6. – С. 802 – 818.
205. Шпынов, С.Н. Выявление геноварианта *Rickettsia aeschlimannii* в клещах *Hyalomma marginatum marginatum* собранных в очаге Крымской-Конго геморрагической лихорадки в Ставропольском крае/ С.Н. Шпынов// Материалы 6 научно-практической конференции «Актуальные вопросы здоровья населения Сибири: гигиенические и эпидемиологические аспекты. – Омский научный вестник, 1(35), февраль, 2006. – С. 148 – 153.
206. Щур, Л.Е. Экспериментальное исследование гигротермических и трофических зависимостей некоторых видов иксодовых клещей: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08/ Щур Людмила Евгеньевна. – Киев: Институт зоологии АН УССР,- 1968. – 25 с.
207. Эпидемиологическая обстановка по природно-очаговым инфекционным болезням в Южном и Северо-Кавказском федеральных округах в 2018 г.: аналитический обзор / А.Н. Куличенко, О.В. Малецкая, Д.А. Прислегина [и др.]. – Ставрополь: Литера, 2019. – 72 с.
208. Якимов, В.Л. К вопросу о клещах в России/ В.Л. Якимов, Н.Н. Коль-Якимова// Архив вет. наук.- кн.6. – 1911. – С 5 – 12.
209. Яровой, Л.В. О геморрагической лихорадке в Ставропольском крае/Л.В. Яровой// Врачебное дело (приложение). –1957. – С. 74 – 80.
210. Bonnet, S. Prevalence of Tick-Borne Pathogens in Adult Dermacentor spp. Ticks from Nine Collection Sites in France / S. Bonnet [et al.] // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. – 2013. – № 4. – Vol. 13. – P. 226-236.

211. Daniel, M. A comparison of developmental dynamics of *Dermacentor reticulatus* of different geographic origins and their affection by different microclimate / M. Daniel, S. Szymanski, V. Cerny [et al.] // Folia Parasitol. – 1980. Vol. – 27, N 1. – P. 63 – 69.
212. Dobec, M *Rickettsia helvetica* in *Dermacentor reticulatus* ticks. / M. Dobec, D. Golubic, V. Punda-Polici [et al.] //Emerging infectious diseases. – 2009. – № 1. Vol.15. – P. 72 – 75.
213. Duh, D. Molecular detection of *Babesia canis* in *Dermacentor reticulatus* ticks collected in Slovakia / D. Duh // Biologia. – 2006. – № 2. – Vol. 61. P. 231-233.
214. Ewa, J. Dominance of *Dermacentor reticulatus* over *Ixodes ricinus* (Ixodidae) on livestock, companion animals and wild ruminants in eastern and central Poland / J. Ewa [et al.] // Experimental and Applied Acarology. – 2015. – № 1. – Vol. 66. – P. 83 –101.
215. Foldvari, G. Hard ticks infesting dogs in Hungary and their infection with *Babesia* and *Borrelia species* / G. Foldvari // Arazsinology research. – 2007. – № 1. - Vol. 101. – P. 83 – 101.
216. Ficetola, GF Sampling bias inverts ecogeographical relationships in island reptiles / GF. Ficetola, M. Cagnetta, E. Padoa-Schioppa [et al.] // Glob Ecol Biogeogr. – P.1303–1313.
217. Garcia-Sanmartin, J. Distribution and molecular detection of *Theileria* and *Babesia* in questing ticks from northern Spain / J. Garcia-Sanmartin [et al.] // Medical & Veterinary entomology. – 2008. – № 4. – Vol. 22. – P. 318 – 325.
218. Gilot, B. Repartition et ecologie de *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776 (Ixodoidea) dans les Alpes françaises et leur avant-pays/ B. Gilot, C. Pautou// Acarologia. 1985. Vol. 24. N 3. – P. 261 – 273.
219. Gonzalez , J.P. Sexual and transovarian transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in *Hyalomma truncatum* ticks/ J.P. Gonzalez, J.L. Camicas, J.P. Cornet [et al.]// Res. Virol. – 1992. – Vol.143 – P. 23 – 28.

220. Gonzalez, J.P. Biological and clinical responses of west African sheep to Crimean- Congo hemorrhagic fever virus experimental infection/ J.P. Gonzalez, J.L. Camicas, J.P. Cornet [et al.]// Res. Virol. – 1998 – Vol.149. – P.445– 457.
221. Gonzalez, J.P. Crimean-Congo hemorrhagic fever virus replication in adult *Hyalomma truncatum* and *Am-blyomma variegatum* ticks/ J.P. Gonzalez, J.P. Cornet, M.L. Wilson [et al.] // Res. Virol. – 1991. – Vol. 142. – P. 483 – 498.
222. Hellenbrand, W. Changing epidemiology of Q fever in Germany 1947-1999/ W. Hellenbrand, T. Breuer, L. Petersen // Emerg. Infect. Dis. – 2001.Vol 7. – № 5. – P. 789 – 796.
223. Hogstraal, H. The epidemiology of tick-borne Crimean Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe and Africa / H. Hogstraal // J. Med. Entomol. – 1979. – Vol. 15. – P. 307– 417.
224. Hoogstraal, H. Biology of ticks/ H. Hoogstraal// Tick-borne diseases and their vectors. Proc. Int. Conf., ed. JKH Wilde. Edinburgh: Univ. Edinburgh. – 1978. – P. 3-14.
225. Hornok, S Influence of biotope on the distribution and peak activity of questing Ixodid ticks in Hungary / S., Hornok, R. Farcas // Medical & Veterinary entomology. – 2009. – № 1. Vol. 23. – P. 41– 46.
226. Jongejan, F. Novel foci of *Dermacentor reticulatus* ticks infected with *Babesia canis* and *Babesia caballi* in the Netherlands and in Belgium /F. Jongejan // Parasites & Vectors. – 2015. – № 1. – Vol. 8. – P. 232 – 239.
227. Lledó, L. A Seventeen-Year Epidemiological Surveillance Study of *Borrelia burgdorferi* Infections in Two Provinces of Northern Spain/ L. Lledó //International Journal of Environmental Research and Public Health. – 2014. – № 2. – Vol. 11. – P. 1661–1672.
228. Mediannikov, O. Rickettsia raoultii sp. nov., a spotted fever group rickettsia associated with Dermacentor ticks in Europe and Russia / O. Mediannikov, K. Matsumoto, I. Samoylenko [et al.]//. Int J Syst Evol Microbiol. – 2008. – Vol. 58(Pt 7). – P.1635–1639.

229. Mediannikov O. *Coxiella burnetii* in humans and ticks in rural Senegal / O. Mediannikov, F. Fenollar, C. Socolovschi // PLoS Negl.Trop.Dis. – 2010. – Vol. 4. № 4. – P. 654– 661.
230. Michelet, L. Discriminating *Francisella tularensis* and *Francisella likeendo* symbionts in *Dermacentor reticulatus* ticks: Evaluation of current molecular techniques / L. Michelet // Veterinary Microbiology. – 2013. – № 3. – Vol. 163. – P.399 – 403.
231. Mihaljica, D. Molecular detection of *Babesia* spp. in ticks northern Serbia /D. Mihaljica // Archives of biological sciences. – 2012. – № 4. – Vol. 64. – P. 1591–1598.
232. Mohammed A. The seasonal incidence of ixodid ticks in the Netherlands /A. Mohammed // Tydschr. Diergeneesk. – 1976. – Vol. 8. – P. 408 – 412.
233. Nosek J. The ecology and public health importance of *Dermacentor marginatus* and *D. reticulatus* ticks in Central Europe/ J. Nosek // Folia Parasitol. – 1972. – Vol. 19. – P. 93– 102.
234. Parola, P. Tick-borne rickettsioses around the world: emerging diseases challenging old concepts./ P. Parola, CD. Paddock, D. Raoult // Clin Microbiol Rev. – 2005. – Vol. 18(4). – P. 719 –756.
235. Paulauskas, A. New localities of *Dermacentor reticulatus* ticks in the Baltic countries // A. Paulauskas // Ticks and Tick-borne Diseases. – 2015. – № 5. – Vol. 6. – P. 630 – 635.
236. Phillips, S.J. Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions. / S.J. Phillips, R.P. Anderson, R.E. Schapire// Ecological Modelling. – 2006. – P. 231-259.
237. Raoult, D. Rickettsioses as paradigms of new or emerging infectious diseases/ D. Raoult, V. Roux // Clin. Microbiol. Rev. – 1997. V. – 10. № 4 – P. 694-719.
238. Rydkina, E. New Rickettsiae in ticks collected in territories of the former soviet union/ E . Rydkina, V. Roux, N. Rudakov// Emerg Infect Dis. –1999. – V. – 5(6). – P. 811– 814.

239. Silaghi, C. Spotted fever group rickettsiae in ticks, Germany./ C. Silaghi, D. Hamel, C. Thiel [et al.]// *Emerg Infect Dis.* – 2011. – V. – 17(5). P. – 890 – 892.
240. Speck, S. *Rickettsia raoultii*, the predominant Rickettsia found in Mongolian *Dermacentor nuttalli*/ S. Speck, H. Derschum, T. Damdindorj [et al.]// *Ticks. Tick Borne Dis.* – 2012. – V. – 3(4). P. 227– 231.
241. Spitalská, E. *Rickettsia slovaca* and *Rickettsia raoultii* in *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* ticks from Slovak Republic/ E. Spitalská, K. Stefanidesová, E. Kocianová // *Exp Appl Acarol.* – 2012. – V. – 57(2). P. 189 – 197.
242. Sun, Y. Ability of *Ixodes persulcatus*, *Haemaphysalis concinna* and *Dermacentor silvarum* ticks to acquire and transstadially transmit *Borrelia garinii* / Y. Sun, R. Xu// *Experimental et Applied Acarology.* – 2003. – N.31 (1-2). P. 151– 160.
243. Stabbs, V. K. Cyhalothrin – a novel acaricidal and insecticidal synthetic pyrethroid for the control of the cattle tick (*Boophilus microplus* and the buffalo fly (*Haemotobia irritans exigua*)/ V. K. Stabbs, C. Wilshire, L. G. Webber [et al.]// *Austral. Veter. J.* – 1982. – P. 152–155.
244. Tian, Z.C. First report on the occurrence of *Rickettsia slovaca* and *Rickettsia raoultii* in *Dermacentor silvarum* in China/ Z.C. Tian, G.Y. Liu, H. Shen, // *Parasit Vectors.* – 2012. – V. – 57(2). P. 189 –197.
245. Tjisse-Klasen, E. First detection of spotted fever group Rickettsiae in *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus* ticks in the UK / E. Tjisse-Klasen // *Epidemiology and infection.* – 2011. – № 4. – Vol. 139. – P. 524 – 529.
246. Uspensky, I. Physiological age of field collected female taiga ticks *Ixodes persulcatus* (Acaria: Ixodidae) and their infection with *Borrelia burgdorferi sensu lato*// *Exper. Appl. Acarol.* – 2006. – Vol. 38. – P. 201– 209.
247. Wójcik-Fatla, A. *Babesia* spp. in questing ticks from eastern Poland: prevalence and species diversity / A. Wójcik-Fatla // *Parasitology Research.* – 2015. – № 8. – Vol. 114. – P. 3111– 3116.

248. Zeller, H.G. Crimean-Congo hemorrhagic fever virus infection in birds: field investigations in Senegal/ H.G. Zeller, J.P. Cornet, J.L. Camicas // Res. Virol. – 1994. –Vol. 145. – P. 105-109.
249. Zeller, H.G. Experimental transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus by west African wild ground-feeding birds to *Hyalomma marginatum rufipes* ticks/ H.G. Zeller, J.P. Cornet, J.L. Camicas// Am. J. Trop. Med. Hyg. 1994a. – Vol. 50. – P. 676 – 681.

ПРИЛОЖЕНИЯ

УТВЕРЖДАЮ:

Директор Института биотехнологии и
ветеринарной медицины

д-р сельскохозяйственных наук,
профессор

А. А. Бахарев

« 09 » сентября 2024 г.



АКТ ВНЕДРЕНИЯ

Результаты научных исследований Лазаренко Евгении Владимировны, научного сотрудника лаборатории медицинской паразитологии ФКУЗ Ставропольский противочумный институт, представленные в диссертационной работе на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Эколого-эпизоотологическая характеристика иксодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 в природных очагах трансмиссивных болезней на территории Центрального Предкавказья» внедрены в учебный процесс. Материалы научных исследований используются для проведения лекционных, практических и лабораторных занятий кафедры инфекционных и инвазионных болезней ФГБОУ ВО «Государственный аграрный университет Северного Зауралья».

Заведующий кафедрой
инфекционных и инвазионных
болезней ФГБОУ ВО
«Государственный аграрный
университет Северного
Зауралья», доктор
ветеринарных наук, доцент

Ю.В.Глазунов



СПРАВКА О ВНЕДРЕНИИ

результатов научных исследований в учебный процесс

Результаты научных исследований Лазаренко Евгении Владимировны, научного сотрудника лаборатории медицинской паразитологии ФКУЗ Ставропольской противочумный институт, представленные в диссертационной работе на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Эколого-эпизоотологическая характеристика исколовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 в природных очагах трансмиссивных болезней на территории Центрального Предкавказья» внедрены в учебный процесс. Материалы научных исследований используются для проведения лекционных, практических и лабораторных занятий по дисциплине Б1.О.32 «Паразитология и инвазионные болезни» образовательной программы высшего образования специальности 36.05.01 Ветеринария.

Проректор по учебной работе,
профессор

И.Ю. Скляр

Руководитель Управления организации
образовательного процесса

Н.А. Тушина



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
«Северо-Кавказский федеральный университет»

МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Пушкина ул., д.1, г. Ставрополь, 355077. Тел.: 7(8652) 95-66-00. E-mail: info@scfu.ru; http://www.scfu.ru
ОКПО 02067965, ОГРН 1022621961540, ИНН/КПП 263014993/263040001

18.07.2024 г. № 58 75.00

На № _____ от _____

СПРАВКА О ВНЕДРЕНИИ

результатов научных исследований в учебный процесс

Результаты научных исследований Лазаренко Евгении Владимировны, научного сотрудника лаборатории медицинской паразитологии ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора, представленные в диссертационной работе на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Эколого-энтомологическая характеристика искодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 в природных очагах трансмиссивных болезней на территории Центрального Предкавказья» внедрены в учебный процесс. Материалы научных исследований используются для проведения лекционных и лабораторных занятий по дисциплине «Зоология» образовательной программы высшего образования специальности 06.03.01 Биология.

И.о. зам. декана по научной работе
медико-биологического факультета
доцент базовой кафедры генетики и селекции

И.А. Ковалева