

**РАЗМНОЖЕНИЕ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНИ ЛАЙМА
BORRELIA BURGDORFERI В КЛЕЩАХ IXODES PERSULCATUS**

© Р. Л. Наумов, И. С. Васильева, В. П. Гутова, А. С. Ершова

Обилие боррелий в клещах (число микробных тел на 100 полей зрения) увеличивается через 3—4 мес. после линьки и продолжает увеличиваться в течение последующих 4—5 мес. при неизменном проценте зараженных особей. Размножение происходило как при комнатной температуре, так и при 3—5° (имитация зимовки). Особенно высокие темпы размножения боррелий отмечены при содержании клещей в условиях суточных перепадов температур. Почти все личинки или нимфы, получившие возбудителя при инфицирующем кормлении, сохраняют его после линьки (первая трансфазовая передача). Среди имаго клещей, зараженных на фазе личинки и накормленных на фазе нимфы на стерильных мышах (вторая трансфазовая передача), возбудителя сохранили не более 30 % зараженных особей.

В России в природных очагах болезни Лайма (БЛ) почти повсеместно отмечается высокая зараженность таежных клещей *Ixodes persulcatus* боррелиями *Borrelia burgdorferi* s. l. (до 50 % и более), значительно превышающая их зараженность вирусом клещевого энцефалита. Уровень трансовариальной передачи боррелий у иксодовых клещей, особенно у *I. persulcatus*, крайне мал. По некоторым данным у этого вида трансовариальная передача вообще отсутствует (Накао е. а., 1992). Поэтому высокая зараженность имаго может формироваться за счет высокой зараженности личинок и нимф при питании на инфицированных мелких млекопитающих, длительного сохранения боррелий в клещах и высоких коэффициентов трансфазовой передачи.

Известно, что для успешного развития боррелий и сохранения вирулентности необходима смена условий их существования: от организма теплокровного хозяина к организму клеща с более низкими, нестабильными температурами (Балашов, 1995, и др.). Температуры, при которых боррелий содержат в культуре или при которых они обитают в позвоночном хозяине, неблагоприятны для них, когда они находятся в клеще. При содержании напивавшихся на зараженных мышах личинок *I. scapularis* при 33° (оптимальная температура для культивирования) после линьки зараженными оказались 10 % нимф, при 37° — 0, тогда как при 27° — 100 % (Shih е. а., 1995).

Боррелии сохраняются в клещах во время зимовки, но по некоторым данным зараженность клещей за этот период существенно снижается — иногда вплоть до полного исчезновения. Например, зараженность нимф *I. ricinus* снизилась с 14.4 % в августе до 0 % — в январе (Doby е. а., 1995). Активация клещей начинается рано весной с появлением первых проталин. Нижний порог активности для имаго *I. scapularis* составил 4° (Duffy е. а., 1994), для *I. persulcatus* — 0.3—1° (Таежный клещ, 1985). Активировавшиеся клещи способны прицепиться к хозяину даже при отрицательной температуре. Данные о судьбе боррелий в клещах в этот ответственный для эпизоотического процесса период практически отсутствуют. Обычно изучали изменения зараженности голодных клещей в более поздние отрезки сезона активности или во время и сразу после питания.

В связи с этим мы поставили задачу: выяснить характер изменений численности боррелий в клещах в эксперименте, имитирующем температурные условия обитания клещей, в том числе и зимовку.

Трансфазовая передача боррелий установлена у всех основных переносчиков болезни Лайма. Однако эффективность ее, по данным разных авторов, колеблется в очень больших пределах (Васильева, Наумов, 1996). Для иксодовых клещей вообще характерна исключительная способность к трансфазовой передаче широкого круга возбудителей, но 100 %-ная передача происходит редко. Линька клещей служит критическим периодом для обитающих в них возбудителей (Балашов, 1995). В литературе отмечается неблагоприятное воздействие на боррелий личиночных гормонов и существенное падение обилия боррелий в клещах при линьке, вплоть до полного исчезновения (Burgdorfer, 1984; Piesman *et al.*, 1990). По другим данным, размножение боррелий не прерывается в период подготовки к линькам (Балашов и др., 1997). Большое значение для успешного осуществления трансфазовой передачи придается величине инфицирующей дозы (Балашов, 1995).

Вторая задача настоящей работы — оценить влияние на эффективность трансфазовой передачи боррелий сроков заражения, т. е. сравнить уровни первой и второй после заражения трансфазовых передач. Здесь и далее трансфазовую передачу непосредственно после заражающего кормления личинок или нимф мы называем первой, а передачу на этапе нимфа—имаго после заражающего кормления личинок и питания нимф на стерильном животном — второй.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения темпов размножения боррелий в клещах (опыт 1) использована однородная партия личинок *I. persulcatus* одного происхождения, возраста, содержавшаяся в одинаковых условиях. Личинок получили из кладок природных самок из Жигулей, накормленных в лаборатории на ежах (*Erinaceus europaeus* L.). Около 1000 личинок было накормлено на 5 беспородных белых мышах, за месяц до этого зараженных подкожно в область поясницы суспензией таежных клещей из Московской обл. Заражающая доза — 2400 клеток *B. burgdorferi* s. l. на 1 мыш. Заражающую дозу определяли следующим образом. $\frac{1}{6}$ часть заражающей суспензии помещали под покровное стекло и в темном поле подсчитывали x — число боррелий на 100 полей зрения (просматривали 250 полей). 100 полей зрения составляли 0.04 части поверхности покровного стекла. Следовательно, в $\frac{1}{6}$ части инокулята находилось $25x$ боррелей, а в полном объеме — $6 \times 25x$, или $150x$. С момента отпадения до линьки личинок содержали в садке при 25° .

После линьки нимфы в течение 40 дней находились при комнатной температуре $18\text{--}21^\circ$. В дальнейшем были использованы 4 варианта температурного режима: 1-й вариант — для выяснения влияния пониженной температуры на уровень зараженности садки с клещами держали в холодильнике при $3\text{--}5^\circ$ (имитация зимовки) до конца эксперимента (в течение 6 мес.), 2-й вариант — после 2 мес. «зимовки» часть клещей переведена в условия комнатной температуры также до конца эксперимента. 3-й и 4-й варианты — после 5-месячной «зимовки» две группы клещей на 1 мес. переведены в условия с комнатной температурой, причем одна находилась в стабильном температурном режиме, а другую — ежедневно на ночь (на 8 ч) помещали в холодильник (имитация суточных перепадов температуры). В ходе более чем 7-месячного опыта нимф исследовали каждые 30—60 дней на наличие боррелий (по 30—32 особи в каждой пробе).

Для сравнения использованы результаты исследования в два срока 4 партий имаго таежных клещей, собранных одновременно в июне в природных условиях Западного Саяна. Часть клещей из каждой партии просмотрели в течение 1—2 дней после сбора, другую часть — через 4 мес., в октябре (по 26—64 клеща в пробе). Все время до второго просмотра клещей хранили в холодильнике.

Кроме того, в течение 30—40 дней в несколько сроков определяли зараженность имаго сразу после сбора в одном и том же месте на двух участках лесов Западного Саяна.

Для оценки интенсивности трансфазовой передачи боррелий (опыт 2) сравнивали уровень зараженности имаго при заражении на фазе личинки и на фазе нимфы. В первом варианте 39 нимф, зараженных на фазе личинки (из опыта 1), после 2 мес. «зимовки» накормили на стерильных белых мышах. Во втором варианте стерильных нимф (9 партий по 12—20 особей) кормили на инфицированных белых мышах. Напивавшихся нимф до линьки содержали при комнатной температуре. Зараженность имаго определяли в течение месяца после линьки.

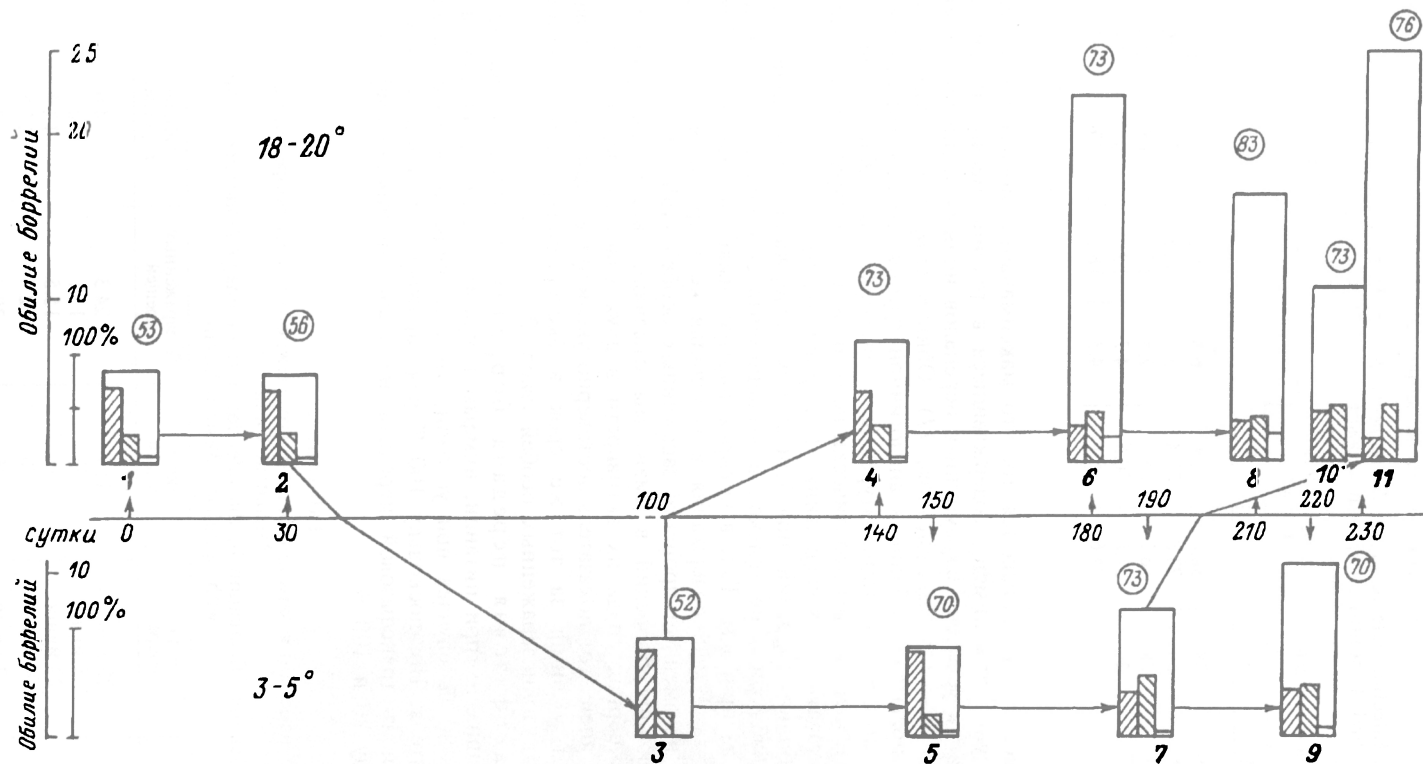
Препараты из клещей для просмотра в темном поле микроскопа готовили, раздавливая целых нимф или кишечник имаго на предметном стекле в капле физиологического раствора. Норма просмотра одного препарата составила 100 полей зрения. Если боррелий при этом не обнаруживали, норму увеличивали до 250 полей.

Зараженность клещей оценивали по двум показателям: 1) процент зараженных особей и 2) обилие боррелий в зараженных клещах — число боррелий на 100 полей зрения. Поскольку обилие боррелий в клещах колеблется в очень широких пределах (по нашим данным, до 2500 микробных тел на 100 полей зрения), рассчитывали среднюю геометрическую.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Опыт 1. Размножения боррелий в клещах. Сразу после линьки доля зараженных нимф составила около 50 % и почти не менялась в течение 100 сут (51.6 ± 9 — 56.3 ± 8.8 % в партиях 1—3, см. рисунок). На 140—150-е сутки зараженность нимф увеличилась до 70—73 % и дальше практически не менялась вплоть до конца эксперимента (70—83 %, различия между крайними вариантами недостоверны). На наш взгляд, данные за этот период отражают истинную зараженность нимф — около 75 %. Более низкие показатели зараженности нимф в первые месяцы после линьки, возможно, объясняются трудностью обнаружения спирохет из-за большого количества полупереваренных пищевых остатков в кишечнике нимф. Выявление более высоких показателей зараженности совпадает со значительным уменьшением количества этих остатков. С другой стороны, весьма вероятно, что увеличение зараженности связано с улучшением выявляемости боррелий в результате их размножения.

Обилие боррелий в клещах первые 100 дней после линьки также оставалось постоянным (см. рисунок) и довольно низким. У основной части зараженных нимф (64—79 %) оно не превышало 10 на 100 полей зрения. Высокое обилие спирохет (более 51 на 100 полей зрения) отмечено у 0—6 % особей. Максимальное число спирохет составило 39—76 особей на 100 полей зрения. Нарастание обилия, как и доли зараженных особей, отмечено на 140-й день, но только в партии, содержащейся после 2-месячной «зимовки» при комнатной температуре. У клещей в холодильнике этот процесс начался позже: нарастание обилия боррелий отмечено на 190-й день опыта (150-й день от начала «зимовки»). В отличие от зараженности, нарастание обилия боррелий не прекращалось до конца опыта, но у клещей в холодильнике шло менее интенсивно. Доля высокзараженных особей к концу опыта увеличилась до 23—24 % при комнатной температуре и до 9 % — у клещей, содержащихся в холодильнике. Доля низкзараженных особей соответственно упала до 32—36 % при комнатной температуре и до 41—43 % — в холодильнике. Максимальное число спирохет достигло 91—107 при комнатной температуре и 52—248 на 100 полей зрения — в холодильнике. Небольшое снижение обилия спирохет к 210-му дню в партии, содержащейся при комнатной температуре, возможно, случайно и объясняется относительно малым размером выборки.



Размножение боррелий в нимфах таежного клеща при содержании в разных температурных условиях.

Полужирные числа — номера проб; числа в кружках — процент зараженных клещей в пробе; числа по линии — время взятия пробы (в сутках от момента линьки); светлые столбики — среднее обилие боррелий в зараженных клещах (шкала слева); заштрихованные столбики внутри светлых: слева — доля клещей с обилием боррелий до 10 на 100 полей зрения (в %), средний — с обилием от 11 до 50, справа — с обилием более 51 боррелии на 100 полей зрения (шкала справа).

Development of borreliae in nymphs of the taiga tick in different temperature conditions.

Таблица 1
Зараженность имаго *Ixodes persulcatus* сразу после сбора (а) и после 4 месяцев хранения в холодильнике (б)

Table 1. Infection rate of imago *Ixodes persulcatus* right after collection (a) and 4 months later, with deposition in refrigerator (b)

Участок	Число клещей		% зараженных клещей		Обилие боррелий			
					среднее		максимальное	
	а	б	а	б	а	б	а	б
1	26	38	30.8	31.6	6.5	9.3	378	157
2	26	64	23.8	23.4	3	32.8	21	536
3	31	28	16.1	25	2.8	17.7	8	208
4	47	44	27.6	20.5	4.7	12.5	93	289
В среднем			24.6	25.1	4.3	18.1	49	267

Весьма интересным представляется то, что максимальные показатели из всех исследованных групп дали нимфы, содержавшиеся в течение месяца после 160-дневной «зимовки» в условиях ежесуточных перепадов ночных и дневных температур от 3—5 до 18—20° (см. рисунок, 11). Обилие спирохет в этих клещах более чем вдвое превысило обилие в аналогичной группе, содержавшейся месяц при стабильной комнатной температуре (см. рисунок, 10). Характерно, что зараженность последней группы практически не отличалась от зараженности нимф, продолжавших оставаться в холодильнике (см. рисунок, 9).

Увеличение обилия боррелий при длительном содержании при пониженной температуре мы наблюдали не только на экспериментально зараженных клещах, но и на клещах из природы. Так, в четырех партиях имаго из Западного Саяна обилие боррелий за 4 мес. содержания в холодильнике возросло в 1.5—11 раз при практически неизменном проценте зараженных особей (табл. 1).

Возрастание обилия боррелий в имаго мы отмечали также при повторных сборах клещей в период спада их активности в двух участках лесов Западного Саяна. За 30—40 дней этот показатель достоверно увеличился (примерно в 4 раза) чуть больше, чем у нимф за тот же срок в эксперименте, при отсутствии достоверного роста доли зараженных особей (табл. 2).

Опыт 2. Трансфазовая передача боррелий. Передача боррелий от личинок, получивших их при питании, нимфам в наших опытах происходила не менее чем в 70—80 % случаев при условии, что все личинки в ходе питания получили возбудителя. Но, поскольку 100 %-ная заражаемость личинок необязательна, коэффициент трансфазовой передачи на этапе личинка—нимфа может быть выше (между 80 и 100 %).

Таблица 2
Сезонные изменения зараженности имаго таежного клеща боррелиями, Западный Саян

Table 2. Seasonal fluctuation in the infection rate of imago *Ixodes persulcatus* with borreliae, Western Sayan

Участок	Дата сбора	Число клещей	% зараженных клещей	Обилие боррелий
Подтайга	26 мая	115	24.3	4.6
	5 июня	53	15.1	10.8
	22 июня	71	15.5	12.7
	4 июля	76	22.4	17.8
Южная тайга	2 июня	76	30.3	7.8
	18 июня	76	47.4	8.9
	5 июля	76	27.1	33

Таблица 3

Зараженность имаго *Ixodes persulcatus*, получивших боррелий от нимф, накормленных на инфицированных белых мышах

Table 3. Infection rate of imago *Ixodes persulcatus*, which received borreliae from nymphs fed on the infected mouse

Но- мер пар- тии	Число клещей		Процент зараженных клещей			Обилие боррелий				t*
						максимальное		среднее		
	самки	самцы	самки	самцы	в сред- нем	самки	самцы	самки	самцы	
1	14	6	21	33	27	9	52	8	6	н.д.
2	9	5	56	40	48	24	62	7	11	н.д.
3	5	11	100	64	82	57	77	16	25	н.д.
4	12	7	100	86	93	256	68	40	33	н.д.
5	5	7	100	86	93	43	171	19	27	н.д.
6	10	10	90	90	90	180	70	32	23	н.д.
7	11	6	100	100	100	39	62	10	15	н.д.
8	10	7	100	100	100	83	28	33	6	<0.01
9	9	10	100	100	100	517	111	45	17	<0.05

Примечание. * Достоверность различия среднего обилия боррелий у самцов и самок; рассчитана по критерию U (Вилкоксона—Манна—Уитни).

Кормление зараженных нимф (из опыта 1) на стерильных мышах и определение зараженности вылинявших из них имаго выявило значительное падение зараженности. Сразу после линьки боррелии обнаружены у 15.4 % имаго, что составляет примерно 30 % от уровня зараженности нимф сразу после линьки (53.3 % — опыт 1). Средние показатели обилия спирохет в имаго по сравнению с нимфами упали с 5.6 до 3.5, максимальные — с 76 до 17. Истинная зараженность нимф в опыте 1 составила примерно 75 % — в 1.5 раза выше, чем определенная сразу после линьки. Экстраполяция этих данных на имаго позволяет предположить, что их истинная зараженность не превысит 25 %.

Коэффициент трансфазовой передачи боррелий взрослым клещам при инфицирующем кормлении нимф значительно выше. Из 9 партий имаго, полученных от таких нимф, в 2 зараженность клещей составила 27—48 %, в 4 — 82—93, в 3 — по 100 % (табл. 3). Несколько выше в ряде случаев была зараженность самок, но различия эти нестабильны и, как правило, недостоверны, возможно, из-за малой репрезентативности выборок. Полученные результаты позволяют предположить, что коэффициент передачи боррелий от нимф, заразившихся при питании, половозрелым клещам близок к 100 %, а более низкие показатели зараженности имаго вызваны менее чем 100 %-ной заражаемостью нимф при питании на некоторых инфицированных животных. Важно также, что обилие боррелий в этих имаго на порядок выше, чем в имаго, получивших возбудителя от личинок.

Таким образом, коэффициент первой после инфицирования трансфазовой передачи боррелий очень высок, и, возможно, близок к 100 %. Коэффициент второй трансфазовой передачи значительно ниже и в эксперименте составил около 30 %. Имеющиеся в литературе данные соответствуют выявленному нами соотношению 1-й и 2-й трансфазовых передач. Отмечались 100 %-ная зараженность нимф *I. scapularis*, вылинявших из экспериментально зараженных личинок (Piesman e. a., 1988), и 10-кратное падение зараженности имаго таежного клеща, полученных после кормления на маловосприимчивых лабораторных животных зараженных нимф, собранных в природе, по сравнению с имаго из того же очага — 4 и 38.2—43.6 % соответственно (Коренберг, 1988).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных экспериментов позволили установить или подтвердить несколько очень важных свойств боррелий, определяющих высокую зараженность их специфических переносчиков — таежных клещей: 1) способность боррелий длительно существовать и размножаться в организме клеща; 2) низкие темпы размножения в первые месяцы после линьки; 3) способность размножаться в клещах при низких положительных температурах; 4) особенно высокие темпы размножения при суточных колебаниях температуры; 5) очень высокие (до 100 %) коэффициенты первой после заражения трансфазовой передачи и умеренный (около 30 %) коэффициент второй после заражения трансфазовой передачи.

Перечисленные свойства позволяют следующим образом представить жизнь той части популяции возбудителя БЛ, которая обитает в организме клещей.

В природе массовая линька личинок происходит в августе—сентябре, нимф — почти на месяц позже. Со времени линьки до становления зимы проходит 2—3 мес. Согласно нашим данным в первое время после линьки размножения боррелий практически не происходит или оно идет на очень низком уровне. В зимний период, особенно в северных и центральных частях ареала, таежные клещи находятся при отрицательных температурах, когда размножение боррелий невозможно. Активация имаго начинается рано весной — по первым проталинам, но растягивается, по разным данным, на 1.5—3 мес. Массовая активация нимф приходится на середину мая—начало июня (Таежный клещ, 1985).

Благодаря способности боррелий размножаться при низких положительных температурах интенсивное их размножение в имаго начинается, по всей вероятности, сразу после оттаивания почвы и активации первых особей, примерно за месяц до сезонного пика активности. Высокие темпы размножения боррелий при перепадах положительной температуры приводят к тому, что к пику активности имаго обилие боррелий в зараженных клещах многократно возрастает и рост этот продолжается, видимо, до конца сезонной активности при отсутствии изменений процента зараженных особей (табл. 2). Если допустить, что, чем выше численность боррелий в кишечнике клещей, тем выше вероятность их выхода за пределы кишечника, т. е. образование генерализованной инфекции, когда клещ становится инфекционным, это может иметь громадное эпидемиологическое значение, так как обычно от начала лета к осени существенно увеличивается посещаемость территории очагов населением.

У нимф период массовой активности и массового паразитирования наступает примерно на 2 мес. позже, чем активация и на месяц позже пика активности имаго. Следовательно, кратность увеличения численности боррелий к периоду массового паразитирования может быть существенно выше, чем у имаго. Это очень важно для запуска эпизоотического процесса в новом сезоне и быстрого роста его интенсивности, так как период массового паразитирования нимф сравнительно короток — обычно не более 2 мес., а мелкие млекопитающие становятся инфекционными для клещей не сразу, а через 2—3 недели после заражения и позже. Период паразитирования личинок примерно совпадает с периодом паразитирования нимф. Соответственно они находятся примерно в одинаковых условиях для заражения боррелиями.

Личинки и нимфы таежного клеща высоковосприимчивы к заражению боррелиями. Полученная нами 80—100 %-ная заражаемость нимф при питании на мыши в 7 случаях из 9 (табл. 3), видимо, обычное явление. Заражаемость личинок также очень высока, хотя может быть несколько ниже, чем у нимф из-за меньшего объема выпиваемой крови и соответственно меньшей заражающей дозы.

Первая после заражения трансфазовая передача боррелий как у личинок, так и нимф осуществляется в большинстве случаев, видимо, почти в 100 %. Но значение трансфазовой передачи у личинок и у нимф для развития эпизоотического процесса различно. Боррелии, перешедшие от заразившейся при питании нимфы

к имаго, оказываются в тупике, так как крупные животные — хозяева взрослых клещей, скорее всего, не участвуют в циркуляции возбудителя, а трансвариальная передача боррелий не характерна для таежных клещей. Но передача боррелий от нимф к имаго и дальнейшее размножение возбудителя в клещах очень важно для развития эпидемического процесса.

Боррелии, перешедшие от заразившейся личинки к нимфе, имеют другую судьбу. Они не оказывают прямого воздействия на эпидемический процесс, так как нимфы таежного клеща практически не нападают на человека (нимфы *I. ricinus* и *I. scapularis*, напротив, часто нападают на человека и существенно влияют на эпидемический процесс). Но зато нимфы служат единственным нетупиковым хранителем возбудителя в межэпизоотический период (осень и зима), обеспечивают запуск эпизоотического процесса в новом сезоне и определяют его интенсивность, а следовательно, и зараженность будущих имаго. Роль мелких млекопитающих в сохранении боррелий до нового эпидсезона также может быть значительной благодаря пожизненному носительству ими возбудителя, но оценка этого явления выходит за рамки настоящей статьи.

Роль второй после заражения трансфазовой передачи, видимо, невелика: лишь около 30 % зараженных на фазе личинки нимф передают боррелий взрослым клещам после питания на стерильных животных или эта доля может быть еще ниже (см. обзор: Васильева, Наумов, 1996). При этом заметно падает и обилие боррелий в клещах. Таким образом, заражение клещей боррелиями только на фазе личинки вносит сравнительно небольшую лепту в интенсивность эпидемического процесса.

Причины различия эффективности 1-й и 2-й трансфазовых передач, видимо, во многом связаны со спецификой линьки иксодид и локализации в них боррелий. Боррелии, поступившие с кровью хозяина в средний отдел кишечника, остаются там, как правило, до следующего питания (De Boer *et al.*, 1993). Гистологическими исследованиями показано, что у голодных таежных клещей основная часть боррелий сосредоточена в центральном отделе средней кишки (Балашов и др., 1997). Именно этот отдел кишечника, а также нервная система и мальпигиевы сосуды, подвержены минимальным преобразованиям при линьке по сравнению с другими органами клеща (Балашов, 1967), в том числе и слюнными железами. Это обуславливает осуществление трансфазовой передачи в большинстве случаев. С началом следующего питания боррелии выходят в полость тела и при второй линьке сохраняются, вероятнее всего, лишь те из них, которые остались в кишечнике, а также, возможно, те, которые попали в нервный ганглий или мальпигиевы сосуды. Уровень трансфазовой передачи может также снижаться из-за уменьшения количества боррелий в кишечнике в результате дефекации во время второго питания (Gern, Lebet, 1996), хотя в какой-то мере эти потери могут компенсироваться получением боррелий от питающихся рядом зараженных особей (Алексеев, 1993; Gern, Lebet, 1996). Низкая эффективность второй трансфазовой передачи говорит о малой результативности этого способа заражения клещей.

Изложенные выше соображения о судьбе боррелий в клещах относятся к центральному и северным частям ареала таежного клеща и БЛ. Полученные данные свидетельствуют о высокой степени адаптации боррелий к таежному клещу и о менее жестких требованиях к сумме тепла у возбудителя, нежели переносчика. Это позволяет очагам БЛ существовать на самых северных пределах ареала таежного клеща. В южных частях ареала таежного клеща, где становление зимы отмечается позже, а в течение зимы нередко оттепели и непостоянен снеговой покров, возможно размножение боррелий и в зимний период — до начала активации клещей. В этом случае обилие боррелий в клещах к началу эпидсезона может быть более высоким, чем в центральных и северных районах. Если справедливо высказанное выше предположение о том, что при высокой численности боррелий в кишечнике клеща выше вероятность образования генерализованной инфекции, то укус клеща в южных частях ареала может быть более опасен

для человека, чем в центральных и северных, при условии равной патогенности северных и южных популяций возбудителей.

Выше было показано, что эпидемиологическую ситуацию в очаге в наибольшей степени определяют условия и интенсивность заражения нимф, нежели личинок. Известно, что за прокормление личинок в наибольшей степени ответственны мелкие млекопитающие. Нимфы в некоторых ландшафтах или в некоторые годы в значительном числе могут прокармливаются на птицах (Таежный клещ, 1985). В этих случаях роль птиц в заражении имаго серьезно возрастает и при наличии в очаге «орнитофильных» видов возбудителей (например, *B. garinii*) они могут получить определенное преимущество в циркуляции.

При прокармливании личинок и нимф преимущественно на мелких млекопитающих направление отбора штаммов боррелий в разные годы может существенно меняться, если разные штаммы по-разному адаптированы к разным видам мелких млекопитающих, как это показано для вируса клещевого энцефалита (Гутова, Наумов, 1987). В этом случае свойства популяции возбудителя в *n* году будут существенно зависеть от доминирования тех или иных видов зверьков в *n-1* году и в меньшей степени в *n-2* и в *n-3* годах.

Работа выполнена при поддержке программы «Интеграция», грант № 2.1—362 «Медико-биологический центр: Биология возбудителя и клиника болезни Лайма».

Список литературы

- Алексеев А. Н. Система клещ—возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб., 1993. 204 с.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., 1967. 320 с.
- Балашов Ю. С. Взаимоотношения иксодовых клещей (Ixodoidea) с возбудителями трансмиссивных инфекций позвоночных животных // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 5. С. 337—352.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Х. Локализация боррелий в организме клеща *Ixodes persulcatus* на разных стадиях развития // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 97—103.
- Васильева И. С., Наумов Р. Л. Паразитарная система болезни Лайма, состояние вопроса. Сообщ. 1. Возбудители и переносчики // *Acarina*. 1996. Т. 4, № 1—2. С. 53—75.
- Гутова В. П., Наумов Р. Л. Серологическая характеристика населения мелких млекопитающих в очаге клещевого энцефалита в Западном Саяне и возможность оценки интенсивности эпизоотии по этим данным // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, № 2. С. 12—17.
- Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Ковалевский Ю. В. и др. Передача *Borrelia burgdorferi* от нимф к имаго *Ixodes persulcatus* Schulze // ДАН СССР. 1988. Т. 302, № 3. С. 759—760.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (*Acarina*, *Ixodidae*). Л., 1985. 416 с.
- Burgdorfer W. Discovery of the Lyme disease spirochete and its relation to tick vectors // *Yale J. Biol. and Med.* 1984. Vol. 57. P. 515—520.
- De Boer R., Van Den Bogaard A. E. J. M. Removal of attached nymphs and adults of *Ixodes ricinus* (*Acari: Ixodidae*) // *J. Med. Entomol.* 1993. Vol. 30, N 4. P. 748—752.
- Doby J. M., Bigaigon G., Doby-Dubois M. Risque de contamination par *Borrelia burgdorferi* s.l. en milieu forestier. Suivi pendant 13 mois de l'abondance de la tique *Ixodes ricinus* et de son niveau d'infestation par l'agent de la borreliose de Lyme en Bretagne // *Bull. Soc. Pathol. Exot.* 1995. Vol. 88, N 1. P. 61—64.

- Duffy D. C., Campbell S. R. Ambient air temperature as a predictor of activity of adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1994. Vol. 31, N 1. P. 178—180.
- Gern L., Lebet N. Development of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus* during blood meal: loss of borreliae and reinfection from the host // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco; California: Abstracts, 1996. P. 37.
- Nakao M., Miyamoto K. Negative finding in detection of transovarial transmission in Japanese ixodid ticks, *Ixodes persulcatus* and *Ixodes ovatus* // Jap. J. Sanit. Zool. 1992. Vol. 43, N 4. P. 343—345.
- Piesman J., Sinsky R. Ability of *Ixodes scapularis*, *Dermacentor variabilis* and *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) to acquire, maintain and transmit Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) // J. Med. Entomol. 1988. Vol. 25, N 5. P. 336—339.
- Piesman J., Oliver J. R., Sinsky R. Y. Growth kinetics of the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*) in vector ticks // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1990. Vol. 42. P. 352—357.
- Shih C. M., Telford S. R., Spielman A. Effect of ambient temperature on competence of deer ticks as hosts for Lyme disease spirochetes // J. Clin. Microbiol. 1995. Vol. 33, N 4. P. 958—961.

ИМПитМ им. Е. И. Марциновского,
Москва, 119435

Поступила 30.12.1997

REPRODUCTION OF THE LYME DISEASE SPIROCHETE BORRELIA BURGDORFERI S. L. IN THE TAIGA TICK IXODES PERSULCATUS

R. L. Naumov, I. S. Vasilieva, V. P. Gutova, A. S. Ershova

Key words: Lyme disease, *Ixodes persulcatus*, *Borrelia burgdorferi*, reproduction of borrelia.

SUMMARY

An increase of the number of *Borrelia burgdorferi* s. l. in nymphs was observed 3—4 months later the moulting and during the following 4—5 months. The percent of infected ticks remained unchanged. The reproduction of spirochete was going not only at a room temperature, but also at a lower temperature, 3—5° (imitation of hibernation conditios). An increase of the spirochete density was especially well marked, when the ticks were maintained under fluctuated daily conditions. We have foud out the difference in the transphase transmission. Almost all larvae and nymphs infected by a bloodsucking retained spirochetes after moulting (the first transphase transmission). When the nymphs infected at larval stage were fed on an uninfected mouse, only 30 % of imago ticks retained the spirochetes (the second transphase transmission).