

УДК 576.8

О ТИПАХ ПАРАЗИТИЗМА ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

© 2019 г. С. А. Леонович*

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург 199034, Россия
* e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 23.05.2019 г.

После доработки 17.07.2019 г.

Принята к публикации 28.08.2019 г.

Критическое рассмотрение широко распространенных в литературе терминов «пастбищный тип паразитизма» и «гнездово-норовый тип паразитизма» заставляет отказаться от их использования. Все иксодовые клещи характеризуются одним и тем же типом паразитизма, они принадлежат к группе временных эктопаразитов с длительным питанием (Балашов, 2009). Среди этих паразитов, по типу местообитания непаразитических стадий развития, можно выделить экологические группировки нидобионтов (обитателей нор и убежищ) и немобионтов (клещей на непаразитических стадиях развития, обитающих вне нор или убежищ).

Ключевые слова: иксодовые клещи, тип паразитизма, Ixodidae.

DOI: 10.1134/S0031184719050053

Паразитизм – широко распространенное явление в живой природе; наибольшее число паразитических видов в царстве животных зарегистрировано среди простейших, гельминтов и членистоногих (Чайка, 1998; Балашов, 2009; Медведев, 2017). Различные определения паразитизма в разных группах животных многочисленны, и обсуждение этих определений не входит в цели настоящей публикации. Обзор и анализ различных терминов, касающихся паразитов и паразитизма членистоногих, содержится в работах Чайки (1998) и Балашова (2009), к которым автор и отсылает читателей. Предлагаемая публикация касается исключительно паразитологических терминов, которые используются специалистами, исследующими иксодовых клещей, важной в практическом отношении группы членистоногих – переносчиков множества опасных трансмиссивных заболеваний человека и животных.

В современной литературе, посвященной иксодовым клещам, широко распространены термины, описывающие паразито-хозяйинные отношения иксодовых клещей как тот или иной тип паразитизма. Наиболее распространенными являются термины «гнездово-норовый паразитизм» и «пастбищный паразитизм». Термины эти были введены в науку Беклемишевым (1945, 1951, 1954) и прочно укоренились. Беклемишев предложил классифицировать типы паразитизма по обитанию клещей на непаразити-

ческих стадиях развития, выделив клещей, обитающих на этой стадии в норах или на пастбище.

Согласно этой классификации, к гнездово-норовым паразитам относятся виды клещей, нападающие на хозяина и отпадающие от него для линьки или яйцекладки, в постоянных убежищах (гнездах или норах), а к пастбищным паразитам – те виды, у которых указанные процессы происходят на пастбище, под которым (Беклемишев (1945, 1951, 1954) понимал всю территорию, находящуюся вне постоянного убежища хозяина (не место, где пасутся сельскохозяйственные животные, а вся внешняя среда, за исключением гнезда или норы).

В дальнейшем классификацию Беклемишева уточняли. Так, Бердыев (1974) предложил дополнить гнездово-норовый и пастбищно-подстерегающий типы паразитизма еще двумя: пастбищно-норовым и стойлово-пастбищным (синантропным). Эти «дополнительные» типы паразитизма отражают тот факт, что на разных фазах развития клещи могут менять тип паразитизма (например, личинки и нимфы *Hyalomma asiaticum* Schulze and Schlottke, 1930 обитают в норах песчанок, а взрослые клещи нападают на прокормителей на пастбище (Бердыев, 1972), а также то, что прокормители клещей из числа «пастбищных» паразитов довольно длительное время проводят в условиях стойлового содержания (Бердыев, 1974).

Классификация типов паразитизма В.Н. Беклемишева продолжает использоваться в отечественной литературе до настоящего времени. Можно привести несколько случайно выбранных примеров.

«Широкое распространение гнездово-норового паразитизма в роде *Ixodes*, вероятно, вторично, хотя и очень древнего происхождения. Ему должна была предшествовать стадия пастбищного паразитизма, обеспечившая выработку „жизненной формы“ иксодового клеща как кровососа с чередованием стадий многодневного питания и еще более продолжительного свободного существования.» (Энцефалит.ру, 2019)

«Несмотря на то, что клещи с гнездово-норовым типом паразитизма на людей не нападают, но участвуют в циркуляции некоторых инфекций в природных очагах и могут иметь эпизоотологическое значение.» (Жорнеев и др., 2018)

«Своеобразным примером перехода от пастбищного к гнездово-норовому типу паразитизма является единственный в Беларуси представитель подрода *Exopalpiger* Schulze – *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895.» (Бычкова и др., 2015, стр. 11)

«Фауна иксодид, связанных с мелкими млекопитающими, представлена в Западной Сибири тремя видами клещей с пастбищным типом паразитизма...» (Малькова, 2009)

Такие примеры не единичны. Однако, несмотря на продолжающееся использование, в настоящее время термины «пастбищный тип паразитизма» и «гнездово-норовый тип паразитизма» представляются не просто устаревшими, но ошибочными. Не может паразитизм быть пастбищным или гнездово-норовым – это означало бы, что паразит паразитирует на пастбище или на гнезде, а не на позвоночном хозяине. Примерно то же самое, что чердачный тип паразитизма или подвальный тип паразитизма.

Настоящий гнездовый паразитизм встречается у птиц, которые подкладывают яйца в гнезда хозяев – в этом случае, действительно, объектом паразитизма служит не птица, в гнездо которой откладывается яйцо, а именно ее гнездо (подробнее см. Yamauchi, 1995).

Согласно классификации Балашова (Balashov, 2006; Балашов, 2009), которую автор разделяет, все иксодовые клещи являются временными эктопаразитами с длительным

питанием, вне зависимости от того, где они проводят непаразитическую часть жизни – в гнезде или вне гнезда. Т.е. тип паразитизма у всех без исключения иксодовых клещей одинаков. Вместе с тем характер обитания клещей на непаразитических стадиях развития играет огромную роль в жизненном цикле этих клещей. Это и послужило основой выделения разных типов паразитизма, которые, по сути, типами паразитизма не являются. Так, у клещей с так называемым пастбищным типом паразитизма отпадение напитавшихся личинок, нимф и взрослых клещей происходит исключительно на пастбище (Бердыев, 1972, 1974). Там же, вне гнезда, в лесной постилке, протекает диапауза (Белозеров, 1981).

В зарубежной литературе среди иксодовых клещей выделяют нидиколов, обитателей нор, противопоставляя им всех остальных. Эти группы обозначают как клещи-нидиколы (nidicolous ticks) и клещи не-нидиколы (non-nidicolous ticks) (Buczek et al., 2006; Gray et al., 2014; Randolph, 2014). Нидиколы обитают в гнездах, норах, пещерах и других укрытиях хозяев. Среди них выделяют «эндофильных нидиколов» (endophilous nidicoles), обитающих непосредственно в гнездах и норах, и «нидиколов-убежищников» (harborage nidicoles), обитающих в укрытиях возле гнезд и нор хозяев (Buczek et al., 2006; Gray et al., 2014).

Термин «нидикол» широко распространен в энтомологической литературе. Этим термином обозначают постоянных обитателей гнезд и нор, вне зависимости от типа питания: среди членистоногих-нидиколов встречаются кровососы, хищники, схизофаги и другие постоянные обитатели нор с различными типами питания (см. обзор Климова и др., 1970).

Однако, в отличие от истинных нидиколов, клещи с так называемым «гнездово-норовым типом паразитизма» вовсе не проводят паразитическую часть своего жизненного цикла в гнезде или норе, но только на хозяине. Это касается как эндофильных нидиколов (endophilous nidicoles), так и нидиколов-убежищников (harborage nidicoles).

Адаптации к обитанию в норе или гнезде оказывают значительное воздействие на жизненный цикл паразита, но не превращают его в «гнездово-норового» паразита.

Например, в экспериментах с клещом *Ixodes arboricola* Schulze et Schlottko, 1929, паразитом птиц-дуплогнездников, личинки и нимфы в обычных условиях находились на хозяине (большой синице *Parus major* L., 1758) в течение 5 суток. Если в условиях эксперимента птицу лишали возможности посетить дуплянку, клещи оставались на птице все время, которое она находилась вне дуплянки (до 14 суток); отпадение напитавшихся клещей с хозяина происходило только в дуплянке (White et al., 2012). По терминологии автора, клещ *I. arboricola* относится к нидиколам, но, согласно результатам исследований, представленным в статье, видно, что это не так. Именно на паразитической стадии клещи находятся на хозяине и с гнездом (дуплянкой) никак не связаны. В то же время, отпадение происходит только в гнезде, что показывает тесную связь паразитов с гнездово-норовым характером обитания хозяина (White et al., 2012; Kocianova et al., 2017).

Для таких видов (с так называемым «гнездово-норовым типом паразитизма») я предлагаю использовать термин нидобионты – этим термином обозначаются виды, которые на непаразитических стадиях развития обитают в норе или гнезде, но не проводят там всю жизнь, в отличие от истинных нидиколов (таких, например, как многие виды гамазовых клещей-схизофагов, хищников или кровососов (Климова и др., 1970). Нидобионт обитает в гнезде или норе только на непаразитических стадиях развития,

а на паразитических фазах развития постоянно обитает на покровах хозяина, являясь временным эктопаразитом.

Для видов, которые проводят непаразитическую часть жизненного цикла вне гнезда, на «пастбище» (в понимании Беклемишева), я предлагаю использовать термин немобионты – от древнегреческого νέμος (nemos) (территория вне полиса, включающая сельскохозяйственный угоды, леса и луга, т. е. «пастбище» в смысле Беклемишева).

Таким образом, по типу паразитизма все иксодовые клещи – это временные эктопаразиты с длительным питанием, различающиеся по характеру приспособления к обитанию непаразитических стадий развития в норах (убежищах) или на пастбище (в смысле Беклемишева). Среди этих временных эктопаразитов можно выделить две большие экологические группировки – нидобионтов и немобионтов. От устаревших и неправильных терминов «пастбищный паразитизм» и «гнездово-норовый паразитизм» как от некорректных следует отказаться.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 358 с.
- Беклемишев В.Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **14** (1): 4–11.
- Беклемишев В.Н. 1951. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **20** (2): 151–160; (3): 233–241.
- Беклемишев В.Н. 1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **29** (1): 3–20.
- Белозеров В.Н. 1981. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция. Паразитологический сборник **30**: 22–46.
- Бердыев А. 1972. Продолжительность цикла развития *Hyalomma asiaticum asiaticum* Schulze et Schlotke в естественных биотопах. Паразитология **6** (1): 30–34.
- Бердыев А. 1974. Типы жизненных схем у иксодовых клещей (Parasitiformes, ixodidae). Паразитология **8** (3): 227–233.
- Бычкова Е.И., Федорова И.А., Якович М.М. 2015. Иксодовые клещи (Ixodidae) в условиях Беларуси. Минск, Беларуская наука, 191 с.
- Климова З.И., Борудский Е.В., Евсеева В.Е., Медведев С.И., Нельзина Е.Н., Сержанов О.С., Харитонов Д.Е.. 1970. Структура норových микробиоценозов большой песчанки в северных Кызылкумах. I. Таксономические и экологические группировки членистоногих, участвующие в формировании микробиоценозов. Паразитология **4** (5): 437–443.
- Корнеев М.Г., Поршаков А.М., Яковлев С.А. 2018. Первая находка иксодового клеща *Ixodes lividus* Koch, 1844 (Ixodidae) в Саратовской области. В кн.: Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Сб. науч. тр. под ред. В.В. Аникина (Саратов), вып. **15**: 4–5.
- Малькова М.Г., 2009. Зональные фаунистические комплексы и структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в Западной Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук, Новосибирск, 27 с.
- Медведев С.Г. 2017. Адаптации блох (Siphonaptera) к паразитизму. Паразитология **51** (4): 273–284.
- Чайка С.Ю. 1998. Паразитизм – существование организмов в составе паразитарных систем. Паразитология **32** (1): 3–10.
- Энцефалит.ру, 2019. Режим доступа: <http://encephalitis.ru> (8 апреля 2019).
- Balashov Yu.S. 2006. Types of parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. Entomological Review **86** (8): 957–971.
- Buczek A., Kubrak T., Sałata M., Bartosik K., Olszewski T., Stepien K. 2006. Biological features of non-nidicolous and nidicolous ticks (Acari: Ixodida). In: Arthropods. Epidemiological importance (Koliber, Lublin), pp. 55–65.
- Gray J.S., Estrada-Peña A., Vial L. 2014. Ecology of nidicolous ticks. In: Biology of ticks, vol. 2 (second edition) New York, Oxford University Press, pp. 39–61.
- Kocianova E., Tarageřová V.R., Harustiaková D., Špitalská E. 2017. Seasonal infestation of birds with immature stages of *Ixodes ricinus* and *Ixodes arboricola*. Ticks and Tick Borne Diseases **8** (3): 423–431. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ttbdis.2017.01.006>

- Randolf S.E. 2014. Ecology of non-nidicolous ticks. In: *Biology of ticks*, vol. 2 (second edition) New York, Oxford University Press, pp. 3–38.
- White J., Heylen D.J.A., Matthysen E. 2012. Adaptive timing of detachment in a tick parasitizing hole-nesting birds. *Parasitology* **139** (2): 264–270. <https://doi.org/10.1017/S0031182011001806>
- Yamauchi A. 1995. Theory of evolution of nest parasitism in birds. *The American Naturalist* **145** (3): 13–28.

TYPES OF PARASITISM OF HARD TICKS (IXODIDAE)

S. A. Leonovich

Keywords: types of parasitism, hard ticks, Ixodidae

SUMMARY

Used in the Russian literature terms “pasture type of parasitism” and “nest-burrow type of parasitism” are incorrect and must be avoided. All hard ticks are characterized by the same type of parasitism and represent the group of temporary ectoparasites with prolonged feeding (Balashov, 2009). By the type of habitat of non-parasitic developmental phases, all the ticks can be subdivided into two ecological groups. We suggest to name these groups as nidobionts (for ticks dwelling in nests and burrows at non-parasitic developmental phases) and nemobionts (for ticks at non-parasitic stages dwelling outside nests and burrows).