



УДК 576.895.42 + 576.856.5 + 599.32,33

## Паразитарная система *Ixodes persulcatus* (Ixodinae) – *Borrelia garinii* – мелкие млекопитающие на северо-западе России

Л.А. Григорьева<sup>1\*</sup>, О.А. Митева<sup>2</sup> и Е.П. Самойлова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: Ludmila.Grigoryeva@zin.ru

<sup>2</sup> Научно-исследовательский экспериментальный институт военной медицины.

Представлена 20 мая 2023; после доработки 1 апреля 2024; принята 11 апреля 2024.

### РЕЗЮМЕ

Исследованы взаимоотношения между членами паразитарной системы, образуемой таёжным клещем *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930) на преимагинальных фазах развития, *Borrelia garinii* и мелкими млекопитающими. Установлено, что трансвариальная передача *B. garinii* у таежного клеща отсутствует. В условиях природных биотопов северо-запада России мелкими млекопитающими, прокормителями преимагинальных стадий *Ixodes persulcatus* являются *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) (52–53%), *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (33–34%), *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811) (14%). Личинки и нимфы наиболее многочисленны на прокормителях в начале сезона, в мае и июне. В дальнейшем их численность снижается в 5–10 раз и может немного увеличиваться в сентябре. В популяциях до 31.9 % особей *M. glareolus* и 20.5% особей *A. uralensis* инфицированы *B. garinii*. Установлен агрегированный тип распределения личинок и нимф таежного клеща на прокормителях. Инфицирование основной части голодных личинок и нимф происходит в начале сезона активности после зимовки при питании на перезимовавших инфицированных прокормителях. Этот период является ключевым в циркуляции (обмене между переносчиками и резервуарными хозяевами) и сохранении *B. garinii* в природном очаге боррелиоза на северо-западе России. Вертикальная передача *B. garinii* возможна от напитавшихся в начале сезона личинок и нимф пережившим в августе-сентябре нимфам и взрослым клещам, соответственно. Горизонтальная передача возбудителя от мелких млекопитающих, особенно рыжей полевки, личинкам и нимфам и наоборот обеспечивает циркуляцию и сохранение *B. garinii* в природных очагах. Вопрос о сохранении возбудителя в зимующих преимагинальных стадиях клещей требует дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** *Borrelia garinii*, *Ixodes persulcatus*, мелкие млекопитающие

## Parasitic system *Ixodes persulcatus* (Ixodinae) – *Borrelia garinii* – small mammals in the northwest of Russia

L.A. Grigoryeva<sup>1</sup>, O.A. Miteva<sup>2</sup> and E.P. Samoylova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Ludmila.Grigoryeva@zin.ru

<sup>2</sup> Research Experimental Institute of Military Medicine, Saint Petersburg, Russia.

Submitted May 20, 2023; revised April 1, 2024; accepted April 11, 2024.

\* Автор-корреспондент / Corresponding author

**ABSTRACT**

Relationships between members of the parasitic system formed by the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930) at the preimaginal developmental stages, *Borrelia garinii* and small mammals were studied. Transovarial transmission of *B. garinii* in the taiga tick was not found. In natural biotopes of northwestern Russia, small mammals that were hosts of the preimaginal stages of *Ixodes persulcatus* included *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) (52–53%), *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (33–34%), and *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811) (14%). Larvae and nymphs were most numerous on hosts at the beginning of the season, in May and June. Subsequently, their number decreased by 5–10 times and slightly increased in September. In populations, up to 31.9% of *M. glareolus* individuals and 20.5% of *A. uralensis* individuals were infected with *B. garinii*. The aggregated type of distribution of taiga tick larvae and nymphs on hosts has been revealed. Infection of the main part of hungry larvae and nymphs occurred at the beginning of the activity season after wintering when feeding on overwintered infected hosts. This period is the key in circulation (exchange between vectors and reservoir hosts) and the preservation of *B. garinii* in the natural focus of borreliosis in northwestern Russia. Vertical transmission of *B. garinii* is possible from larvae and nymphs fed at the beginning of the season to nymphs and adult ticks that had molted in August–September, respectively. Horizontal transmission of the pathogen from small mammals, especially the bank vole, to larvae and nymphs, and vice versa, ensures the circulation and persistence of *B. garinii* in natural foci. The question of the preservation of the pathogen in overwintering preimaginal stages of ticks requires further research.

**Key words:** *Borrelia garinii*, *Ixodes persulcatus*, micromammalia

**ВВЕДЕНИЕ**

Болезнь Лайма (иксодовый клещевой боррелиоз, ИКБ) диагностирована более чем в 80 странах (Scott et al. 2017). Известные в настоящее время компетентные клещи переносчики возбудителя заболевания относятся к комплексу *Ixodes ricinus-persulcatus* (Filippova 1990; Tsao 2009). Переносчиками возбудителей болезни Лайма в умеренной зоне северного полушария могут быть клещи 17 видов рода *Ixodes* (Latreille, 1795) (Ogden et al. 2014). Группа спирохет *Borrelia burgdorferi* sensu lato, возбудители болезни Лайма, насчитывает более 23 признанных геновидов (Margos et al. 2011; Mongodin et al. 2013; Wang 2015; Pritt et al. 2016; Rudenko et al. 2016). Энзоотические циклы в Европе включают не менее 7 геновидов боррелий: *Borrelia afzelii*, *B. bavariensis*, *B. burgdorferi* s.st., *B. garinii*, *B. lusitaniae*, *B. spielmanii*, *B. valaisiana* (Gern 2009), которые могут передаваться *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (Ogden et al. 2014). Три геновида (*B. afzelii*, *B. bavariensis* и *B. garinii*) связывают с *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930) (Margos et al. 2011; Korenberg et al. 2013).

В пределах России находится значительная и большая часть мирового ареала ИКБ. *Ixodes persulcatus* – основной переносчик, который, наряду с *I. ricinus*, определяет распространение боррелиоза в России. *Borrelia garinii* и *B. afzelii* – широко распространенные геновиды, они опре-

деляют этиологию, эпидемиологию и клинику иксодовых клещевых боррелиозов в России. Зараженность взрослых клещей *I. persulcatus* боррелией *B. burgdorferi* s. l. по данным разных авторов составляет от 12 до 45–60% (Vasilieva and Naumov 1996; Korenberg et al. 2001; Venneström et al. 2008; Korotkov et al. 2008; Korenberg et al. 2016).

Иксодовый клещевой боррелиоз представляет собой комплекс природно-очаговых инфекций, существование которых обусловлено циркуляцией возбудителя в природе без участия человека. Эпизоотическое состояние природного очага и его потенциальную эпидемиологическую опасность в первую очередь характеризует заражение клещей боррелиями. Жизненный цикл таёжного клеща на северо-западе России может длиться от 3 до 5 лет (Grigoryeva and Stanyukovich 2016). Клещ в развитии проходит 4 фазы: яйца, личинки, нимфы и взрослые клещи. Личинки, нимфы и самки питаются на разных хозяевах. Зараженность природных прокормителей клещей боррелиями имеет важное значение для существования очагов инфекции в природе. Поддержание естественной очаговой трансмиссивной инфекции зависит от горизонтальной передачи боррелий между резервуарными хозяевами и клещами и вертикальной передачи возбудителя в течение цикла развития клещей (трансовариальная и трансфазовая передачи). Принцип циркуляции боррелий в природных очагах инфекции подробно описан

Балашовым (Balashov 2009) и уточнен Коренбергом (Korenberg et al. 2016). Считается, что трансвариальная передача боррелий не имеет заметного значения для поддержания их циркуляции в природном очаге и формирования уровня зараженности взрослых клещей следующих поколений (Korenberg et al. 2013). Это утверждение подходит не для всех геновидов боррелий (Grigoryeva and Miteva 2022).

Основные цели данного исследования – установить особенности паразитарной системы «*Ixodes persulcatus* (Ixodinae) – *Borrelia garinii* – мелкие млекопитающие», возможность вертикальной передачи *B. garinii* у спонтанно инфицированных самок *I. persulcatus* и значимость этого явления для циркуляции *Borrelia* в природных очагах; изучить особенности заражения мелких млекопитающих и снятых с них личинок и нимф *I. persulcatus* в условиях природных биотопов северо-запада России. Сочетание экологических исследований клещей и молекулярной диагностики позволит получить реальную картину циркуляции боррелий в клещах *I. persulcatus* в течение их жизненных циклов в условиях северо-запада России.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на востоке Ленинградской обл. в 87 км от г. Санкт-Петербург. Взрослых клещей *I. persulcatus* собирали в естественных биотопах в долине реки Лава в Кировском районе Ленинградской области (59°80'N; 37°60'E) в 2018 г. Место проведения работ – участок вторичного смешанного леса с преобладанием березы и ели с выраженным в подлеске черничником и сфагнумом. Дренажная система сформирована за счет реки Лава и продолжительных осушительных канав торфоразработки.

Мелких млекопитающих отлавливали в живоловки, которые ставили в 5 параллельных линий по 20 штук. Линии живоловок выставляли на 1 сутки два раза в месяц. Осмотр линий ловушек проводили 2 раза в сутки в 6 и 18 ч. В 2019 и 2020 гг. отлов мелких млекопитающих проводили с мая по сентябрь.

Всего было отработано 1900 ловушко/суток и отловлено 276 зверьков (144 особи рыжих полёвок *Myodes glareolus* (Schreber, 1780); 93 особи

обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* Linnaeus, 1758; 39 особей лесных мышей *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811), собрано 344 личинки и 78 нимф *I. persulcatus*. Отловленных животных в пронумерованных живоловках содержали в лаборатории до отпадения клещей над индивидуальными кюветами с водой, откуда дважды в день извлекали напивавшихся и отпавших клещей. Перед выпуском животных в природу у них проводили биопсию участка ушной раковины, определяли вид, примерный возраст (молодая особь, рожденная в год отловов; старая особь, рожденная в предыдущий год и перезимовавшая) по методике Тупиковой и Коледы [Tupikova and Koleda 1957]. Относительную численность зверьков определяли по количеству особей, отловленных на 100 ловушко-суток. Относительную численность клещей (индекс обилия) определяли как численность паразита на единицу учета хозяина (Beklemishev 1970). Определение клещей до вида проводили по Филипповой (Filippova 1977) и Григорьевой и Станюкович (Grigoryeva and Stanyukovich 2018).

Клещей в эксперименте содержали в течение 2018 и 2019 гг. в закладках в индивидуальных или групповых садках (Grigoryeva and Stanyukovich 2016). Взрослых самок, собранных в естественных биотопах, кормили на кроликах. Из 20 самок в опыте в июне питались 17. В июле яйца отложили 14 самок. Личинок из инфицированных и незараженных кладок кормили на беспородных мышах через 1.5 месяца после выплода. Определение инфекционного статуса проводили с использованием метода ПЦР (ПЦР в режиме реального времени – ПЦР-РВ).

Для молекулярно-генетических исследований осуществляли отбор материала: 10 мг из каждой кладки и по 50 личинок из личиночного пула. Оценку заражения мышей-прокормителей проводили посредством молекулярно-генетического исследования материала, полученного из биоптатов ушных раковин, взятых через 10 дней после кормления клещей.

Выделение изолятов боррелий в культуру проводили посредством посева суспензии органокомплекса взрослых клещей в питательную среду BSK-H (Himedia, Индия) согласно методике, описанной Гореловой [Gorelova et al. 1996], с незначительными модификациями. Материал, полученный из положительных (согласно

результатам ПЦР-РВ) образцов суспензий, засевали на питательную среду и инкубировали при 34°C; еженедельно проверяли наличие живых спирохет с помощью темнопольной микроскопии ( $\times 400$ ) в течение 30 дней.

Для оценки инфекционного статуса и определения геновида боррелий использовали материал, полученный от напитавшихся самок (после откладки яиц), яиц, голодных личинок, образцов тканей (ушей) животных-прокормителей. Выделение суммарной фракции ДНК проводили с помощью наборов «Рибо-преп» (ООО «Интерлабсервис», Россия) согласно инструкции производителя. Детекцию *B. burgdorferi* s. l. осуществляли методом ПЦР в реальном времени с использованием коммерческого набора «AmpliSens® *Borrelia burgdorferi* sensu lato-FRT» (ООО «Интерлабсервис», Россия), согласно инструкции производителя на термоциклере Quantstudio 3 (Applied Biosystems, США).

Генотипирование проводили на основании анализа результатов секвенирования фрагмента гена 5 S и 23 S рРНК, фланкирующих межгенный спейсер боррелий комплекса *B. burgdorferi* s. l. (Postic et al. 1994, Coipan et al. 2013), с использованием генетического анализатора ABI Prism 3100/3130 (Applied Biosystems Co., США). Продукты ПЦР очищали с использованием наборов QIAquick (QIAGEN). Сиквенсовую реакцию осуществляли с использованием набора BigDye Terminator Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems Co., США). Выравнивание последовательностей проводили в редакторе BioEdit. Сравнение нуклеотидных последовательностей, полученных в ходе исследования, с последовательностями известных геновидов *B. burgdorferi* s. l. и изолятов, представленных в базе данных GenBank, осуществляли с использованием поисковой системы BLAST и с использованием поисковой системы BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST>). Ресурсы [https://pubmlst.org/bigdb?db=pubmlst\\_borrelia\\_isolates](https://pubmlst.org/bigdb?db=pubmlst_borrelia_isolates); <https://biopython.org>; <http://ucgene.net>

Характер пространственного распределения личинок и нимф таёжного клеща на прокормителях исследовали, рассчитав среднее ( $D$ ) количество паразитов, собранных с отдельно взятого вида прокормителей (индекс обилия) и дисперсию ( $S^2$ ) этого показателя; при  $D=S^2$  распределение особей считали случайным, при

$D>S^2$  – равномерным, а при  $D<S^2$  – групповым (агрегированным).

В проведенном исследовании были соблюдены все международные рекомендации по уходу и использованию животных.

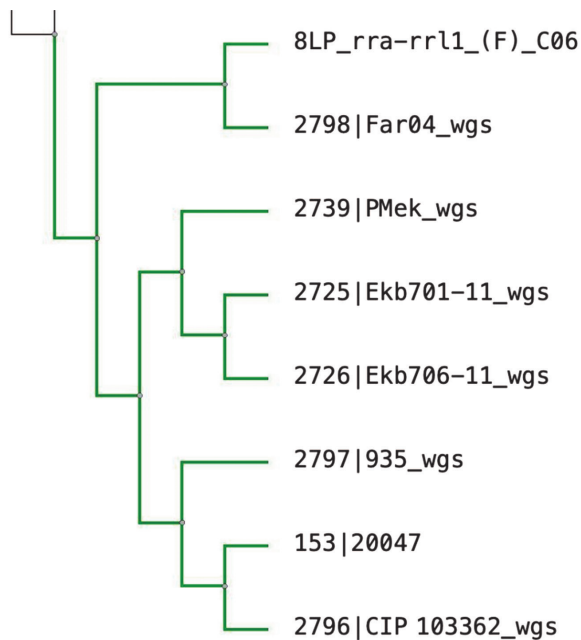
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании способности таёжного клеща к трансвариальной передаче были накормлены 14 самок, все отложили кладки. Из них 7 особей были инфицированы боррелиями из комплекса *B. burgdorferi* s. l. Зараженность самок составила 50%. Обнаружить ДНК боррелий в яйцах и личинках, полученных из кладок инфицированных самок, не удалось. В материале от мышей, на которых кормили личинок от инфицированных самок, ДНК боррелий также не была обнаружена. Таким образом, полученные нами данные не подтвердили возможность трансвариальной передачи *B. garinii* у таёжного клеща.

В ходе молекулярно-генетического анализа проб суспензий клещей, биоптата ушных раковин прокормителей и культуральных изолятов спирохет были установлены нуклеотидные последовательности и определен геновид боррелий. Анализ филогенетического дерева, содержащего 179 последовательностей различных изолятов *Borrelia* позволил установить наибольшее сходство полученного нами изолята 8LP\_gga-rrl1 с Far04\_wgs (id=2798), что соответствует виду *B. garinii* (Рис. 1). Межгенные последовательности 8LP\_gga-rrl1 (F)\_C06 5S, межгенный спейсер рибосомной РНК 5S-23S и ген рибосомной РНК 23S депонированы в GenBank OM256470. В результате генотипирования во всех исследованных образцах был идентифицирован один геновид боррелий – *B. garinii*.

Мелкие млекопитающие, прокормители преимагинальных фаз *I. persulcatus*, были представлены в сборах тремя видами: наибольшую долю составлял *M. glareolus* (52–53%), второе по численности место занимал *S. araneus* (33–34%), и третье – *A. uralensis* (14%) (Рис. 2). Наибольшее количество личинок прокармливали *M. glareolus* (8.5–17.2 личинок на 100 живоловко-суток), *A. uralensis* демонстрировал значительно меньшие показатели (1.6–9.0), а *S. araneus* (1.4–1.9) находился на третьей позиции (Рис. 3). При

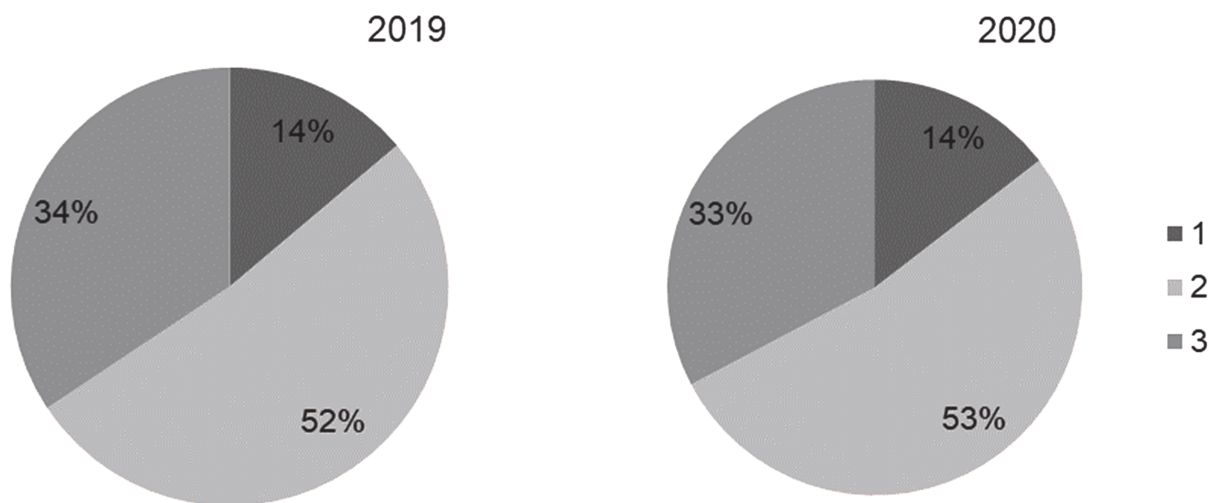
оценке показателя, отражающего интенсивность прокармливания нимф (Рис. 4), эти виды заняли такие же позиции: *M. glareolus* (1.0–4.2), *A. uralensis* (0.6–1.3) и *S. araneus* (0.9).



**Рис. 1.** Ветвь филогенетического дерева *Borrelia garinii*. Полученный изолят 8LP\_gga-rrl1 соответствует *B. garinii*.

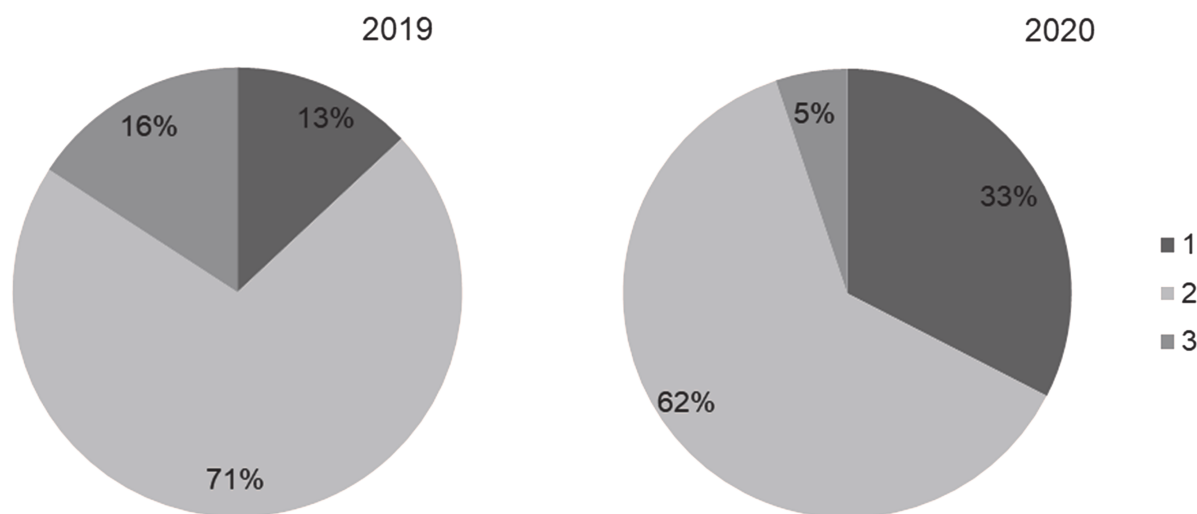
**Fig. 1.** A branch of the *Borrelia garinii* phylogenetic tree. The obtained isolate 8LP\_gga-rrl1 corresponds to *B. garinii*.

При оценке сезонного изменения численности прокормителей наблюдали 3 пика у *M. glareolus*, 1–2 – у *A. uralensis* и 1 – у *S. araneus* (Рис. 5–7), которые свидетельствуют о количестве генераций за весенне-осенний сезон (Bobretsov 2016). Так, наибольшее количество личинок и нимф на прокормителях отмечали в начале сезона, в мае и июне (Рис. 8–10). В дальнейшем их численность снижалась в 5–10 раз и немного увеличивалась в сентябре. Эти колебания отражают активность двух генераций личинок и нимф таёжного клеща. Весной и в первой половине лета активизируются особи после зимовки, выплывшие в августе-сентябре прошлого сезона, осенью – особи второй генерации, которые успели завершить послелинчное доразвитие в сезон выплода (большинство из них будет активно на следующий год) (Babenko 1985; Grigoryeva and Stanyukovich 2016). С весны и до конца июля, реже – до августа, в живых остаются личинки и нимфы, которые выплывали в августе прошлого сезона. Их численность со второй половины июля резко снижается из-за высокой смертности истощенных, не успевших напитаться особей (Grigoryeva and Stanyukovich 2016). Весной численность прокормителей меньше, что определяется численностью особей, выживших после зимовки. К концу лета и к осени численность прокормителей увеличивается за счет молодых особей генераций текущего сезона.



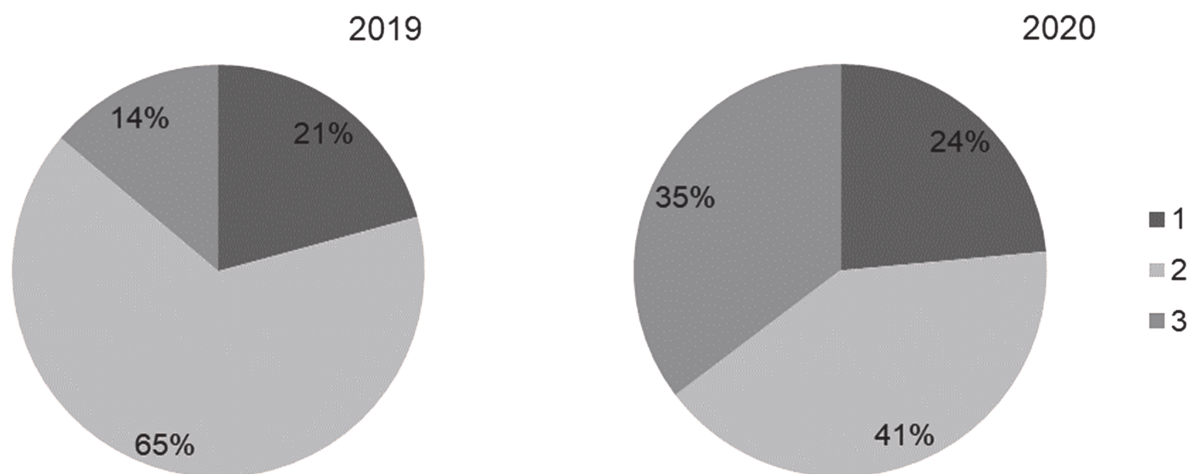
**Рис. 2.** Процентное соотношение прокормителей в 2019 и 2020 гг.: 1 – *Apodemus uralensis*; 2 – *Myodes glareolus*; 3 – *Sorex araneus*.

**Fig. 2.** Percentage of hosts in 2019 and 2020: 1 – *Apodemus uralensis*; 2 – *Myodes glareolus*; 3 – *Sorex araneus*.



**Рис. 3.** Процентное соотношение личинок *Ixodes persulcatus*, питающихся на: 1 – *Apodemus uralensis*; 2 – *Myodes glareolus*; 3 – *Sorex araneus*.

**Fig. 3.** Percentage of *Ixodes persulcatus* larvae feeding on: 1 – *Apodemus uralensis*; 2 – *Myodes glareolus*; 3 – *Sorex araneus*.

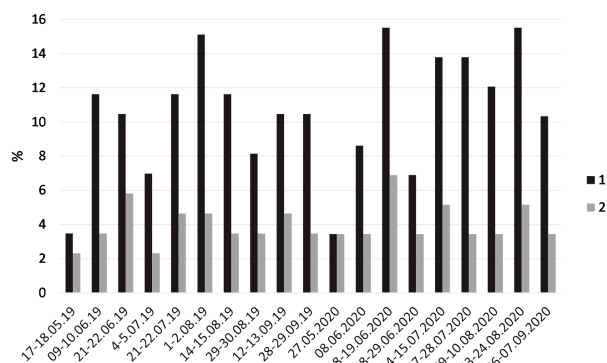


**Рис. 4.** Процентное соотношение нимф *Ixodes persulcatus*, питающихся на: 1 – *Apodemus uralensis*; 2 – *Myodes glareolus*; 3 – *Sorex araneus*.

**Fig. 4.** Percentage of *Ixodes persulcatus* nymphs feeding on: 1 – *Apodemus uralensis*; 2 – *Myodes glareolus*; 3 – *Sorex araneus*.

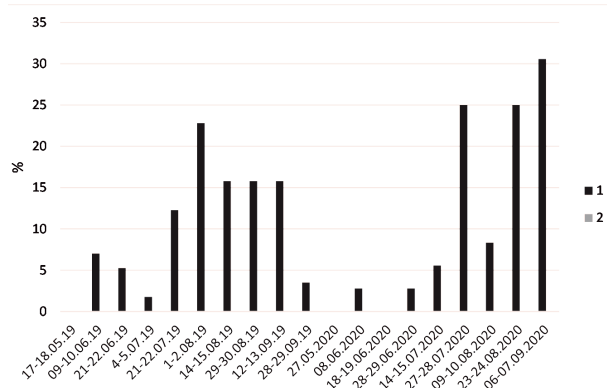
Наибольшее количество инфицированных *B. garinii* зверьков было обнаружено среди *M. glareolus* – 46 особей и *A. uralensis* – 8; среди *S. araneus* зараженных не было (Рис. 5–7). Это означает, что 31.9% особей *M. glareolus* и 20.5% особей *A. uralensis* в популяциях инфицированы *B. garinii*. Причем у рыжей полевки численность

инфицированных особей оставалась стабильной на протяжении всего сезона и составляла не менее трети выборки. В начале сезона численность инфицированных особей была практически равна числу особей в выборках. В июле и августе, несмотря на резкое снижение количества клещей на рыжей полевке, количество



**Рис. 5.** Сезонная активность *Myodes glareolus* (2019; 2020, за каждый год); 1 – общее количество; 2 – количество инфицированных особей.

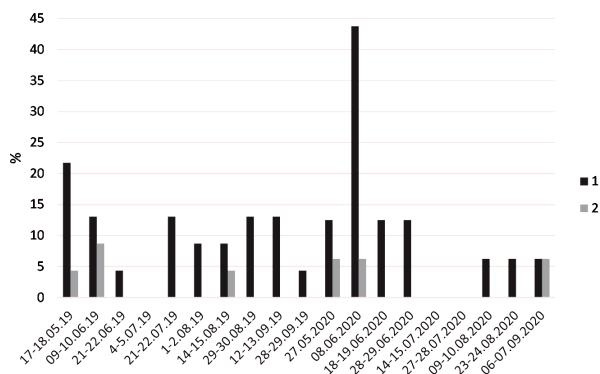
**Fig. 5.** Seasonal activity of *Myodes glareolus* (2019; 2020, for each year); 1 – total number; 2 – the number of infected specimens.



**Рис. 7.** Сезонная активность *Sorex araneus* (2019; 2020, за каждый год). Инфицированных не обнаружено.

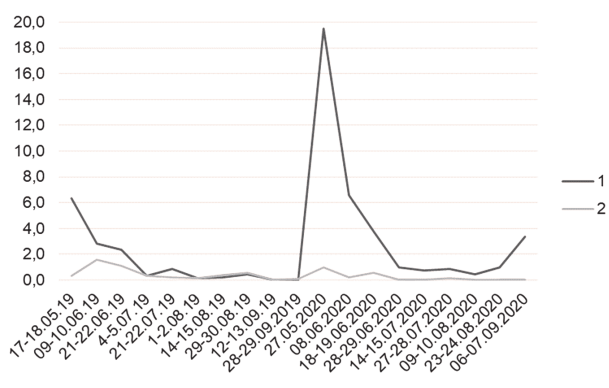
**Fig. 7.** Seasonal activity of *Sorex araneus* (2019; 2020, for each year). No infected shrews were found.

инфицированных зверьков в выборке остается прежним. Инфицированными оказывались животные, на которых на момент отлова не было клещей. За два сезона их численность составила 27 (18.8%) особей из 144 отловленных. Большинство таких особей отловлено с июля по сентябрь. Вероятно, инфицирование молодых особей происходит в период наибольшей численности личинок и нимф клещей, в июне и частично – в июле. Инфицированные особи среди мышей отмечены только в начале и в конце сезона.



**Рис. 6.** Сезонная активность *Apodemus uralensis* (2019; 2020, за каждый год); 1 – общее количество; 2 – количество инфицированных особей.

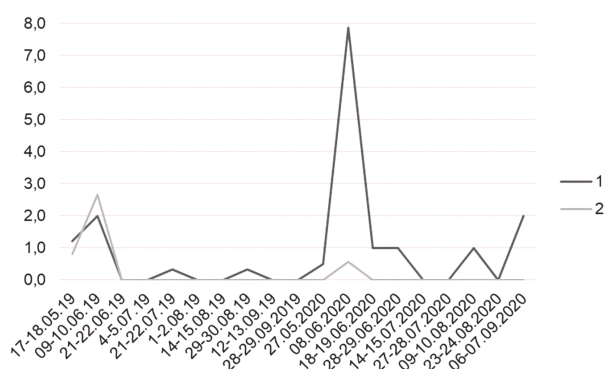
**Fig. 6.** Seasonal activity of *Apodemus uralensis* (2019; 2020, for each year); 1 – total number; 2 – the number of infected specimens.



**Рис. 8.** Сезонное изменение индекса обилия личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на *Myodes glareolus* (2019–2020); 1 – личинки; 2 – нимфы.

**Fig. 8.** Seasonal change in the index of abundance of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* on *Myodes glareolus* (2019–2020); 1 – larvae; 2 – nymphs.

В рамках сезонных изменений возрастного состава прокормителей наблюдали абсолютное преобладание старых особей в майских сборах (Табл. 1), с максимальной численностью инфицированных среди них. С июня численность молодых особей резко возрастала, до 76–80% в популяции, однако остающиеся в живых старые особи (20–24%) демонстрировали наибольшую инфицированность (80–100%), что особенно хорошо видно на примере рыжей полевки. Так, до конца сезона активности наблюдали высокую численность молодых особей и постепенное

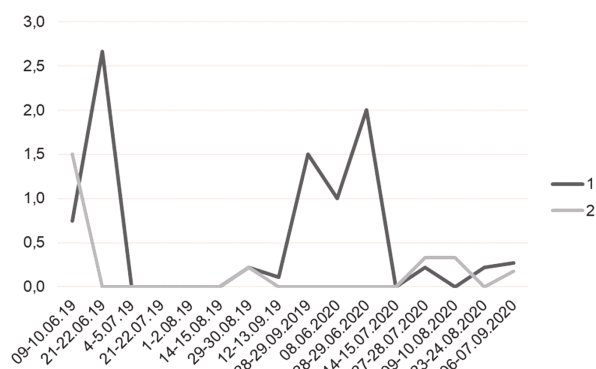


**Рис. 9.** Сезонное изменение индекса обилия личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на *Apodemus uralensis* (2019–2020); 1 – личинки; 2 – нимфы.

**Fig. 9.** Seasonal change in the index of abundance of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* on *Apodemus uralensis* (2019–2020); 1 – larvae; 2 – nymphs.

увеличение числа зараженных среди них: с 25% в июне и до 38% в сентябре. У *M. glareolus* старые особи сохраняли жизнеспособность в июле и августе (единичные зверьки), с высокой долей инфицированных (67–100%).

Наибольшее количество личинок и нимф *I. persulcatus* было обнаружено на прокормителях в мае и, особенно, в июне, с наибольшим количеством инфицированных (Табл. 2). Наиболее показательны результаты, полученные для *M. glareolus*. Количество инфицированных личинок с рыжей полевки доходило до 41–50% в мае и июне, а с июля по сентябрь доля инфицированных *B. garinii* личинок снижалась до 20–30%. Наибольшее количество нимф было



**Рис. 10.** Сезонное изменение индекса обилия личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на *Sorex araneus* (2019–2020); 1 – личинки; 2 – нимфы.

**Fig. 10.** Seasonal change in the index of abundance of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* to *Sorex araneus* (2019–2020); 1 – larvae; 2 – nymphs.

собрано в июне, а количество инфицированных из них составило 56%. В остальной период сезона количество собранных нимф было незначительно.

Наибольший подъем численности лесной мыши и количество снятых с них клещей на преимагинальных фазах также пришелся на май–июнь. Количество инфицированных клещей в этот период составило 8–14% для личинок и 50–67% – для нимф, однако нимфы в сборах были единичны.

Несмотря на известный факт заражения личинок и нимф при совместном питании на одном прокормителе (Gern and Rais 1996), далеко не все личинки и нимфы, собранные с одного

**Таблица 1.** Сезонные изменения возрастной структуры прокормителей и их инфицированности *Borrelia garinii* в 2019–2020, абсолютные значения (%).

**Table 1.** Seasonal changes in the age structure of hosts and their infection with *Borrelia garinii* in 2019–2020, absolute (%).

| Период отлова<br>Period of capture | <i>Myodes glareolus</i> |                                                          |                |                                                          | <i>Apodemus uralensis</i> |                                                          |                |                                                          |
|------------------------------------|-------------------------|----------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------------------------------|
|                                    | Молодые / young         |                                                          | Старые / old   |                                                          | Молодые / young           |                                                          | Старые / old   |                                                          |
|                                    | Всего<br>Total          | С ДНК <i>B. garinii</i><br>With DNA<br><i>B. garinii</i> | Всего<br>Total | С ДНК <i>B. garinii</i><br>With DNA<br><i>B. garinii</i> | Всего<br>Total            | С ДНК <i>B. garinii</i><br>With DNA<br><i>B. garinii</i> | Всего<br>Total | С ДНК <i>B. garinii</i><br>With DNA<br><i>B. garinii</i> |
| Май / May                          | 1(20)                   | 0                                                        | 4(80)          | 4(100)                                                   | 0                         | 0                                                        | 7(100)         | 2(29)                                                    |
| Июнь / June                        | 28(76)                  | 7(25)                                                    | 9(24)          | 9(100)                                                   | 12(80)                    | 0                                                        | 3(20)          | 3(100)                                                   |
| Июль / July                        | 26(81)                  | 7(21)                                                    | 6(19)          | 4(67)                                                    | 3(100)                    | 0                                                        | 0              | 0                                                        |
| Август / August                    | 45(98)                  | 14(31)                                                   | 1(2)           | 1(100)                                                   | 9(100)                    | 0                                                        | 0              | 0                                                        |
| Сентябрь<br>September              | 24(100)                 | 9(38)                                                    | 0              | 0                                                        | 5(100)                    | 1(20)                                                    | 0              | 0                                                        |
| Всего / Total                      | 124(86)                 | 37(30)                                                   | 20(14)         | 18(90)                                                   | 29(74)                    | 1(3)                                                     | 10(26)         | 5(50)                                                    |

**Таблица 2.** Сезонные изменения численности и инфицированности прокормителей и снятых с них личинок и нимф *I. persulcatus* в 2019–2020, абсолютные значения (%).

**Table 2.** Seasonal changes in the abundance and infection rate of hosts and larvae and nymphs of *I. persulcatus* removed from them in 2019–2020, absolute (%).

| Период отлова<br>Period of capture | <i>M. glareolus</i>                                                                                    |                                                                                                      |                                                                                                   | <i>A. uralensis</i>                                                                                    |                                                                                                      |                                                                                                   |
|------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                    | Всего зверьков / из них с ДНК <i>B. garinii</i><br>Total animals / of which with <i>B. garinii</i> DNA | <i>I. persulcatus</i>                                                                                |                                                                                                   | Всего зверьков / из них с ДНК <i>B. garinii</i><br>Total animals / of which with <i>B. garinii</i> DNA | <i>I. persulcatus</i>                                                                                |                                                                                                   |
|                                    |                                                                                                        | Всего личинок / из них с ДНК <i>B. garinii</i><br>Total larvae / of which with <i>B. garinii</i> DNA | Всего нимф / из них с ДНК <i>B. garinii</i><br>Total nymphs / of which with <i>B. garinii</i> DNA |                                                                                                        | Всего личинок / из них с ДНК <i>B. garinii</i><br>Total larvae / of which with <i>B. garinii</i> DNA | Всего нимф / из них с ДНК <i>B. garinii</i><br>Total nymphs / of which with <i>B. garinii</i> DNA |
| Май / May                          | 5/4(80)                                                                                                | 58/29(50)                                                                                            | 3/2(67)                                                                                           | 7/2(29)                                                                                                | 7/1(14)                                                                                              | 4/2(50)                                                                                           |
| Июнь / June                        | 37/16(43)                                                                                              | 120/49(41)                                                                                           | 32/18(56)                                                                                         | 15/3(20)                                                                                               | 65/5(8)                                                                                              | 12/8(67)                                                                                          |
| Июль / July                        | 32/11(34)                                                                                              | 23/6(26)                                                                                             | 5/0(0)                                                                                            | 3/0(0)                                                                                                 | 0                                                                                                    | 0                                                                                                 |
| Август / August                    | 46/15(33)                                                                                              | 20/4(20)                                                                                             | 8/3(38)                                                                                           | 9/0(0)                                                                                                 | 2/0(0)                                                                                               | 0                                                                                                 |
| Сентябрь / September               | 24/9(38)                                                                                               | 20/6(30)                                                                                             | 1/0(0)                                                                                            | 5/1(20)                                                                                                | 2/1(50)                                                                                              | 0                                                                                                 |
| Всего / Total                      | 144/54(37.5)                                                                                           | 241/94(39)                                                                                           | 49/23(46.9)                                                                                       | 29/6(20.7)                                                                                             | 76/7(9.2)                                                                                            | 16/10(62.5)                                                                                       |

инфицированного прокормителя, были инфицированы. Кроме того, за два сезона были собраны две инфицированные личинки с неинфицированных прокормителей, что косвенно может свидетельствовать о наличии трансвариальной передачи *B. garinii* у малого числа особей *I. persulcatus*. Нельзя исключать и повторное присасывание клещей на очередных прокормителей после счесывания недопитавшихся особей.

Для представителей разных полов хозяев свойственно разное участие в прокармлировании клещей (Табл. 3). В большем количестве отлавливаются самцы, как более активные и подвижные особи, в отличие от самок, которые менее динамичны из-за ухода за потомством. Роль самцов в прокармлировании личинок и нимф значительнее. Самцы чаще инфицированы, чем самки.

Важной экологической характеристикой исследуемой популяции таёжного клеща является характер распределения паразита на хозяине. Проанализированы особенности распределения личинок и нимф *I. persulcatus* на лесных мышах, рыжих полевках и обыкновенных бурозубках (Рис. 11, 12, 13). Для очень многих организмов тип распределения особей на прокормителе носит случайный характер. Математически это выражается в том, что число прокормителей с 0, 1, 2, 3, ...,  $i$  и т.д. паразитами

задается рядом Пуассона. Распределение Пуассона задано индексом обилия клещей. Таким образом, считающийся нормой для паразитов (Balashov et al. 2007) агрегированный тип распределения был обнаружен как у личинок, так и у нимф таёжного клеща.

Зараженность *B. garinii* взрослых клещей *I. persulcatus* может варьировать от 12 до 45–60% на территории ареала (Vasilieva and Naumov 1996; Korenberg et al. 2001, 2016; Vennestrom et al. 2008), в месте проведения наших исследований она составляет 56% (Grigoryeva et al. 2019). Зараженность напитавшихся нимф должна повторять это значение. При общей выборке за 2 сезона в 65 нимф (49 нимф с *M. glareolus* и 16 нимф с *A. uralensis*) 33 нимфы были инфицированы (23 нимфы, 46.9%, с *M. glareolus* и 10 нимф, 62.5%, с *A. uralensis*). Средняя инфицированность нимф с мелких млекопитающих в выборке составила 50.8%. Вместе с тем, если посмотреть инфицированность нимф, разбив сезон активности на 2 периода: 1 – май–июнь (нимфы питаются и после метаморфоза линяют в августе во взрослых клещей); 2 – июль–сентябрь (нимфы питаются и после морфогенетической диапаузы, во время зимовки завершают метаморфоз и линяют на взрослых клещей в августе следующего года), то четко видны две группы. Перезимовавшие голодные нимфы, питаются на инфицированных прокормителях, с большей

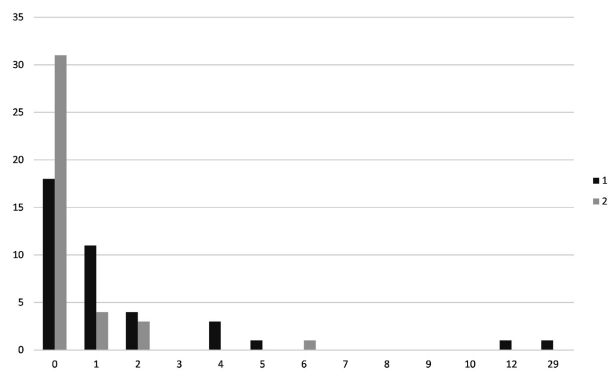
**Таблица 3.** Роль самок и самцов мелких млекопитающих в прокармливании личинок и нимф таёжного клеща и их инфицированность *B. garinii* в 2019–2020, абсолютные значения (%).**Table 3.** The role of female and male small mammals in feeding the larvae and nymphs of the taiga tick and their infection with *B. garinii* in 2019–2020, absolute (%).

|                                                                                                                             | Самки / Females                                            |                                 |                          |                                                                           | Самцы / Males                                              |                                 |                          |                                                                           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|---------------------------------|--------------------------|---------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|---------------------------------|--------------------------|---------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                                                             | Всего, из них инфицированы<br>Total, of which are infected | С клещами<br>With ticks         |                          | Без клещей / из них инфицированы<br>Without ticks / of which are infected | Всего, из них инфицированы<br>Total, of which are infected | С клещами<br>With ticks         |                          | Без клещей / из них инфицированы<br>Without ticks / of which are infected |
|                                                                                                                             |                                                            | Не инфицированы<br>Not infected | Инфицированы<br>Infected |                                                                           |                                                            | Не инфицированы<br>Not infected | Инфицированы<br>Infected |                                                                           |
| <i>Myodes glareolus</i>                                                                                                     | 50/12(24.0)                                                | 27                              | 8(22.9)                  | 15/4<br>(26.7)                                                            | 94/35(37.2)                                                | 39                              | 16(29.1)                 | 39/19<br>(48.7)                                                           |
| С них снято личинок / из них инфицированы<br><i>B. garinii</i><br>Larvae removed from them /infected with <i>B. garinii</i> |                                                            | 32/0(0)                         | 35/14<br>(40.0)          |                                                                           |                                                            | 40/0(0)                         | 134/80<br>(59.7)         |                                                                           |
| С них снято нимф / из них инфицированы<br><i>B. garinii</i><br>Nymphs removed from them/ infected with <i>B. garinii</i>    |                                                            | 8/0(0)                          | 6/4(66.7)                |                                                                           |                                                            | 14/0(0)                         | 21/19<br>(90.5)          |                                                                           |
| <i>Apodemus uralensis</i>                                                                                                   | 14/2(14.3)                                                 | 9                               | 2(18.2)                  | 3/1<br>(33.3)                                                             | 15/3(20.0)                                                 | 6                               | 3(20.0)                  | 6/0(0)                                                                    |
| С них снято личинок / из них инфицированы<br><i>B. garinii</i><br>Larvae removed from them /infected with <i>B. garinii</i> |                                                            | 8/0(0)                          | 1/1(100)                 |                                                                           |                                                            | 60/1(1.7)                       | 7/5(42.9)                |                                                                           |
| С них снято нимф / из них инфицированы<br><i>B. garinii</i><br>Nymphs removed from them/ infected with <i>B. garinii</i>    |                                                            | 2/0(0)                          | 0/0(0)                   |                                                                           |                                                            | 4/0(0)                          | 10/10(60.0)              |                                                                           |

вероятностью получают возбудителя при питании. Доля инфицированных *M. glareolus* (47.6%) и *A. uralensis* (22.7%) в мае–июне в 1.4 и в 3.8 раз выше, чем в июле–сентябре (34.3% – *M. glareolus*; 5.9% – *A. uralensis*), соответственно.

Зараженность нимф в мае–июне с *M. glareolus* составила 57.1%, с *A. uralensis* – 62.5%, а в июле–сентябре – 12.7% и 0%, соответственно. Инфицированность личинок с *M. glareolus* в мае–июне (45.5%) выше в 1.8 раз, чем в июле–сентябре (25.4%). Инфицированность личинок с *A. uralensis* в мае–июне (11.0%) выше почти в 2 раза, чем в июле–сентябре (5.6%). Таким образом,

инфицирование основной части голодных личинок и нимф происходит в начале сезона активности после зимовки при питании на перезимовавших инфицированных прокормителях. Именно этот период является наиболее важным в циркуляции (обмене между переносчиками и резервуарными хозяевами) и сохранении возбудителя в природном очаге боррелиоза на северо-западе России. Показатели зараженности нимф за период с мая по июнь демонстрируют потенциальное количество инфицированных взрослых клещей, соответственно, в следующие годы. Личинки в выборке с *M. glareolus*

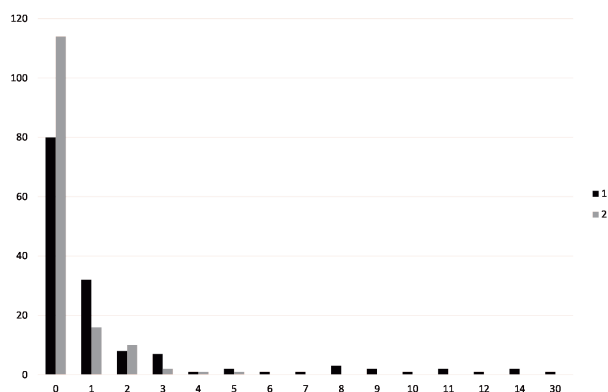


**Рис. 11.** Распределение личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на *Sorex uralensis*. Всего зверьков – 39, личинок – 77, нимф – 16; ИО личинок – 1.97, ИО нимф – 0.41, ИВ – 0.56; максимальное количество клещей на одном зверьке – 31.  $D(L)=1.97$ ,  $S^2(L)=24.55$ :  $D < S^2$  – групповой тип распределения личинок.  $D(N)=0.41$ ,  $S^2(N)=1.20$ :  $D < S^2$  – групповой тип распределения нимф. 1 – Личинки; 2 – нимфы.

**Fig. 11.** Distribution of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* on *Apodemus uralensis*. Total animals – 39, larvae – 77, nymphs – 16; AI of larvae – 1.97, AI of nymphs – 0.41, AI – 0.56; maximum number of ticks on one animal – 31.  $D(L)=1.97$ ,  $S^2(L)=24.55$ :  $D < S^2$  – group type of distribution of larvae.  $D(N)=0.41$ ,  $S^2(N)=1.20$ :  $D < S^2$  – group type of distribution of nymphs. 1 – Larvae; 2 – nymphs.

и *A. uralensis* инфицированы в 28% случаев, нимфы – в 59.8% в мае–июне. Зараженность взрослых клещей составляла 56%. Инфицированные нимфы хорошо сохраняют *B. garinii* во время метаморфоза и передают этого возбудителя взрослым клещам при линьке. Исходя из того, что голодные взрослые клещи инфицированы весной после зимовки, возбудитель сохраняется после зимовки. Зараженность личинок недостаточна, более чем в 2 раза меньше весенней зараженности нимф с прокормителей. Вероятно, в природных популяциях существуют другие компетентные инфицированные прокормители, повышающие долю инфицированных нимф в природе. Таковыми вполне могут быть ежи, зайцы, а также птицы (дрозды, зарянки, синицы), посещающие припочвенный ярус растительности.

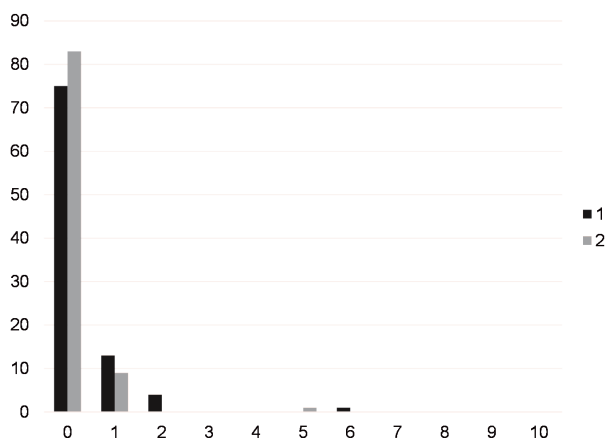
В литературе отмечают приуроченность разных видов боррелий к разным видам хозяев, что связывают с системой комплемента крови позвоночных, которая определяет возможность сохранения возбудителей разных геновидов птицами и млекопитающими (Humair et al. 1995; Kurtenbach et al. 1998, 2002). На основании де-



**Рис. 12.** Распределение личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на *Myodes glareolus*. Всего зверьков – 144, личинок – 240, нимф – 51; ИО личинок – 1.67, ИО нимф – 0.35, ИВ – 0.52; максимальное количество клещей на одном зверьке – 30.  $D(L)=1.67$ ,  $S^2(L)=14.06$ :  $D < S^2$  – групповой тип распределения личинок.  $D(N)=0.35$ ,  $S^2(N)=0.68$ :  $D < S^2$  – групповой тип распределения нимф. 1 – Личинки; 2 – нимфы.

**Fig. 12.** Distribution of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* on *Myodes glareolus*. Total animals – 144, larvae – 240, nymphs – 51; AI of larvae – 1.67, AI of nymphs – 0.35, AI – 0.52; maximum number of ticks on one animal – 30.  $D(L)=1.67$ ,  $S^2(L)=14.06$ :  $D < S^2$  – group type of distribution of larvae.  $D(N)=0.35$ ,  $S^2(N)=0.68$ :  $D < S^2$  – group type of distribution of nymphs. 1 – Larvae; 2 – nymphs.

тальных молекулярно-генетических исследований биоптатов разных видов инфицированных прокормителей (Korenberg and Likhacheva 2006; Nefedova et al. 2010) убедительно показано, что предпочтений определенного геновида боррелий к какому-либо виду хозяев не наблюдается. Следует отметить, что работы проведены в основном на мелких млекопитающих родов *Myodes* Pallas, 1811, *Apodemus* Kaup, 1829 и *Microtus* Schrank, 1798 (Gorelova et al. 1995; Postic et al. 1997; Korenberg et al. 2002). На единичные находки *B. garinii* у насекомых *S. araneus* указывает Коренберг с соавторами (Korenberg and Likhacheva 2006). Несмотря на то, что на северо-западе России *S. araneus* составляет до трети сборов (Grigoryeva and Tretyakov 1998), в нашем исследовании мы не обнаружили инфицированных *B. garinii* землероек, однако боррелиозный васкулит у землероек описан (Grigoryeva 1996). В европейских ежах (*Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758) были найдены боррелии трёх геновидов: *B. spielmanii*, *B. afzelii*, *B. garinii* (Skuballa et al. 2007). Безусловно, роль насекомых



**Рис. 13.** Распределение личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на *Sorex araneus*. Всего зверьков – 93, личинок – 27, нимф – 14; ИО личинок – 0.29, ИО нимф – 0.15, ИВ – 0.25; максимальное количество клещей на одном зверьке – 6.  $D(L)=0.29$ ,  $S^2(L)=0.62$ ;  $D < S^2$  – групповой тип распределения личинок.  $D(N)=0.15$ ,  $S^2(N)=0.35$ ;  $D < S^2$  – групповой тип распределения нимф. 1 – Личинки; 2 – нимфы.

**Fig. 13.** Distribution of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* on *Sorex araneus*. Total animals – 93, larvae – 27, nymphs – 14; AI of larvae – 0.29, AI of nymphs – 0.15, AI – 0.25; maximum number of ticks on one animal – 6.  $D(L)=0.29$ ,  $S^2(L)=0.62$ ;  $D < S^2$  – group type of distribution of larvae.  $D(N)=0.15$ ,  $S^2(N)=0.35$ ;  $D < S^2$  – group type of distribution of nymphs. 1 – Larvae, 2 – nymphs.

ных в резервировании боррелий в природных очагах требует дальнейшего изучения.

Зараженность голодных нимф таёжного клеща возбудителями боррелиоза в природе не исследована. Собранные с прокормителей клещи как правило начинали питаться. Сбор в природе голодных нимф таёжного клеща затруднен в сравнении с голодными нимфами *I. ricinus*, которые легко прикрепляются к флагу. Отсутствие или незначительная вероятность трансвариальной передачи *B. garinii* свидетельствует, что инфицированные личинки могут получить возбудителя только от прокормителя. Однако низкий процент зараженных личинок по сравнению с нимфами, снятыми с прокормителя в следующем году, может свидетельствовать о дополнительном инфицировании нимф при последующих кормлениях. Этой же точки зрения придерживаются Наумов с соавторами [Naumov et al. 1998] и Коренберг с соавторами [Korenberg et al. 2013]. Таким образом, нимфальная гемипопуляция клещей большинства видов комплекса *I. ricinus* – *persulcatus* является «клю-

чевым звеном», обеспечивающим существование природных очагов боррелиоза на северо-западе России. Типичный трансмиссивный цикл, существующий в природе независимо от человека, включает инфицирование личинок и нимф при питании на прокормителях (Ogden et al. 2014). Следует отметить особое значение мелких млекопитающих – прокормителей, обеспечивающих сохранение возбудителя в природных экосистемах. Особенно их роль возрастает в случае потери возбудителя личинками и нимфами при зимовках, как это было описано для *Borrelia valaisiana* – *I. ricinus* (Grigoryeva and Miteva 2022). Для многих геновидов боррелий вопрос о сохранении возбудителя в зимующих личинках и нимфах остается открытым, хотя в экспериментальных условиях 50–70% личинок таёжного клеща, получивших возбудителя при инфицирующих кормлениях, сохраняют его после линьки (Naumov et al. 1998). В случае освобождения личинок и голодных нимф клещей от возбудителя во время зимовок значение мелких млекопитающих как резервуарных хозяев значительно возрастает, так как они обеспечивают сохранение возбудителя в очаге инфекции. Инфицированные нимфы, перелинявшие в августе и сентябре, завершившие период послелинчного доразвития, могут при питании осенью дополнительно инфицировать молодых прокормителей, способствуя поддержанию природного очага. Однако такие нимфы в сентябрьских сборах немногочисленны.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Трансвариальная передача *B. garinii* у таежного клеща отсутствует. В условиях природных биотопов северо-запада России мелкими млекопитающими, прокормителями преимагинальных стадий *I. persulcatus* являются *M. glareolus* (52–53%), *S. araneus* (33–34%), *A. uralensis* (14%). Наибольшее количество личинок прокармливают *M. glareolus* (8.5–17.2 личинок на 100 живоловко-суток), *A. uralensis* (1.6–9.0) и *S. araneus* (1.4–1.9). Личинки и нимфы наиболее многочисленны на прокормителях в начале сезона, в мае и июне. В дальнейшем их численность снижается в 5–10 раз и может немного увеличиваться в сентябре. В популяциях до 31.9% особей *M. glareolus* и 20.5% особей *A. uralensis*

инфицированы *B. garinii*. Численность инфицированных особей *M. glareolus* стабильна на протяжении всего сезона и составляет не менее трети выборки. Изменения возрастного состава прокормителей проявляются в абсолютном преобладании старых особей в майских сборах, с максимальной численностью инфицированных среди них. В прокармлировании клещей большее значение имеют самцы, они чаще самок инфицированы *B. garinii*. Установлен агрегированный тип распределения личинок и нимф таёжного клеща на прокормителях. Инфицирование основной части голодных личинок и нимф происходит в начале сезона активности после зимовки при питании на перезимовавших инфицированных прокормителях. Именно этот период является ключевым в циркуляции (обмене между переносчиками и резервуарными хозяевами) и сохранении *B. garinii* в природном очаге боррелиоза на северо-западе России. Показатели зараженности личинок и нимф за период с мая по июнь демонстрируют потенциальное количество инфицированных нимф и взрослых клещей соответственно в следующие годы. Вертикальная передача *B. garinii* возможна от напитавшихся в начале сезона личинок и нимф перелинявшим в августе–сентябре нимфам и взрослым клещам, соответственно. Горизонтальная передача возбудителя от мелких млекопитающих, особенно рыжей полевки, личинкам и нимфам и наоборот обеспечивает циркуляцию и сохранение *B. garinii* в природных очагах. Вопрос о сохранении возбудителя в зимующих преимагинальных стадиях клещей требует дальнейших исследований.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (№ 18-04-00075) и научной государственной программы (№ государственной регистрации АААА-А19-119020790133; № 1021051603202-7).

## ЛИТЕРАТУРА

**Balashov Y.S. 2009.** Acari and Insect Parasitism on Terrestrial Vertebrates. Nauka, Saint Petersburg, 357 p. [In Russian].

- Balashov Yu.S., Bochkov A.V., Vaschenok V.S., Grigorieva L.A., Stanjukovich M.K. and Tretjakov K.A. 2007.** Structure of populations and ecological niches of ectoparasites in the parasite communities of small forest mammals. *Parazitologiya*, **41**(5): 329–347. [In Russian].
- Babenko L.V. 1985.** Seasonal variations of activity. In: N.A. Filippova (Ed.) Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): morphology, systematics, ecology. Nauka, Leningrad: 220–230. [In Russian].
- Beklemishev V.N. 1970.** Terms and concepts necessary for the quantitative study of populations of ectoparasites and nidicolis. In: V.N. Beklemishev. Biocenological foundations of comparative parasitology. Nauka, Moscow: 143–154. [In Russian].
- Bobretsov A.V. 2016.** Population ecology of small mammals of plains and mountain landscapes of the north-east of the European part of Russia. Association of scientific publications KMK, Moscow, 381 p. [In Russian].
- Coipan C., Fonville M., Tijssse-Klasen E., van der Giesen J.W.B., Takken W., Sprong H. and Takumi K. 2013.** Geodemographic analysis of *Borrelia burgdorferi* sensu lato using the 5S–23S rDNA spacer region. *Infection, Genetics and Evolution*, **17**: 216–222. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2013.04.009>
- Filippova N.A. 1977.** Ixodid ticks subfamily Ixodinae (Fauna USSR). *Arachnida*, **4**(4): 272–283, 316–330. [In Russian].
- Filippova N.A. 1990.** Taxonomic Aspects of Transmission of the Lyme Disease Pathogen. *Parazitologiya*, **24**(4): 257–267. [In Russian].
- Gern L. 2009.** Life Cycle of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and Transmission to Humans. *Current Problems in Dermatology*, **37**:18–30. <https://doi.org/10.1159/000213068>
- Gern L. and Rais O. 1996.** Efficient transmission of *Borrelia burgdorferi* between cofeeding *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, **33**: 189–192. <https://doi.org/10.1093/jmedent/33.1.189>
- Gorelova N.B., Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V., Postic D. and Baranton G. 1996.** Isolation of borrelia from the tick *Ixodes trianguliceps* (Ixodidae) and the significance of this species in epizootiology of ixodid tick-borne borrelioses. *Parazitologiya*, **30**(1): 13–18. [In Russian].
- Gorelova N.B., Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V. and Shcherbakov S.V. 1995.** Small mammals as reservoir hosts for *Borrelia* in Russia. *Zentralblatt für Bakteriologie*, **282**: 315–322. [https://doi.org/10.1016/S0934-8840\(11\)80132-5](https://doi.org/10.1016/S0934-8840(11)80132-5)
- Grigoryeva L.A. 1996.** A common shrew as a reservoir of borrellae in the north-west of Russia. *Parazitologiya*, **30**(5): 470–72. [In Russian].
- Grigoryeva L.A. and Miteva O.A. 2022.** Transovarial and transphase transmission by the ship tick *Ixodes*

- ricinus* of the causative agent of Ixodes tick-borne borreliosis *Borrelia valaisiana*. Reporting scientific session of ZIN RAS based on the results of work in 2020–2021. Abstracts. May 17–19, Saint Petersburg: 17–18. [In Russian].
- Grigoryeva L.A. and Stanyukovich M.K. 2016.** Life cycle of the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) in the North-West of Russia. *Experimental and Applied Acarology*, **69**: 347–357. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0038-1>
- Grigoryeva L.A. and Stanyukovich M.K. 2018.** Differential diagnosis of *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus*: nymphs and larvae. *Experimental and Applied Acarology*, **75**(1): 97–106. <https://doi.org/10.1007/s10493-018-0244-0>
- Grigoryeva L.A. and Tretyakov K.A. 1998.** Peculiarity of parasitic system ixodid ticks – borrelia – micro-mammalia in the north-west of Russia. *Parazitologiya*, **32**: 422–430. [In Russian].
- Grigoryeva L.A., Miteva O.A., Myasnikov V.A., Gogolevsky A.S. and Shitova L.F. 2019.** The effect of infection of hard ticks *Ixodes ricinus* (L.) and *Ixodes persulcatus* Sch. (Acari: Ixodinae) with the causative agent of Lyme borreliosis (*Borrelia burgdorferi* s.l.) on their host search activity (using attractants). *Systematic and Applied Acarology*, **24**(12): 2358–2368. <https://doi.org/10.11158/saa.24.12.6>
- Humair P.F., Peter O., Wallich R. and Gern L. 1995.** Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland. *Journal of Medical Entomology*, **32**(4): 433–438. <https://doi.org/10.1093/jmedent/32.4.433>
- Korenberg E.I., Gorelova N.B. and Kovalevskii Y.V. 2002.** Ecology of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Russia. In: J.S. Gray, O. Kalh, R.S. Lane and G. Stanek (Eds). Lyme borreliosis. Biology, Epidemiology and Control. New York, CABI Publishing: 175–200. <https://doi.org/10.1079/9780851996325.0175>
- Korenberg E.I., Gorban L.Y., Kovalevskii Y.V., Frisen V.I. and Karavanov A.S. 2001.** Risk for human tick-borne encephalitis, borreliosis, and double infection in the pre-Ural region of Russia. *Emerging Infectious Diseases*, **7**: 459–462. <https://doi.org/10.3201/eid0703.017319>
- Korenberg E. and Likhacheva T. 2006.** Analysis of the long-term dynamics of tick-borne encephalitis (TBE) and ixodid tick-borne borreliosis (ITBB) morbidity in Russia. *International Journal of Medical Microbiology*, **296**(Suppl 1): 54–58. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2006.02.001>
- Korenberg E.I., Pomelova V. and Osin N. 2013.** Infections with natural focality transmitted by ixodid ticks. Moscow, 463 p. [In Russian].
- Korenberg E.I., Sirotkin M.B. and Kovalevskii Y.V. 2016.** A general scheme of circulation of Ixodid Tick-Borne Borreliosis Pathogens in the Natural Foci of Eurasia. *Entomological Review*, **96**: 484–499. <https://doi.org/10.1134/s0013873816040126>
- Korotkov Yu.S., Kislenko G.S., Burenkova L.A., Rudnikova N.A. and Karan L.S. 2008.** Spatial and temporal variability of *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* infection with the Lyme disease agent in Moscow region. *Parazitologiya*, **6**: 441–451.
- Kurtenbach K., De Michelis S., Sewell H.S., Etti S., Schafer S.M. and Holmes E. 2002.** The key roles of selection and migration in the ecology of Lyme borreliosis. *International Journal of Medical Microbiology*, **291** (Supl 33): 152–154. [https://doi.org/10.1016/S1438-4221\(02\)80029-7](https://doi.org/10.1016/S1438-4221(02)80029-7)
- Kurtenbach K., Sewell H.S., Ogden N.H., Randolph S.E. and Nuttall P.A. 1998.** Serum complement sensitivity as a key factor in Lyme disease ecology. *Infection and Immunity*, **66**: 1248–1251. <https://doi.org/10.1128/IAI.66.3.1248-1251.1998>
- Margos G., Vollmer S.A., Ogden N.H. and Fish D. 2011.** Population genetics, taxonomy, phylogeny and evolution of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Infection, Genetics and Evolution*, **11**: 1545–63. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2011.07.022>
- Mongodin E.F., Casjens S.R., Bruno J.F., Xu Y. et al. 2013.** Inter- and intra-specific pan-genomes of *Borrelia burgdorferi* sensu lato: genome stability and adaptive radiation. *BMC Genomics*, **14**: 693. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-693>
- Naumov R.L., Vasilieva I.S., Gutova V.P. and Ershova A.S. 1998.** Reproduction of the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* s. l. in the taiga tick *Ixodes persulcatus*. *Parazitologiya*, **32**(5): 412–421. [In Russian].
- Nefedova V.V., Korenberg E.I. and Gorelova N.B. 2010.** Genetic variants of *Borrelia garnii*, a widespread Eurasian causative agent of diseases of ixodic tick borreliosis. *Molecular Genetics, Microbiology and Virology*, **25**: 95–100. [In Russian] <https://doi.org/10.3103/s089141681003002x>
- Ogden N.H., Artsob H., Margos G. and Tsao J. 2014.** Non-rickettsial tick-borne bacteria and the diseases they cause. In: Sonenshine, DE, Roe, RM (Eds), Biology of ticks. Vol 2, Oxford University Press: 278–312.
- Postic D., Assous M.V., Grimont P.A.D. and Baranton G. 1994.** Diversity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato evidenced by restriction fragment length polymorphism of rrf (5S)-rrl (23S) intergenic spacer amplicons. *International Journal of Systematic Bacteriology*, **44**: 743–752. <https://doi.org/10.1099/00207713-44-4-743>
- Postic D., Korenberg E., Gorelov N., Kovalevskii Yu.V., Belenger E. and Baranton G. 1997.** *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Russia and neighbouring countries: high incidence of mixed isolates. *Research in Microbiology*, **148**: 691–702. [https://doi.org/10.1016/s0923-2508\(99\)80068-0](https://doi.org/10.1016/s0923-2508(99)80068-0)

- Pritt B.S., Mead P.S., Johnson D.K.H., Neitzel D.F. et al. 2016.** Identification of a novel pathogenic *Borrelia* species causing Lyme borreliosis with unusually high spirochaetaemia: A descriptive study. *Lancet Infection Diseases*, **16**: 556–564. [https://doi.org/10.1016/s1473-3099\(15\)00464-8](https://doi.org/10.1016/s1473-3099(15)00464-8)
- Rudenko N., Golovchenko M., Vancova M., Clark K., Grubhoffer L. and Oliver J.H. 2016.** Isolation of live *Borrelia burgdorferi* sensu lato spirochaetes from patients with undefined disorders and symptoms not typical for lyme borreliosis. *Clinical Microbiology and Infection*, **22**: 267. <https://doi.org/10.1016/j.cmi.2015.11.009>
- Scott J.D., Foley J.E., Anderson J.F., Clark K.L. and Durden L.A. 2017.** Detection of Lyme disease bacterium, *Borrelia burgdorferi* sensu lato, in blacklegged ticks collected in the Grand River Valley, Ontario, Canada. *International Journal of Medical Sciences*, **14**: 150. <https://doi.org/10.7150/ijms.17763>
- Skuballa J., Oehme R., Hartelt K., Petney T., Bücher T., Kimmig P. and Taraschewski H. 2007.** European hedgehogs as hosts for borrelia spp in Germany. *Emerging Infectious Diseases*, **13**(6): 952–953. <https://doi.org/10.3201/eid1306.070224>
- Tsao J.I. 2009.** Reviewing molecular adaptations of Lyme borreliosis spirochetes in the context of reproductive fitness in natural transmission cycles. *Veterinary Research*, **40**: 36. <https://doi.org/10.1051/vetres/2009019>
- Tupikova N.V. and Kaleda L.V. 1957.** Determining the age of rodents. In: A.N. Formozov (Ed.). Fauna and ecology of rodents. Moscow University Press, **5**: 119–154. [In Russian].
- Vasilieva I.S. and Naumov R.L. 1996.** Lyme disease-parasitosis system, the state of the problem communication. I. Pathogens and vectors. *Acarina*, **4**: 53–75. [In Russian].
- Vennestrøm J., Egholm H. and Jensen P.M. 2008.** Occurrence of multiple infections with different *Borrelia burgdorferi* genospecies in Danish *Ixodes ricinus* nymphs. *International Parasitology*, **57**: 32–37. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2007.07.004>
- Wang G. 2015.** Chapter 104 – *Borrelia burgdorferi* and other *Borrelia* species. In: Y.-W. Tang, D. Liu, J. Schwartzman, M. Sussman and I. Poxton (Eds). *Molecular Medical Microbiology*, **3**: 1867–1909. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-397169-2.00104-9>