



УДК 576.895.42

## ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ТАЁЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS* SCH. (PARASITIFORMES: IXODIDAE) В УСЛОВИЯХ ПРИРОДНЫХ БИТОПОВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.А. Григорьева

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

### РЕЗЮМЕ

В статье проанализированы особенности развития таёжного клеща на основе многолетних наблюдений за потомством 30 самок на протяжении жизни клещей на всех фазах развития, в активном и неактивном состоянии, в периоды зимовки и метаморфоза. Показано, что жизненный цикл развития *Ixodes persulcatus* в условиях Ленинградской области (северо-запад России) проходит за 3 года, за год развивается только одна фаза. Абсолютный возраст таежного клеща составляет 3 года. Календарный возраст личинок и нимф при благоприятных абиотических и биотических факторах может достигать 11–12 месяцев, календарный возраст имаго не превышает 11 месяцев.

**Key words:** *Ixodes persulcatus*, многолетние закладки, жизненный цикл, абсолютный и календарный возраст

## PECULIARITIES OF TAIGA TICK *IXODES PERSULCATUS* SCH. (PARASITIFORMES: IXODIDAE) DEVELOPMENT IN NATURAL BIOTOPES IN LENINGRADE PROVINCE

L.A. Grigoryeva

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

### ABSTRACT

The peculiarities of taiga tick development were analysed on basis of long-term observations of generations of 30 females during life of ticks at the all stages, in active and inactive conditions, in periods of wintering and metamorphosis. The life cycle of *Ixodes persulcatus* in the conditions of Leningrad Province (north-west of Russia) lasts 3 years, only one stage is developed per year. Absolute age of taiga tick is equal to 3 years. Calendar age of larvae and nymphs could reach 11–12 months, calendar age of imago is not more than 11 months in favorable biotic and abiotic factors.

**Key words:** *Ixodes persulcatus*, long-term making of ticks, life cycle, absolute and calendar age

### ВВЕДЕНИЕ

Таёжный клещ (*Ixodes persulcatus*) широко распространен на территории Северо-Западного региона и, в частности, на территории Ленинградской области. Ему принадлежит ведущая роль в сохранении и передаче возбудителей таких природноочаговых инфекций, как клещевой энцефалит и

иксодовые клещевые боррелиозы (Korenberg et al. 2002; Коренберг [Korenberg] 2003; Токаревич и др. [Tokarevich et al.] 2008). Популяционная экология таёжного клеща наиболее полно изучена (Хейсин и др. [Heysin et al.] 1955; Бабенко и др. [Babenko et al.] 1985; Коренберг и др. [Korenberg et al.] 1985). Схема демографического анализа природных популяций клещей, разработанная ещё в конце 40-х

годов прошлого века (Сердюкова [Serdyukova] 1948) и сохранившая актуальность из-за трудоёмкости работы с иксодовыми клещами, основана на показателях относительной численности в выборках активных особей, находящихся в поисках прокормителя.

Особенности биологии клещей в непаразитические периоды их жизни практически не известны, однако в жизненном цикле на свободную, непаразитическую жизнь клещей приходится значительно большее время, в течение которого они испытывают существенное влияние абиотических факторов, температуры и влажности в микростациях их обитания. Из всего периода жизни в природе, продолжающегося не менее 2 лет (Бабенко и др. [Babenko et al.] 1985), на период питания кровью на прокормителе приходится всего лишь 14–20 суток (по 2–4 сут питаются личинки и нимфы и 7–14 сут – самки). В лаборатории полный жизненный цикл клещи рода *Ixodes* могут проходить за один год (Григорьева [Grigoryeva] 2011). Основное влияние на продолжительность и эффективность развития иксодовых клещей в природе оказывают сезонные колебания температуры и влажности, продолжительности светового дня.

В обзорах Балашова [Balashov] (1989, 1998) проводится анализ влияния предельных значений температуры и влажности на клещей по результатам многочисленных лабораторных исследований отечественных и зарубежных авторов. Для построения прогностических моделей численности европейского лесного клеща (Rundolph 2004; Dobson et. al. 2011; Estrada-Pena and Estrada-Sanchez 2014), которые также базируются на сборах активных клещей в природе и наблюдениях за таким особями во временных выборках, также используются гигротермические показатели. Развитие таёжного клеща происходит в течение многолетнего жизненного цикла, в ходе которого клещ сменяет 3 хозяев и развивается с диапаузой (Балашов [Balashov] 2012).

Структура популяций клещей рода *Ixodes* сложна. Одна генерация состоит из четырех фаз развития: яйцо, личинка, нимфа, взрослый клещ (самка, самец). В свою очередь каждая из них, кроме яиц и самцов, может находиться на стадии голодной, питающейся и напитавшейся особи. Каждая стадия образует отдельную гемипопуляцию, занимает свою микросреду обитания и

специфично реагирует на комплекс биотических и абиотических факторов.

Продолжительность жизненных циклов клещей в природе зависит от климатических особенностей региона и может составлять от 2 до 6 лет (Бабенко и др. [Babenko et al.] 1985; Балашов [Balashov] 2010). В онтогенезе иксодин существуют периоды диапауз как адаптация к меняющимся условиям среды, что, в свою очередь, приводит к увеличению сроков развития. Благодаря диапаузе клещи переживают неблагоприятные условия и достигается синхронизация активности голодных особей разных возрастных когорт (Белозеров [Byelozuorov] 1981, 1998). Принято считать, что популяции взрослых клещей, активизирующихся весной, могут состоять из особей, различающихся на несколько лет календарного возраста. Такие особи, принадлежащие к разным возрастным когортам, должны отличаться скоростью старения и гибели от истощения.

Таким образом, демографический анализ природных популяций клещей базируется на показателях относительной численности в выборках активных особей, находящихся в поисках прокормителя. Особенности биологии клещей в непаразитические периоды их жизни практически не известны. Возрастная гетерогенность клещей в природных популяциях и её значение в реализации многолетних жизненных циклов остаются не исследованными. Исследования изменений возрастного состава популяций особенно востребованы, так как имеют прогностическую направленность (прогноз изменений численности клещей в природных биогеоценозах) в связи с высокой эпидемической и эпизоотической значимостью этих членистоногих. На основе материала, полученного из природы и культивируемого в виде многолетних закладок в природных биотопах, характерных для обитания таёжного клеща, мы предполагаем получить достоверные сведения о выживаемости и смертности, сроках активности и диапаузы клещей на всех фазах жизненного цикла и, особенно, в периоды их непаразитического существования. Выполненная работа представит объективную и наиболее полную картину демографических изменений в природных популяциях таёжного клеща на протяжении их непаразитического существования, а также сроков активизации и продолжительности жизни активных особей в условиях Северо-запада России на примере Ленинградской области.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе используется оригинальная методика закладок клещей, имитирующая развитие клещей в природе. Предпринимаемые ранее исследователями (Жмаева и Пионтковская [Zhmayeva and Pyontkovskaya] 1964) разовые закладки клещей в мешочках из мельничного газа или в деревянных кольцах и стаканах использовались для наблюдений за какой-либо одной фазой цикла на протяжении сезона активности или зимовки. Материал, который использовали для закладок, мог не соответствовать реальным процессам и возрасту особей в природных популяциях, потому что клещей, как правило, получали после лабораторного культивирования, где предварительные условия содержания существенно отличались от природных.

Предлагаемая нами методика не имеет аналога, так как позволяет последовательно проследить изменения с клещами на протяжении всего цикла развития. В культуре поставлены пять генераций и полностью прослежен трехлетний жизненный цикл таёжного клеща на материале закладок. Закладки формировали для того, чтобы проследить поэтапное развитие клещей в условиях природных биотопов, абсолютно идентичных тем, в которых таёжный клещ развивается в условиях северо-запада России; причем практически в любой период развития, кроме зимы, можно наблюдать и учитывать изменения, происходящие с особями в эксперименте.

Закладки основываются на клещах, полученных из 5–15 кладок за сезон. Выплод личинок и количество яиц в кладке считали на примере одной кладки за сезон. За клещами в закладках на всех фазах наблюдали в течение всего периода их активности, учитывая количественные и качественные изменения в выборках (сроки выплода, активизации, рождаемость, смертность, выживаемость). Развитие клещей в закладках происходило в естественных природных биотопах, контрольные наблюдения проводили 1–2 раза в неделю. На периоды кормления активизировавшихся особей извлекали из садков, кормили личинок и нимф на белых мышах, самок – на кроликах в лаборатории по стандартным методикам. Накормленных особей возвращали в закладки. Среднесуточные изменения температуры и влажности ежесекундно регистрировали по показаниям погодной

станции с измерением температуры и влажности (BL503, China) в припочвенном слое. Колебания температуры на протяжении сезона исследований (апрель–октябрь) соответствовали средним месячным показателям в условиях Курортного района Санкт-Петербурга и Выборгского района Ленинградской обл. (Исаченко [Isachenko] 2002). Влажность в закладках составляла 60–98%.

Клещи в закладках содержатся в индивидуальных или групповых садках (диаметр – 5 см, высота – 30 см) из мельничного газа с тонким алюминиевым каркасом в основании. Садки с клещами на разных стадиях развития помещают в сетчатый садок из нержавеющей стали (диаметр – 50 см, высота – 50 см) с крышкой, он проницаем для воздуха и света. В основание садка укладывали слой сфагнома, перемешанный с дубовыми листьями, обеспечивающий поддержание влажности (60–98%) и обладающий бактерицидными и фунгицидными свойствами. Высота этого слоя достигала 30 см. Каждый большой садок опускали в почвенную нишу в биотопе, типичном для обитания таёжного клеща, на глубину 40 см, так что верхняя часть садка оказывалась выше уровня почвы, а активные клещи в газовых садках могли совершать вертикальные миграции. Большой садок устанавливали на слой песка для создания дренажа и обкладывали слоем сфагнома с дубовыми листьями по бокам. При таком способе содержания клещей весенне–летне–осенние наблюдения вполне доступны и обеспечивали возможность контроля и учета температурно-влажностного режима, состояния и активности клещей.

Для зимовки газовые садки перекладывали сфагнумом и опавшим дубовым листом в полости большого садка. Почвенную нишу углубляли до 60 см, в нее устанавливали большой садок, который закрывали со всех сторон опавшей листвой. Зимовка клещей происходила под 5–10 сантиметровым листовым слоем так же, как и в природе. Вскрытие садков после зимовки производили в апреле с появлением первых проталин. Взрослых клещей для постановки генераций собирали в начале–середине сезона активности на протяжении 5 лет в разных районах Санкт-Петербурга (Невский, Курортный) и Ленинградской области (Выборгский, Тосненский). Всего за 5 сезонов наблюдения (три полных цикла) исследовано потомство 30 самок таёжного клеща: 30 яйцекладок с общей численностью яиц 82012. Из 82000 вы-

плодившихся личинок было накормлено 1882, из них перелиняли в нимфы 1581 особей, из которых питались только 725 клещей. Из них перелиняли на имаго 410 особей (Табл. 1).

Для определения продолжительности выживания личинок и нимф в природных биотопах с многолетним устойчивым существованием популяций таёжного клеща в условиях смешанных лесов в Ленинградской и Новгородской областях были сделаны разовые закладки голодных нимф (10 по 10 особей) и личинок (10 по 50 особей) в газовых садках. Количество активных особей оценивали еженедельно в июне–июле 2013 г.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

За пять лет наблюдений поставлены пять генераций. Полностью прослежен трехлетний жизненный цикл таёжного клеща (Табл. 2.) на трех генерациях. Установлено, что личинки, полученные от самок, питавшихся в мае–начале июня, выплываются в течение июля–начале августа. Через месяц со 100% выживаемостью они готовы питаться. Накормленные личинки успешно зимуют, выживая на 99.3–100%, а выживаемость голодных личинок находится в большей зависимости от влажности среды обитания: в условиях северо-запада России после зимовки могут сохраняться до 100% от особей, помещенных в закладку. Перезимовавшие сытые личинки вступают в морфогенез в конце июня–июле, в конце июля–начале августа линяют в нимфы 84.9% особей от числа перезимовавших, однако готовы к питанию в конце августа–сентябре только около 20% из них.

Зимуют голодные и напитавшиеся нимфы, причем выживаемость после зимовки у тех и других высокая – 88.6% и 100% соответственно. После зимовки наиболее активно питаются нимфы в мае, особенно в первую–вторую декаду, проявляя 100% присасываемость и полное питание. К середине июня, несмотря на высокую активность, напитывается не более 27% голодных нимф. Из нимф, питавшихся в мае–июне, взрослые клещи выплываются в конце июля–начале августа (22.5% от численности напитавшихся нимф в закладке). Они начинают проявлять активность в поиске прокормителя к концу августа. Часть самок делает попытки питаться и может делать это успешно, однако напитавшиеся самки и отложенные ими яйца погибают во время зимовки.

Выплодившиеся осенью голодные взрослые клещи успешно зимуют (100%) и активизируются весной следующего года. Общая продолжительность жизни, или календарный возраст взрослых клещей весенних сборов составляет для молодых клещей 8.5–10 месяцев, зрелых – 9.5–10.5 месяцев и старых – 10.5–11 месяцев.

Возрастные характеристики даны в соответствии с классификацией биологического возраста взрослых клещей, разработанной на определении количества жира в кишечнике и жировом теле (Балашов и Григорьева [Balashov and Grigoryeva] 2010; Григорьева [Grigoryeva] 2011, 2012, 2013). Все они выплодились из нимф, которые питались и перелиняли в предыдущем сезоне. Неперелинявшие личинки, нимфы, имаго, которые могли бы остаться в состоянии диапаузы на следующие сезоны, в наших наблюдениях отсутствовали, что свидетельствует о трехлетнем цикле развития таёжного клеща в регионе исследований.

Линька личинок одной генерации, напитавшиеся в августе–сентябре, через месяц после вылода и в мае–июне следующего года, через 10–11 месяцев после вылода, происходит в одни и те же сроки – во второй, третьей декаде июля–первой декаде августа. Аналогичные сроки характерны и для нимф, питавшихся в августе–сентябре и в мае–июне. Однако личинки и нимфы, питавшиеся в августе–сентябре, уходят на зимовку в состоянии диапаузирующих напитавшихся личинок и нимф. После зимовки они сохраняют подвижность, у них функционирует кишечник (осуществляется дефекация), что свидетельствует об активном пищеварении.

Начало метаморфоза на следующую фазу развития, которое у иксодин хорошо различимо по изменению прозрачности кутикулы, прекращению дефекации, потере подвижности и прикреплению к элементам субстрата, приходится на конец июня – начало июля. Личинки и нимфы, питавшиеся в мае–июне, приступают к метаморфозу в конце июня–начале июля, через 0.5–2 месяца после питания. В течение периода от питания до начала метаморфоза они сохраняют подвижность, позволяющую им передвигаться в растительном субстрате в слое с наиболее комфортной для них влажностью (80–96%).

Таким образом, сроки метаморфоза клещей на преимагинальных фазах развития, относящихся к одним генерациям, но питающимся до и после

**Таблица 1.** Фактический материал, полученный за период работы с многолетними закладками клещей (2010–2014 гг.).

	2010–2012 гг.	2011–2013 гг.	2012–2014 гг.
Сбор имаго	23–25.05.2010	22.05.2011	9.05.2013
Кормление имаго	30.05–5.06.2010, 5 самок.	8–15.06.2011, 20 самок.	10–17.05.2012, 4 самки.
Яйцекладка	10–25.06.2010 (2828 яиц в кладке). 5 кладок.	20–30.06.2011 (2999 яиц в кладке). 20 кладок.	20.05–4.06.2012 (2657 яиц в кладке). 4 кладки.
Выплод личинок	С 20.07.2010, 100% личинок от числа отложенных яиц (2828 личинок из кладки).	1–10.08.2011, 99.0% личинок от числа отложенных яиц (2969 личинок из кладки).	С 23.07.2012, 100% личинок от числа отложенных яиц (2657 личинок из кладки).
Кормление личинок	6–9.09.2010, присасывание охотное, 100%, питание быстрое и дружное. Всего накормлено 500 личинок.	20–23.09.2011; 8–11.05.2012 присасывание охотное, 100%, питание быстрое и дружное. Всего накормлено 892 личинок.	21–24.09.2012, питались только 13.5% активных личинок, 8–11.05.2013 – 100% присасывание и быстрое пита- ние. Всего накормлено 490 личинок.
Зимовка личинок	Закладка клещей на зимовку произведена 29.10.2010, клещи извлечены после зимовки 25 04.2011. Выживаемость голодных после зимовки составила 100%, сытых – 99.3%.	Закладка клещей на зимовку про- изведена 30.10.2011, клещи извлечены после зимовки 27.04.2012. Выживаемость голодных и напитавшихся осенью личинок после зимовки составила 100%.	Закладка клещей на зимовку произведена 27.10.2012, клещи извлечены после зимовки 29.04.2013. Выживаемость голодных и напитавшихся осенью личинок после зимовки составила 100%.
Выплод нимф	10–20.07.2011 – 84.9% от числа напитавшихся личинок, 425 нимф	20.07–8.08.2012 – 80.3% от числа напитавшихся личинок, 717 нимф.	27.07–13.08.2013 – 89.5% от числа напитавшихся личинок, 439 нимф.
Кормление нимф	20–23.09.2011 питались 19.1% активных нимф, посаженных на мышей. 12–16.05.2012 питались 58% активных нимф, посаженных на кролика. Всего накормлено 208 нимф.	26–30.09.2012 питались 29.2% активных нимф, посаженных на мышей. 20–25.05.2013 питались 93% от активных нимф (80 из 86 особей). 19–22.06.2013 питались 41.6% активных нимф, посаженных на мышей. Всего накормлено 464 нимфы.	Осенью нимфы не питались. 5–9.06.2014 накормлены 53 нимфы из 60, подготовленных для кормления (88%).
Зимовка нимф	Закладка на зимовку произведена 30.10.2011, после зимовки клещи извлечены 27.04.2012. Голодные нимфы после зимовки выжили в 88.6% случаев, питавшиеся осенью – в 100% случаев.	Закладка клещей на зимовку произведена 27.10.2012, клещи извлечены после зимовки 29.04.2013. Выживаемость голодных нимф после зимовки составила 98.8%, напитавшихся осенью нимф – 100%.	Закладка клещей на зимовку произведена 24.10.2013, клещи извлечены после зимовки 15.04.2014. Выживаемость голодных нимф после зимовки составила 78.4%.
Выплод имаго	20.07–7.08.2012 на имаго перелиняло 55.8% особей от числа напитавшихся нимф. Получено 116 взрослых клещей, 65 самцов и 51 самка.	20–26.08.2013 на имаго перелиняло 57.1% особей от числа напитавшихся весной нимф. Получено 265 взрослых клещей, 139 самцов и 126 самок.	10–20.08.2014 на имаго перелиняло 54.5% особей от числа напитавшихся весной нимф. Получено 29 взрослых клещей, 16 самцов и 13 самок.

**Table 1.** Actual materials, finding during work with long-term making of the ticks (2010–2014 years).

	2010–2012	2011–2013	2012–2014
Collecting adults	23–25.05.2010	22.05.2011	9.05.2013
Feeding of adults	30.05–5.06.2010, 5 females	8–15.06.2011, 20 females	10–17.05.2012, 5 females
Clutching	10–25.06.2010 (2828 eggs in clutch), 5 clutches	20–30.06.2011 (2999 eggs in clutch). 20 clutches	20.05–4.06.2012 (2657 eggs in clutch). 5 clutches
Hatching of larvae	Since 20.07.2010, 100% of larvae from number of laid eggs (2828 larvae from clutch).	99.0% of larvae from number of laid eggs (2969 larvae from clutch).	Since 23.07.2012, 100% of larvae from number of laid eggs (2657 larvae from clutch).
Feeding of larvae	Readily suction, fast and united feeding (100%). 500 larvae are fed in total.	Readily suction, fast and united feeding (100%). 892 larvae are fed in total.	Only 13.5 % of active larvae ate. 8–11.05.2013, fast and united feeding (100%). 490 larvae are fed in total.
Wintering of larvae	The laying of ticks on wintering is made 29.10.2010, ticks are taken after wintering 25.04.2011. The survival of the hungry ticks after wintering was 100%, engorged – 99.3%.	The laying of ticks on wintering is made 30.10.2011, ticks are taken after wintering 27.04.2012. The survival of hungry and become engorged in the autumn larvae after wintering was 100%.	The laying of ticks on wintering is made 27.10.2012, ticks are taken after wintering 29.04.2013. The survival of hungry and become engorged in the autumn larvae after wintering was 100%.
Hatching of nymphs	10–20.07.2011 – 84.9% of number of the become engorged larvae, 425 nymphs.	20.07–8.08.2012 – 80.3% of number of the become engorged larvae, 717 nymphs.	27.07–13.08.2013 – 89.5% of number of the become engorged larvae, 439 nymphs.
Feeding of nymphs	20–23.09.2011 19.1% of the active nymphs fed on mice. 12–16.05.2012 58% of the active nymphs fed on a rabbit. In total 208 nymphs are engorged.	26–30.09.2012 29.2% of the active nymphs fed on mice. 20–25.05.2013 93% of active nymphs (80 of 86 individuals) engorged. 19–22.06.2013 41.6% of the active nymphs fed on mice. In total 464 nymphs are engorged.	Nymphs didn't feed in autumn. 5–9.06.2014 53 nymphs from 60, prepared for feeding (88%) are engorged.
Wintering of nymphs	Long-term set on wintering is made 30.10.2011, after wintering ticks are taken 27.04.2012. Hungry nymphs after wintering survived in 88.6% of cases, feeding in the autumn – in 100% cases.	The laying of ticks on wintering is made 27.10.2012, ticks are taken after wintering 29.04.2013. The survival of hungry nymphs after wintering made 98.8% and nymphs became engorged in autumn – 100%.	The laying of ticks on wintering is made 24.10.2013, ticks are taken after wintering 15.04.2014. The survival of hungry nymphs after wintering made 78.4%.
Hatching of adults	20.07–7.08.2012 55.8% of ticks hatched from number of engorged nymphs. 116 adults, 65 males and 51 females were received.	20–26.08.2013 57.1% of ticks of number of the nymphs who engorged in the spring hatched on an adults. 265 adults, 139 males and 126 females were received.	10–20.08.2014 on an imago перелиняло 54.5% of ticks of number of the nymphs who engorged in the spring hatched on an adults. 29 adults, 16 males and 13 females were received.

**Таблица 2.** Периодизация жизненного цикла таёжного клеща в условиях Ленинградской области (сводные данные за период наблюдений 2010–2014гг).

Фазы развития	Основные события на протяжении жизни каждой фазы	Характеристика этих событий
Самки, самцы	Сбор	Первая, вторая и третья декады мая
	Кормление	Май–июнь
	Яйцекладка	С середины мая до конца июня
Яйца	Эмбриогенез	Развитие яиц продолжается 40–50 сут
Личинки	Выплод	С третьей декады июля по вторую декаду августа, 99–100% личинок выплывает от числа отложенных яиц.
	Кормление	Сентябрь, май–первая декада июня следующего года. Присасывание охотное, питание быстрое, 100%.
	Зимовка	Выживаемость голодных личинок после зимовки составила – 100%, сытых – 99.3 – 100%
Нимфы	Выплод	Вторая – третья декада июля – первая декада августа, выплывает 84.9%, от числа напитавшихся личинок, остальные гибнут.
	Кормление	Вторая – третья декады сентября, питались 16.1% активных нимф, посаженных на мышей; со второй декады мая по третью декаду июня питались 41.6 – 93% активных нимф на кролике и мышах.
	Зимовка	Голодные нимфы после зимовки выживают в 88.6% случаев, питавшиеся осенью нимфы выживают в 100% случаев
Взрослые клещи	Выплод	Третья декада июля – первая декада августа – на имаго линяет 55.8% особей от числа питавшихся нимф, остальные гибнут.

**Table 2.** Periodization of taiga tick life cycle in the Leningrad region (aggregate date during of the periods of observation 2010–2014 years).

Development phases	Main events throughout life cycle of each phase	Characteristic of these events
Females, males	Collecting	First, second and third decades of May
	Feeding	May–June
	Clutching	From the middle of May until the end of June
Eggs	Embryogenesis	Development of eggs proceeds 40–50 days
Larvae	Hatching	From third decade of July to the second decade of August, 99–100% of larvae hatch from number of the postponed eggs.
	Feeding	September, May – the first decade of June of the next year. Readily suction, fast feeding, 100%.
	Wintering	Survival of hungry larvae after wintering – 100%, engorged – 99.3 – 100%.
Nymphs	Hatching	Second – third decades of July – the first decade of August, 84.9% of ticks hatch from number of the engorged larvae, the others perish.
	Feeding	Second – third decades of September, 16.1% of the active nymphs fed on mice; from second decade of May to the third decade of June 41.6 – 93% of active nymphs fed on a rabbit and mice.
	Wintering	Hungry nymphs after wintering survive in 88.6% of cases, engorged on autumn nymphs survive in 100% of cases.
Adult ticks	Hatching	Third decade of July – the first decade of August – 55.8% of engorged ticks hatch, the others perish.

зимовки, практически совпадают и приходятся на период с конца июня до начала августа, что составляет примерно 30–50 (60) сут. Следует отметить, что при лабораторном культивировании личинок и нимф иксодин метаморфоз на следующую фазу развития при температуре содержания клещей 18–22 °С проходит примерно в те же сроки, и линька наступает через 30–40 сут (Григорьева [Grigoryeva] 2007, 2011).

Календарный возраст личинок и нимф может достигать 11–12 месяцев. В экспериментальных закладках голодные личинки и нимфы в 100% случаев сохраняли активность до середины июня. К концу июня активность проявляют 15% нимф, а способна напитаться – лишь половина из них (49.8%). К середине–концу июля отмечали единичных активных нимф, не более 1–3% от общего числа особей в закладке, из которых лишь 17.5% успешно питывались, остальные погибали. 10–20% голодных личинок могут сохранять агрессивность до середины–конца июля, 50% из них могут успешно напитаться, к началу августа отмечали лишь единичных особей. В экспериментальных кормлениях личинки и нимфы, питавшиеся в середине–конце июля, успевают переварить кровь, завершить метаморфоз и перелинять к концу сентября–началу октября. Продолжительный период активности наблюдается лишь в биотопах, сохраняющих в глубокой растительной подстилке оптимальную для клещей влажность (70–98%) на протяжении всего сезона активности. Снижение влажности до 50% через 2–3 сут вызывает гибель до 40–50% особей в закладках, а до 40% – гибель всех особей, особенно личинок.

Исходя из перечисленного выше, можно условно подсчитать, каким будет потомство одной самки, которая смогла напитаться и отложить яйца. Самка *Ixodes persulcatus* откладывает 2764 яиц (2657–2999 штук). Из них выплывает 2750 личинок (99.5% от числа отложенных яиц). Успешно питаются 2742 личинки до и после зимовки (99.7% от числа голодных личинок). Из них выплывают 2328 нимф (84.9% от числа напитавшихся личинок), причем 843 нимфы эффективно питаются (36.2% от числа активных нимф). Из напитавшихся нимф во взрослых клещей линяет 470 особей (55.8% от числа напитавшихся нимф).

Потенциальные возможности развития потомства одной самки таёжного клеща рассчитаны нами, исходя из средних данных, полученных в

многолетнем эксперименте в условиях Ленинградской области без учета понижающих факторов (достаточность прокормителей и эффективное питание, неблагоприятное воздействие абиотических факторов). Следует полагать, что основным фактором, понижающим численность клещей в Ленинградской области, является недостаток прокормителей, особенно для взрослой фазы.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Ареал *Ixodes persulcatus* вытянут в широтном направлении сплошной полосой, охватывая южную часть подзоны средней тайги и всю подзону южной тайги Евразии. Таёжного клеща регистрируют от Польши до о. Хоккайдо (Япония) и северной части полуострова Корея (Филиппова [Filippova] 1977). Обширная география распространения таёжного клеща подразумевает достаточно широкий диапазон климатических показателей, среди которых наиболее важными являются сумма среднесуточных температур в дни с температурами выше +10 °С (1600–2400) и продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше + 10 °С (90–180 сут, в скобках указаны климатические показатели для Ленинградской области).

Соотношение этих факторов в различных участках ареала приводит к вариациям сроков вступления в диапаузу разных фаз развития, продолжительности развития клещей разных фаз и, соответственно, продолжительности жизненного цикла в целом. Кроме того соотношение этих климатических факторов определяет изменения демографических показателей в популяциях таёжного клеща в различных частях ареала, включая возрастной состав личинок, нимф, самцов и самок в сезоны активности.

В ходе многолетнего исследования жизненного цикла таёжного клеща методом закладок было подтверждено существовавшее ранее предположение (Золотов и Кузнецова [Zolotov and Kuznetsova] 1967), что полный цикл развития *Ixodes persulcatus* в условиях Ленинградской области (северо-запад России) проходит за 3 года; за год происходит развитие только одной фазы (Табл. 3). Таким образом, абсолютный возраст как время, прожитое в общей сложности особью в активном и пассивном состоянии во всех фазах развития от момента откладки яйца (Коренберг



**Таблица 3.** Детализация трёхлетнего жизненного цикла таёжного клеща (*Ixodes persulcatus*, Ixodinae).

Год/ месяц	Сентябрь, октябрь	Ноябрь–март зимовка	Апрель	Май	Июнь–июль	Июль–август морфогенез	Август выплод
			Активность и питание				
1-й год	Самки и самцы, выплодившиеся в августе не активны	Зимуют голодные	Активность, питание, яйцекладка (май–июнь)			Эмбриогенез	Выплод личинок
2-й год	Активные личинки со второй половины августа могут питаться	Зимуют голодные в состоянии послелиноного доразвития и напитавшиеся в состоянии морфогенетической диапаузы	Активность голодных личинок, питание и переваривание крови. Напитавшиеся осенью переваривают кровь			Личиночно-нимфальный морфогенез	Выплод нимф
3-й год	Активность и поиск прокормителя осенью проявляют 16% выплодившихся нимф	Зимуют голодные в состоянии послелиноного доразвития и напитавшиеся в состоянии морфогенетической диапаузы	Активность голодных нимф, питание и переваривание крови. Напитавшиеся осенью переваривают кровь			Нимфально-имагинальный морфогенез	Выплод самок и самцов

**Table 3.** Detailed elaboration of taiga tick (*Ixodes persulcatus*, Ixodinae) three-years life cycle.

Year/month	September October	November–March wintering	April	May	June–July	July–August morphogenesis	August hatching
			Activity and feeding				
First year	Females and males hatching in august no active	Winter as hungry	Activity, feeding, clutching (may–june)			Embryogenesis	Hatching of larvae
Second year	Active larvae can feeding in second half of august	Hungry larvae winter in station of post molt development, engorged larvae winter in morphogenetic diapause	Activity of hungry larvae, feeding and digestion of blood. Larvae which engorged in autumn digest the blood			Larvae-nymph morphogenesis	Hatching of nymphs
Third year	Activity and host search give evidence 16% of hatching nymphs in autumn	Hungry nymphs winter in station of post molt development, engorged nymphs winter in morphogenetic diapause	Activity of hungry nymphs, feeding and digestion of blood. Nymphs which engorged in autumn digest the blood			nymph-imago morphogenesis	Hatching of females and males

[Korenberg] 1974) таежного клеща в условиях северо-запада России, составляет 3 года. Календарный возраст личинок и нимф при благоприятных абиотических и биотических факторах может достигать 11–12 месяцев, календарный возраст имаго не превышает 11 месяцев. Особи, происходящие из одной яйцекладки, синхронно подходят в развитии к фазе имаго. Соответственно, все имаго, активизирующиеся весной, принадлежат к одной и той же возрастной когорте, как, собствен-

но, все активные особи в фазе личинки или в фазе нимфы (до августа) являются «ровесниками».

Давно принятое в литературе представление о мозаичном или пятнистом распределении популяций иксодовых клещей в реальности демонстрирует сложную пространственную структуру популяций с закономерным чередованием участков, характеризующихся различной численностью клещей (Коренберг [Korenberg] 1974). Пространственная структура популяции чрезвычайно

лабильна вследствие действия на неё биотических (достаточность прокормителей) и абиотических (температурно-влажностные показатели среды обитания, а также чрезвычайные погодные факторы в виде заморозков, наводнений, засухи) факторов.

Таким образом, численность имаго как наиболее часто используемый показатель пространственной структуры популяции в каждый сезон активности формируется в результате действия абиотических и биотических факторов на клещей, находящихся на предыдущих фазах развития – личинки и нимфы. Представленные нами показатели изменений численности клещей на протяжении их жизненного цикла характеризуют оптимальные значения для территории Ленинградской области для участков популяций с благоприятным сочетанием температурно-влажностного режима и обилия прокормителей, которые вполне существуют в не тронутых хозяйственной деятельностью лесных массивах.

Клещ на каждой фазе своего развития проходит ряд последовательных этапов, которые Ю.С. Балашов [Balashov] (1967), опираясь на особенности личинных и гонотрофических ритмов, определяющих закономерную повторяемость морфологических, физиологических и экологических изменений на каждой фазе развития, определил как: 1) послелинчное доразвитие, 2) активность, 3) питание, 4) линька, 5) яйцекладка. Активность клеща как холоднокровного организма зависит от температуры окружающей среды. Соответственно, нападать и питаться он может в периоды с температурой окружающей среды не ниже 10–12 °С. Однако для переваривания полученной крови ему требуется продолжительный период положительных температур.

В лабораторных условиях при 18–22 °С личинки, нимфы и самки переваривают кровь за 1–1.5 месяца. В природе чем раньше клещ напается, тем продолжительнее период переваривания. У личинок и нимф, напитавшихся в августе – сентябре предыдущего года, пищеварение прерывается диапаузой и завершается только к концу июня – началу июля, т.е. продолжается 4–5 месяцев. Личинки и нимфы, питающиеся в конце апреля, мае, июне следующего года, переваривают кровь за 1–2 месяца. По нашему мнению, общая сумма положительных температур мая и июня (выше 10 °С), приводящая к стабильной активности обмен-

ных процессов, позволяет завершить переваривание крови и создать депо запасных питательных веществ в кишечных клетках для следующей фазы жизненного цикла клеща. Начало метаморфоза совпадает с полным поглощением крови из полости кишки.

Соответственно, созданные запасы идут на процессы метаморфоза и линьки, а также на процессы доразвития и активной жизни клещей на следующей фазе цикла (у напитавшихся самок только на развитие яиц). Метаморфоз у обеих групп личинок и нимф, питающихся в конце лета – начале осени предыдущего года, и личинок и нимф, питающихся весной – в начале лета следующего года, синхронизирован и приходится на конец июня – конец июля (начало августа). Линька у всех личинок и нимф происходит в конце июля – августе. Период послелинчного доразвития у личинок короче, составляет примерно 1 месяц, у нимф длиннее – более 1.5 месяцев. Этот факт объясняет высокую пищевую активность личинок и низкую численность активных нимф в августе – сентябре. Завершение периода доразвития у нимф в условиях северо-запада России, как правило, совпадает со значительным понижением среднесуточных температур, однако те нимфы, которые завершили доразвитие (пятая часть нимф в выборках), успешно питаются.

На наш взгляд, вопрос о поведенческой диапauзе голодных личинок и нимф требует дополнительного рассмотрения в связи с тем, что у клещей на всех фазах развития существует продолжительный (1–1.5 месяца) период послелинчного доразвития. Сразу после линьки личинки нимфы и самки питаться не могут и не проявляют никакой поисковой активности. Этот факт принято объяснять вступлением части клещей в поведенческую диапauзу (Белозёров [Byelozorov] 1981, 1998). Этот же автор указывал на необязательный, факультативный характер диапauзы, так как в нее вступают не все голодные личинки и нимфы: часть из них питается.

На наш взгляд, объяснить, почему не все личинки и нимфы, выплывшие в конце лета – начале осени, могут питаться до зимовки, можно, исходя из содержания внутренних морфо-функциональных процессов, происходящих в клещах, а не под влиянием укорочения длины светового дня. Клещи не питаются не потому, что вступили в диапauзу, а потому, что не завершили доразвитие,

в ходе которого полностью заканчивается внутриклеточное пищеварение крови, полученной при питании особи на предыдущей фазе развития и формируется жировой запас для активной жизни особи на следующей фазе, когда она должна перейти к поиску хозяина-прокормителя.

С установлением участия фотопериодической реакции в регуляции морфогенетической диапаузы у личинок (Бабенко и Платонова [Babenko and Platonova] 1965) и нимф (Белозеров [Byelozyorov] 1981, 1995) таёжного клеща принято полагать, что регуляция развития диапаузы осуществляется с помощью двуступенчатой (короткодневной–длиннодневной) реакции. Однако следует отметить, что большинство экспериментов проведено на материале культуры в лабораторных условиях, при постоянных температурно-влажностных характеристиках среды содержания клещей (Белозеров [Byelozyorov] 1981, 1995), либо, если наблюдения и проводили в природе, то исходный материал был получен из лабораторной культуры (Бабенко и Платонова [Babenko and Platonova] 1965).

Подобная комбинация гигротермического режима среды содержания таёжного клеща в сочетании с длиной светового дня не соответствует природной. Кроме того, вызывает сомнение соответствие возраста клещей, используемых в экспериментах, реальной картине, наблюдаемой в природе. Подобные замечания высказывали авторы, работающие в природных биотопах с материалом из природы (Коротков и Кисленко [Korotkov and Kislenko] 1991, 1995).

Был определен критический фотопериод (продолжительность светового дня при отпадении насосавшихся клещей, вызывающего возникновение диапаузы у 50% особей, – 16 ч 22 мин для личинок и 17 ч 10 мин для нимф) (Коротков и Кисленко [Korotkov and Kislenko] 1991), однако в последующей работе (Коротков [Korotkov] 2014) этот автор указывает, что критическая дата меняется по годам в довольно значительных пределах, а фотопериодический порог непостоянен. Он заключает, что индукция диапаузы существенно зависит от температуры и количества выпадающих осадков, а прочность фотопериодической реакции у членистоногих зависит от взаимодействия с климатическими параметрами.

В отношении морфогенетической диапаузы сытых личинок и нимф, отличительным при-

знаком которой считается задержка линьки (Белозеров [Byelozyorov] 1981), и исходя из наших многолетних наблюдений за клещами, развивающимися последовательно на всех фазах цикла, следует отметить, что в нее вступают напитавшиеся клещи, которые находятся на начальных этапах переваривания крови. После зимовки, с наступлением стабильных положительных дневных температур (выше 10 °С), они продолжают переваривать кровь, полученную в конце лета – осенью прошлого года. Эти личинки и нимфы сохраняют подвижность, мигрируют в нижних слоях подстилки с оптимальной для них влажностью (80–95%), на поверхность субстрата не поднимаются, скапливаются группами между слоями листьев. У них происходит активное пищеварение, о чем свидетельствует обильное образование гуанина – продукта белкового обмена, скопления которого хорошо видны через растянутую кутикулу в области расположения ректального пузыря. При просмотре проб клещей в белых кюветах хорошо видны скопления многочисленных кристаллов гематина, образующихся в результате переваривания крови. Только после полного поглощения крови из полости кишки начинается морфогенез. Развитие особи на следующую фазу происходит в пределах кутикулы питавшегося клеща, начинаясь с гистолиза всех внутренних органов, кроме кишки, в клетках которой сохраняются запасные питательные вещества для особи на следующей фазе развития (Григорьева [Grigoryeva] 2004, 2007). Собственно линька завершает морфогенез, занимает несколько минут и связана с освобождением свободно лежащего в личинной полости клеща от старых покровов, кутикулы предыдущей фазы развития.

Продолжительность морфогенеза для личинок и нимф составляет 30–50 (60) сут в природе, этот период приходится на конец июня – конец июля (первую половину августа). Таким образом, следует уточнить, что морфогенетическая диапауза не предшествует линьке, так как она приходится на неблагоприятный климатический период зимовки, когда происходит снижение интенсивности метаболизма у холоднокровных клещей, а прерывает длительный процесс переваривания крови. До начала морфогенеза и собственно линьки клещам необходимо переварить полученную в результате многодневного кровососания кровь. На это у личинок и нимф, питавшихся в конце

августа–сентябре приходится не менее 3 месяцев. В то время как личинки и нимфы, питающиеся в конце апреля–июне затрачивают на это 1–2 месяца, а при лабораторном культивировании (18–22 °С, 92% влажности) переваривание крови завершается за 1 месяц.

В наших исследованиях все личинки (100%) и нимфы (100%), питавшиеся с мая по июль (2–6 мая; 25–30 июля – крайние сроки кормлений) завершали переваривание крови в год питания, проходили метаморфоз и линяли на следующую фазу. Никаких задержек в развитии и перехода в морфогенетическую диапаузу среди них не отмечено; последние личинки и нимфы, питавшиеся в конце июля, перелинивали в конце сентября – начале октября. Вступают в морфогенетическую диапаузу личинки и нимфы, выплотившиеся в августе–сентябре, которые развивались, соответственно, из яиц, отложенных в этом же году, и из личинок выплота прошлого года, которые могли питаться либо прошлой осенью, либо весной–летом текущего года. Эти личинки и нимфы питаются после завершения периода доразвития в конце августа–сентябре, сохраняют подвижность до тех пор, пока максимальные суточные температуры не достигнут 9–10 °С. Учитывая, что продолжительность жизни личинок и нимф, выплотившихся в конце июля–августе предыдущего года, ограничивается концом июля (лишь в хвойных лесах единичных личинок и нимф обнаруживали в закладках в середине августа), можно считать, что особи разных генераций практически не смешиваются. Повторные диапаузы не выявлены. В связи с изложенным, следует полагать, что на наступление морфогенетической диапаузы у напитавшихся личинок и нимф на территории северо-запада России в большей степени влияет понижение среднесуточных температур в конце длительного вегетационного сезона, а на других участках обширного ареала морфогенетическую диапаузу может индуцировать комбинация нескольких факторов с возможным преобладанием одного.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенного многолетнего исследования установлено, что полный жизненный цикл развития *Ixodes persulcatus* в условиях Ленинградской области (северо-запад

России) проходит за 3 года, за год происходит развитие только одной фазы. Абсолютный возраст таежного клеща в условиях северо-запада России составляет 3 года. Календарный возраст личинок и нимф при благоприятных абиотических и биотических факторах достигает 11–12 месяцев, календарный возраст имаго не превышает 11 месяцев. Сроки метаморфоза клещей на преимагинальных фазах развития, относящихся к одним генерациям, но питающимся до и после зимовки, практически совпадают и приходятся на период с конца июня до начала августа, что составляет примерно 30–50 (60) сут. Выживаемость после зимовки у голодных и напитавшихся личинок и нимф достаточно высокая (88.6–100%). Низкую активность личинок и нимф в конце лета – осенью объясняем незавершением периода доразвития. Морфогенетическая диапауза напитавшихся личинок и нимф прерывает пищеварение, а не метаморфоз, который начинается только в конце июня–июле после полного поглощения крови из полости кишки.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работу посвящаю памяти учителя, Ю.С. Балашова. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-01203а).

## ЛИТЕРАТУРА

- Babenko L.V. and Platonova V.F. 1965.** About diapause of the larvae of *Ixodes ricinus* L. and *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae). *Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolesni*, 1: 69–73. [In Russian].
- Babenko L.V., Naumov R.L., Leonovich C.A., Shashina N.I., Byelozyorov V.N., Labzin V.V., Arumova E.A. and Filippova N.A. 1985.** Ecology. In: N.A. Filippova (Ed.) Taiga tick. *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Morphology, Systematics, Ecology, Medical importance. Nauka, Leningrad: 213–316. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 1967.** Bloodsucking ticks (Ixodoidea) – vectors of diseases of man and animals. Nauka, Leningrad. 320 p. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 1989.** Ecology of the nonparasitic stages of the life cycle of ticks. *Parazitologicheskii sbornik*, 36: 56–82. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 1998.** Ixodid ticks – parasites and vectors of infections. Nauka, Saint Petersburg, 287 p. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 2010.** The significance of ixodid tick (Parasitiformes, Ixodidae) population structure for

- maintenance of natural foci of infection. *Zoologicheskii Zhurnal*, **89**: 18–25. [In Russian].
- Balashov Yu.S.** 2012. Demography and population models of ticks of the genus *Ixodes* with long-term life cycles. *Parazitologiya*, **46**: 81–90. [In Russian].
- Balashov Yu.S. and Grigoryeva L.A.** 2010. Estimation of the biological age in taiga tick females (*Ixodes persulcatus*: Ixodidae) by the fat reserves in organism. *Parazitologiya*, **44**: 289–296. [In Russian].
- Byelozyorov V.N.** 1981. Ecological rhythms of ixodid ticks and their regulation. *Parazitologicheskii sbornik*, **30**: 22–46. [In Russian].
- Byelozyorov V.N.** 1995. Photoperiodic control of development and diapause in nymphs of the taiga tick *Ixodes persulcatus*. *Parazitologiya*, **29**: 101–104. [In Russian].
- Byelozyorov V.N.** 1998. Role of two-step photoperiodic reaction in the control of development and diapause in the nymphs of *Ixodes persulcatus*. *Zoologicheskii Zhurnal*, **77**: 885–890. [In Russian].
- Dobson A.D., Finnie T.J.R. and Randolph S.E.** 2011. A modified matrix model to describe the seasonal population ecology of the European tick *Ixodes ricinus*. *Journal of Applied Ecology*, **48**: 1017–1028.
- Estrada-Pena A. and Estrada-Sanchez D.** 2014. Deconstructing *Ixodes ricinus*: a partial matrix model allowing mapping of tick development, mortality and activity rates. *Medical and Veterinary Entomology*, **28**: 35–49.
- Filippova N.A.** 1977. Ixodid ticks of the subfamily Ixodinae (Fauna USSR). Arachnida. 4( ), 396 p. [In Russian].
- Grigoryeva L.A.** 2004. Morphofunctional changes in the midgut of the nymphs of the genus *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) during and after feeding. *Parazitologiya*, **38**: 219–224. [In Russian].
- Grigoryeva L.A.** 2007. Morphofunctional changes in the midgut of the *Ixodes ricinus* nymphs (Acarina: Ixodidae) during developmental diapause. *Parazitologiya*, **41**: 23–27. [In Russian].
- Grigoryeva L.A.** 2011. Morpho-functional changes in organism of feeding ticks, Ixodinae. LAP LAMBERT Academic Publishing, 239 p. [In Russian].
- Grigoryeva L. A.** 2012. Estimation of the biological age in males of the taiga tick (*Ixodes persulcatus*: Ixodinae) by fat reserves in the midgut. *Parazitologiya*, **46**: 226–230. [In Russian].
- Grigoryeva L.A.** 2013. Studies on the biological age in adult taiga ticks *Ixodes persulcatus* (Ixodinae). *Entomological Review*, **93**: 1207–1211.
- Heysin E. M., Pavlovskaya O., Malahova R.P. and Rybak V.F.** 1955. Duration of the life cycle of *Ixodes persulcatus* in nature in the Karelo-Finnsraya SSR. *Trudy Karelo-Finskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, **6**: 102–123. [In Russian].
- Isachenko G.A.** 2002. General description of the natural environment. In: E.A. Volkova, G.A. Isachenko and V.N. Khramtsov (Eds.) Komarovskiy coast – complex natural reserve. Saint Petersburg: 6–21. [In Russian].
- Korenberg E.I.** 1974. Some problems of population ecology of ixodid ticks. *Zoologicheskii Zhurnal*, **53**: 165–178. [In Russian].
- Korenberg E.I.** 2003. Mixt-infectios, transmitted by ixodid ticks: the present station of problem. *Uspekhi sovremennoy biologii*, **123**: 475–486. [In Russian].
- Korenberg E.I., Kovalevsky Yu.V., Filippova N.A. and Lebedeva N.N.** 1985. Distribution range. In: N.A. Filippova (Ed.) Taiga tick. *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Morphology, Systematics, Ecology, Medical importance. Nauka, Leningrad: 188–212. [In Russian].
- Korenberg E.I., Gorelova N.B. and Kovalevskii Y.V.** 2002. Ecology of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Russia. In: J. Gray, O. Kahl, R.S. Lane and G. Stanek (Eds.) Lyme Borreliosis. Biology, Epidemiology and Control. CABI Publishing. Oxon, New York: 175–200.
- Korotkov Yu.S. and Kisenko G.S.** 1991. Morphogenetic diapause of *Ixodes persulcatus* and methods of its quantitative estimation under conditions of field experiment. *Parazitologiya*, **25**: 494–503. [In Russian].
- Korotkov Yu.S. and Kisenko G.S.** 1995. A ratio of light and gygrothermic factors in the determination of the morphogenetic diapause of larvae and nymphs *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) in the northe-west spur of oriental Sayan. *Parazitologiya*, **29**: 145–153. [In Russian].
- Korotkov Yu.S.** 2014. Lyfe cycle of the taiga tick *Ixodes persulcatus* in taiga foress of the eastern Sayan plateau. *Parazitologiya*, **48**: 20–36. [In Russian].
- Randolph S.E.** 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid tick vectors. *Parasitology*, **129**: 37–65.
- Serdyukova G.V.** 1948. Detection method of duration of life cycle in ticks by family Ixodidae. *Parazitologicheskii sbornik*, **10**: 41–50. [In Russian].
- Tocarevich N.K., Stoyanova N.A., Grachyeva L.I., Trifonova G.F., Tronin A.A., Shumilina G.M., Antykova L.P., Bychkova E.M., Shapar A.O. et al.** 2008. Infections transmitted by ixodid ticks in North-West federal district of Russia. Analytic review. Saint Petersburg: 120 p. [In Russian].
- Zhmaeva Z.M. and Piontkovskaya S.P.** 1964. Ixodid ticks (Parasitiformes Ixodidae). In: P.A. Petrishcheva and N.G. Olsufyeva (Eds.) Methods of research of natural foci of man diseases. Medicina, Moscow: 74–89. [In Russian].
- Zolotov P.E. and Kuznetzova P.I.** 1967. On the forecasting of the abundance of *Ixodes persulcatus* P. Sch. and the morbidity with tick-borne encephalitis in the Leningrad region. *Parazitologiya*, **1**: 246–249. [In Russian].