

УДК 576.895+591.52

РОЛЬ КРОВСОСУЩИХ КЛЕЩЕЙ И НАСЕКОМЫХ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ИНФЕКЦИЙ

© Ю. С. Балашов

За 60 лет после создания Павловским учения о природной очаговости инфекций человека существенно дополнились наши представления о роли кровососущих насекомых и клещей. Эти членистоногие служат не только переносчиками возбудителей, но для некоторых патогенов могут быть их природными резервуарами и амплификаторами. В циркуляции возбудителей в очаге наряду с главным трансмиссивным путем между членистоногими и позвоночными существует несколько дополнительных путей без участия позвоночных носителей. К их числу принадлежат инфицирование при совместном питании «чистых» и «зараженных» клещей, половая, трансвариальная и трансфазовая передачи патогенов. Особенно распространены подобные механизмы циркуляции у иксодовых клещей, которые могут играть главную роль в сохранении возбудителей в очаге.

Учение о природной очаговости болезней человека и животных было первоначально сформулировано Павловским (1939) на основе изучения эпидемиологии трансмиссивных инфекций. В дальнейшем по мере накопления фактов была установлена возможность существования некоторых зоонозов за счет прямой передачи возбудителя между позвоночными-носителями или (в случае с сапронозами) благодаря сохранению и размножению патогенных для позвоночных микроорганизмов в почве или водоемах. Тем не менее очевидно, что среди природно-очаговых инфекций наиболее опасны для человека и имеют широкое распространение именно трансмиссивные зоонозы, как например клещевой энцефалит и другие арбовирусные заболевания, многие риккетсиозы, боррелиозы, чума, туляремия, лейшманиозы, трипаносомозы, филяриозы и др. Возбудители этих инфекций постоянно или на определенных этапах своего развития сохраняются и размножаются в организме членистоногих и передаются человеку и позвоночным главным образом при питании кровососов. В свою очередь членистоногие инфицируются возбудителями при кровососании на позвоночных-носителях, а также трансвариально от зараженных самок и половым путем при спаривании. К настоящему времени общепризнано, что насекомые и клещи служат не только переносчиками, но и полноценными резервуарами и амплификаторами многих возбудителей природно-очаговых инфекций. Анализу современных представлений о роли кровососов в передаче, хранении и амплификации возбудителей в природных очагах посвящена настоящая статья.

Кровососущие членистоногие представляют исключительно разнообразную по видовому составу и многочисленную экологическую группу. Ее представители встречаются во всех наземных экосистемах. Она включает многие семейства насекомых и клещей, из которых наибольшее значение в качестве переносчиков имеют комары, москиты, мокрецы, мошки, мухи це-це, клопы-триатомины, блохи, вши, иксодоидные клещи и клещи-краснотелки. Переход к кровососанию в этих семействах и отрядах происходил независимо и одновременно. Многие общие поведенческие, биохимические, физиологические и морфологические особенности этих членистоногих имеют конвергентный характер и связаны со спецификой кровяного питания. Кровососание у иксодовых клещей и некоторых семейств двукрылых могло возникнуть в конце мезозоя или в начале кайнозоя и, вероятно, существует уже несколько десятков

миллионов лет (Балашов, 1982; Чайка, 1997). За столь длительный период коэволюции возбудители кровяных инфекций позвоночных смогли приспособиться к существованию в организме насекомых и клещей, а последние в свою очередь передали позвоночным некоторые из свойственных только членистоногим микроорганизмов. За этот же период сформировались в высшей мере совершенные механизмы трансмиссивной передачи возбудителей.

Потенциальные и активные переносчики. Среди множества видов кровососущих насекомых и клещей далеко не все участвуют в циркуляции возбудителей в природе и еще меньшая их часть может передавать эти патогены человеку. Общеизвестными критериями участия кровососущего членистоногого в передаче возбудителя инфекции являются изоляция этого возбудителя от особей из природы (спонтанная инфицированность), экспериментальные доказательства возможности инфицирования кровососа при питании на хозяине-носителе, возможности передачи возбудителя восприимчивому позвоночному экспериментально инфицированным переносчиком и доказательства питания в природе предполагаемого переносчика на позвоночных-носителях и человеку. Как свидетельствуют многочисленные успешные лабораторные эксперименты с инфицированием и последующей передачей различных видов возбудителей многими видами насекомых и клещей, потенциальные способности этих кровососов к их восприятию и последующей передаче в большинстве случаев значительно шире, чем их реальное участие в передаче тех же возбудителей в природе. В зарубежной литературе (Sonenshine, 1994; Black, Moore, 1995) потенциальную и реальную способности к передаче возбудителей в природе называют двумя разными терминами — *vector competence* и *vector capacity*. Термин «векторный потенциал» обозначает свойственную определенным видам, генотипам или популяциям переносчика врожденную потенциальную способность к передаче определенных видов и штаммов микроорганизмов. Векторный потенциал, как было показано на примере комаров и вирусов, может сильно варьировать внутри вида, среди разных географических популяций одного вида и между близкими видами (DeFoliart et al., 1987).

Второй термин «*vector capacity*» отчасти соответствует принятому в русской литературе понятию — «эффективность передачи». Оно обозначает среднее число передавших возбудителя присасываний кровососов от общего их числа за единицу времени и зависит от размера популяции переносчика, продолжительности его индивидуальной жизни и количества гонотрофических циклов, поведенческих особенностей. Таким образом, «эффективность передачи» представляет суммарный результат от реализации векторного потенциала в условиях разнообразных экологических факторов, благоприятствующих или препятствующих передаче возбудителя.

Значение пищевой специализации. Обязательным условием передачи возбудителя должно быть кровососание переносчика на позвоночном-реципиенте. Важным моментом для успешного питания должен быть контакт кровососа с определенными видами прокормителей. Пищевая специфичность в наименьшей степени выражена у высокоподвижных и быстро питающихся двукрылых (комары, слепни, мошки). Выбор жертвы у этих насекомых во многом определяется экологическими факторами и в первую очередь вероятностью встречи кровососа с видами позвоночных-носителей. Но даже у комаров существуют группы видов, связанных с питанием преимущественно на птицах (многие виды *Culex* и *Culiseta*) или на млекопитающих (большинство *Anopheles* и *Aedes*) (Tempelis, 1975). Среди последних в свою очередь различаются виды, часто питающиеся на человеке, на крупных стадных животных и на мелких млекопитающих. Широкий круг прокормителей комаров и возможность последовательного питания на разных видах позвоночных, по-видимому, позволили этой группе кровососов стать переносчиками многих трансмиссивных инфекций, включая малярию, филяриозы и вирусозы.

Среди иксодовых клещей наиболее опасны для человека в качестве переносчиков вирусов и боррелий такие виды, как *Ixodes ricinus*, *I. persulcatus*, *I. scapularis*, *Hyalomma marginatum* и некоторые другие, которые обладают исключительно широ-

ким кругом хозяев, насчитывающим для каждого из этих клещей более 100 видов из числа млекопитающих, птиц и рептилий. Значительно ограниченное число потенциальных прокормителей у иксодид — паразитов копытных (виды родов *Boophilus*, *Hyalomma*, *Rhipicephalus*), которые служат переносчиками анаплазм, бабезий и тейлерий, часто развивающихся только в немногих видах сельскохозяйственных животных и утративших природных носителей.

Гнездово-норовые кровососы (блохи, клопы, аргасовые, гамазовые и некоторые иксодовые клещи) кроме главных хозяев нор могут питаться на многих видах позвоночных, эпизодически посещающих эти убежища. Соответственно они могут обладать достаточно широкой полифагией и участвовать в циркуляции возбудителей многих природно-очаговых инфекций (чума, риккетсиозы, боррелиозы, африканская чума свиней и др.).

Наиболее узкой пищевой специализацией обладают постоянные эктопаразиты, как например вши. Ограниченность трофических связей вшей снижает их эпизоотическое значение как переносчиков, хотя именно со вшами человека связана передача риккетсий Провачека — возбудителей сыпного тифа.

Значение особенностей поведения. В успешности передачи патогенов важную роль играют поведенческие реакции обнаружения, нападения и питания кровососов. К поиску и нападению на хозяев способны только особи определенного физиологического состояния. У комаров это осемененные голодные самки или особи, закончившие очередной гонотрофический цикл. Чем большее число подобных циклов проходит за свою индивидуальную жизнь насекомое, тем выше его векторный потенциал. Из-за оборонительных реакций хозяев комары редко поглощают полную порцию крови за один прием. Чаще насыщение их осуществляется благодаря нескольким повторным нападениям на одну и ту же или разные особи хозяев, что существенно повышает их возможности к инфицированию и передаче возбудителей (Edman, Scott, 1987).

В зависимости от жизненной схемы кровососа существует несколько типов поведенческих реакций для обнаружения прокормителей. У высокоподвижных слепней, комаров и мошек преобладают разные формы активного поиска хозяина, хотя реже встречается и подстерегание хозяев насекомыми, сидящими на растительности. При присасывании стимуляторами поведения служат определенные химические вещества (кайромоны), тепловые и механические стимулы. С началом питания главным стимулятором сосания крови служат содержащиеся в ней АТФ и АДФ (Klowden, 1995).

Поведенческие реакции кровососущих двукрылых, связанные с кровососанием, многоступенчатого типа. Первая ступень представлена поисковыми реакциями для нахождения хозяина. Главным ориентиром в обнаружении хозяина служит струя выделяемой им при дыхании CO_2 , дополняемая парами ацетона, молочной кислоты и другими продуктами жизнедеятельности позвоночного. Максимальные дистанции восприятия этих запахов для комаров достигают 20—35 м. Важную роль в обнаружении и нападении на прокормителя играют глаза. После встречи с позвоночным вступает в действие вторая ступень реакций нападения, направленных на сближение с жертвой и закрепление лапками на ее теле. Третья ступень реакций обеспечивает присасывание к прокормителю и собственно кровососание. Место кровососания может выбираться несколькими пробными проколами кожи и при этом каждый раз выделяется слюна и могут вводиться в хозяина возбудители инфекций (Titus, Ribeiro, 1990; Kelly, Edman, 1992).

У иксодовых клещей к нападению способны только особи, закончившие стадию физиологического доразвития и не находящиеся в состоянии поведенческой диапаузы. Им свойственны два типа нападения на хозяев: пассивное подстерегание и реже активное преследование. Граница между ними условна, так как во многих случаях виды с пассивным подстереганием хозяина, как например *I. persulcatus*, при фиксированном местоположении человека и крупных млекопитающих могут активно ползти в их направлении с расстояний до 5—10 м.

Процесс поиска хозяина обеспечивается 2-ступенчатой ориентационной реакцией. Первая ступень включает ориентацию на температуру, влажность и другие абиотические факторы, независимые от присутствия хозяина. Благодаря восприятию этих стимулов при подстерегающем типе поиска хозяина активные клещи поднимаются на растительность, где занимают видоспецифичные местоположения на определенных высотах над поверхностью почвы.

Реакции второй ступени возникают непосредственно на стимулы, испускаемые организмом хозяина. Клещи воспринимают на расстоянии до 5—10 м CO_2 , а также другие специфические компоненты «запаха» хозяина, включая H_2S и NH_3 . При их воздействии клещ переходит в состояние активного подстерегания. Он поворачивается в сторону этих стимулов и воспринимает их, совершая колебательные движения вытянутой вперед первой парой ног. В подобном состоянии клещ пребывает до момента механического контакта с телом хозяина и прикрепления к нему. Как и у других кровососов, фагостимуляторами для питающихся клещей служат АТФ и глютамион (Балашов, 1998).

Виды, активно охотящиеся за хозяином, как например *Hyalomma asiaticum*, также обладают 2-ступенчатой ориентационной реакцией. На первой ступени этим клещам свойственно подстерегающее поведение, и они в активном состоянии находятся на поверхности почвы. При визуальном обнаружении оказавшихся вблизи крупных копытных или человека клещи бегут в их сторону. Траектория их бега зигзагообразна, но на расстоянии в 1—2 м до прокормителя становится прямой. Ориентация на хозяина обеспечивается орбитальными глазами и дистантными хеморецепторами на лапках I пары ног (Леонovich, 1986).

Пути инфицирования переносчиков. Чаще всего переносчик инфицируется, получая возбудителя во время питания вместе с кровью из кровеносных сосудов (комары, блохи, вши, клопы), из гематом (слепни, аргасовые клещи) или даже из смеси крови с содержимым очага воспаления в месте прикрепления (иксодовые клещи). Многочисленными опытами с разными возбудителями было установлено, что существуют минимальные инфицирующие дозы, видоспецифичные для переносчиков. Количество возбудителя, меньшее этих пороговых доз, не может обеспечить заражение переносчика или приобретение им способности к дальнейшей передаче патогенного агента.

В последнее время (Jones e. a., 1987) установлена возможность алиментарного инфицирования иксодовых клещей при отсутствии или подпороговых титрах возбудителя в крови, когда одновременно питаются инфицированные и неинфицированные особи. Механизм этого явления был достаточно подробно изучен на моделях с вирусом Тогото (Jones e. a., 1987) и клещевого энцефалита (Labuda e. a., 1993). Заражение клещей возможно как среди особей, питающихся рядом, так и при питании их на удалении друг от друга. Из других возбудителей инфицирование при совместном питании отмечено для вируса крымской геморрагической лихорадки (Gordon e. a., 1993) и в опытах с *Borrelia burgdorferi* при одновременном питании «чистых» и зараженных нимф *I. ricinus* (Gern, Rais, 1996). Рассмотренный путь непосредственной передачи возбудителя от клеща к клещу без виремии у хозяина, по-видимому, имеет широкое распространение в природе и обеспечивает перезаражение особей одной или разных фаз развития при их одновременном нахождении на хозяине.

Половая передача также может играть важную роль в распространении некоторых возбудителей. Последние передаются при копуляции инфицированных самцов с неинфицированными самками. У иксодовых клещей и этим путем возможна передача вируса клещевого энцефалита (Чунихин и др., 1983), а у комаров *Aedes triseriatus* — вируса Ла Кросс (DeFoliart e. a., 1987).

Большое эпизоотологическое значение, по-видимому, имеет способность некоторых видов переносчиков к вертикальной передаче возбудителей от инфицированных самок к потомству. Наиболее известна трансовариальная передача у иксодовых клещей, у которых она описана для вирусов, риккетсий, боррелий и пироплазмид.

Благодаря ей возбудители могут сохраняться в клещах без дополнительного реинфицирования на позвоночных на протяжении одного или даже нескольких поколений. Эффективность трансвариальной передачи сильно варьирует в зависимости от видовой принадлежности партнеров, интенсивности заражения переносчика, от особенностей диссеминации возбудителя в организме и многих других факторов.

Трансвариальная передача, по-видимому, является правилом для риккетсий. В случае с возбудителем лихорадки Скалистых гор *Rickettsia rickettsii* она наблюдалась у 30—100 % инфицированных самок *Dermacentor andersoni* на протяжении 11 поколений (срок наблюдений) (Burgdorfer, 1992). У боррелий группы *Borrelia burgdorferi* трансвариальная передача варьировала от долей процента у клещей *Ixodes scapularis* в Северной Америке (Lane e. a., 1993) до нескольких процентов у *I. ricinus* — в Западной Европе (Halouzka e. a., 1995) и до 100 % у *I. persulcatus* — в России (Балашов и др., 1998). Для вируса клещевого энцефалита частота трансвариальной передачи колебалась в опытах разных авторов с клещами *I. persulcatus* и *I. ricinus* от долей процента до 100 %, но чаще не превышала 10 % (Чунихин, Леонова, 1985; Danielova, Holubova, 1991).

Способность комаров к трансвариальной передаче вирусов была доказана экспериментально и при отлове в природе личинок и голодных самок для многих вирусов сем. Bunyaviridae и некоторых Togaviridae (DeFoliart e. a., 1987). В Северной Америке трансвариальная передача вируса Ла Кросс комарами *Aedes triseriatus* служит основным способом сохранения вируса в природе в зимние месяцы, и ее эффективность для некоторых комбинаций штаммов вируса и популяций комаров достигает 80 % (Woodring e. a., 1995).

Обязательным условием трансвариальной передачи является способность возбудителя проникать в яйца, а из них трансфазово в развивающихся личинок, нимф и взрослых особей. Кроме того, у иксодид вследствие однократного питания личинок, нимф и взрослых особей инфицирование клещей происходит на одной фазе, а передача возбудителя — на другой, разделенных 1 и 2 линьками. Подобный механизм циркуляции возбудителей называют трансфазовой передачей. Заражение клещей осуществляется на фазе яйца, личинки или нимфы. После этого возбудитель проходит в организме клеща дальнейшее развитие и размножение, а его передача новым хозяевам-позвоночным возможна только после вылупления личинок и далее после нимфальной или имагинальной линек.

100%-ная трансфазовая передача микроорганизмов, по-видимому, крайне редка и часть перелинявших особей частично или даже полностью освобождается от возбудителей. Например, у *I. persulcatus* вирус клещевого энцефалита передавался от личинок нимфам в пределах от 1 до 20 % особей, но при высоких инфицирующих дозах вирус передавался почти всем перелинявшим клещам (Наумов и др., 1981). Близкой к 100 % была передача вируса от личинок нимфам и от нимф к имаго *I. persulcatus* и у возбудителей клещевого боррелиоза (Балашов и др., 1998). Значительно чаще часть перелинявших особей частично или даже полностью освобождается от возбудителей, что характерно для вируса клещевого энцефалита и туляремийного микроба (Петров, 1958). Эффективность трансфазовой передачи может также сильно варьировать для разных видов возбудителей в разных видах клещей. Например, при одновременном инфицировании 2 возбудителями личинок *I. scapularis* кормлением на хомячках или мышках *Borrelia burgdorferi* были обнаружены у 75 % перелинявших нимф, а *Babesia microti* только у 25—50 % (Matther e. a., 1990).

У кровососущих насекомых трансфазовая передача свойственна таксонам с неполным превращением (вши и клопы). Гематофагия свойственна всем их активным фазам, и они передают от личинок взрослым особям риккетсий и жгутиконосцев. У насекомых с полным превращением, к которым относятся двукрылые и блохи, образ жизни личинок и взрослых принципиально отличен, а имагинальная линька связана с глубокими изменениями в организме. Вероятно, этими двумя особенностями можно объяснить большую редкость у них трансвариальной и трансфазовой передач.

Многообразные пути инфицирования клещей и насекомых возбудителями представляют собой уникальное явление и существенно повышают их векторный потенциал. Особенно важно, что эти механизмы передачи возбудителей делают кровососущих членистоногих не менее важными природными резервуарами возбудителей, чем позвоночные животные.

Организм переносчика как среда обитания возбудителей. Для подавляющей массы возбудителей трансмиссивных инфекций переносчики одновременно являются биологическими хозяевами в принятом в паразитологии значении этого термина (Павловский, 1947). В них размножаются и проходят часть своего жизненного цикла многие виды вирусов, бактерий, простейших и гельминтов. В большинстве случаев они относительно безвредны для переносчиков. При успешном инфицировании членистоногие становятся пожизненными носителями возбудителей, а некоторые из них даже обладают способностью к горизонтальной и вертикальной передаче патогенов в популяциях кровососов без участия хозяев-позвоночных.

В отношении способности к передаче возбудителей Беклемишевым (1948) было отмечено, что представители определенных отрядов, семейств или реже родов насекомых и клещей могут быть потенциальными переносчиками только определенных таксономических групп возбудителей. Например, из споровиков иксодовые клещи могут быть переносчиками только пироплазмид (бабезии и тейлери), а комары — гемоспоридий (возбудители малярии). Преимущественно с иксодидами связаны риккетсии и боррелии, с кровососущими мухами, слепнями и москитами — жгутиконосцы, а со многими двукрылыми также филярии. Менее специфичны в отношении переносчиков арбовирусы, у которых представители 3 семейств передаются как клещами, так и двукрылыми. На уровне видов и штаммов возбудителей наблюдается более высокая специфичность даже в отношении близких видов переносчиков. Попытки объяснить подобную групповую и видовую специфичность морфологическими, физиологическими или биохимическими факторами в значительной степени умозрительны. Скорее всего, этот феномен отражает длительную коэволюцию конкретных систем возбудитель—переносчик, детерминирован генетически и контролируется сложнейшими взаимодействиями партнеров.

Наряду с непостоянством температуры тела кровососущие насекомые и клещи отличаются от млекопитающих и птиц значительно меньшей стабильностью осмотической среды организма и иным ее ионным составом. Велики различия между позвоночными животными и членистоногими в метаболических путях и механизмах их регуляции, ферментативных системах, клеточном составе, в строении и проницаемости соединительнотканых оболочек. Для успешного развития в переносчике возбудитель должен обладать комплексом адаптаций, обеспечивающих ему возможность проникновения в полость средней кишки, а из нее в полость тела, слюнные железы и другие внутренние органы. При этом он сталкивается с необходимостью преодоления защитных реакций организма членистоногого и приспособления своего метаболизма к его специфической внутренней среде.

Возбудители, поглощенные переносчиками вместе с кровью, в большинстве случаев концентрируются в среднем отделе кишечника, где протекают важнейшие этапы пищеварения. Температура крови снижается с 37—39° в организме хозяина до 15—30° и ниже — в членистоногом. Кровь концентрируется благодаря обезвоживанию и обессоливанию, ее форменные элементы разрушаются и подвергаются воздействию протеаз. Эти изменения служат стимулами для развития возбудителей. Понижение температуры вызывает эксфлагелляцию будущих макрогамет малярийных плазмодиев в полости средней кишки комаров (Nijhout, 1979). У пироплазмид лизис эритроцитов в кишечнике иксодид стимулирует дифференцировку микро- и макрогаметоцитов, никогда не происходящую внутри неповрежденных кровяных клеток (Mehlhorn, Shein, 1984). Инфицирование клеток кишки комаров некоторыми вирусами требует предварительного воздействия на вироны кишечных протеаз (Woodring *et al.*, 1995).

Лишь немногие простейшие (трипаносомы, лейшмании) и бактерии (возбудители чумы и туляремии) прodelьвают цикл развития и размножаются в полости и на

поверхности клеток определенных отделов кишечника. Для возбудителей с внутриклеточным и тканевым паразитизмом (вирусы, споровики, пироплазмиды, риккетсии, боррелии) полость средней кишки непригодна для длительного существования. Особи, не сумевшие в первые минуты или часы проникнуть из сгустка перевариваемой крови в клетки стенки кишечника, погибают, как было показано для пироплазмид в клещах (Purnell, 1977) и филлярий в комарах и мошках (Бэн, 1977).

Успешность инфицирования переносчика зависит от величины заражающей дозы. Соответственно, чем большую дозу возбудителя приобретает кровосос в процессе питания, тем больший процент особей становится инфицированным. При этом для приобретения переносчиком способности к последующей передаче патогена доза возбудителя может быть достоверно большей, чем для простого заражения. Причинами наличия различных инфицирующих порогов при разных видовых комбинациях переносчиков и патогенов считают существование разного рода барьеров, препятствующих распространению и размножению возбудителей в организме членистоногого. Чаще всего под барьерами понимают различного типа оболочки внутренних органов и наружные мембраны клеток. Однако объяснение диссеминации возбудителя в организме только преодолением морфологических барьеров, по нашему мнению, чрезмерно упрощает проблему. При миграции возбудителя к конечным местам его локализации в организме переносчика он на своем пути вступает в сложные взаимодействия с клетками «транзитных» образований и особенно с многочисленными мембранами и клетками тканей внутренней среды (Балашов, 1984, 1987). Важную роль в успешном инфицировании переносчика играют и неспецифические иммунные реакции его организма или даже поглощенные специфичные для возбудителя антигены хозяина.

Наиболее детально функционирование защитных барьеров исследовано у комаров (Hardy e. a., 1983). У этих насекомых кишечный барьер включает кутикулярную перитрофическую мембрану, ограничивающую полость средней кишки, мукотропиновый слой (гликокаликс) зоны микроворсинок, наружную и внутреннюю цитоплазматические мембраны и цитоплазму кишечных клеток, многослойную базальную мембрану стенок кишечника. При этом сами стенки кишечника по внутренней структуре напоминают решето, будучи пронизаны многочисленными межклеточными пространствами от наружной поверхности до базальной мембраны (Чайка, 1997). Проникшие в полость тела насекомых возбудители должны далее преодолеть еще несколько оболочек слюнных желез, а при трансвариальной передаче — яичников.

В процессе инфицирования комара вирусом в зависимости от видовой принадлежности партнеров и дозы возбудителя возможен один из 4 результатов. При абсолютной невосприимчивости комара возбудитель просто погибает в полости кишечника, а при успешном заражении преодолевает защитные барьеры кишечника, размножается в его клетках и далее проникает в слюнные железы и в слюну. Кроме того, возможны еще 2 ситуации, когда возбудитель проникает и размножается в кишечных клетках, но не может проникнуть в слюнные железы (вирус Ла Кросс в комарах *Aedes hendersoni*), или, напротив, сразу же без размножения проходит сквозь кишечный барьер и достигает слюнных желез (вирус восточного лошадиного энцефаломиелита в *Culiseta melanura*) (DeFoliart e. a., 1987; Woodring e. a., 1995).

К сожалению, фактические данные о действии биологических барьеров крайне ограничены. В пользу существования кишечного барьера прежде всего свидетельствуют опыты с успешным инфицированием иксодовых клещей и вшей при интрацелломальном введении в них риккетсий, не вызывающих инфекцию при алиментарном заражении. У комаров видоспецифичность в восприятии вирусов также может быть преодолена интраторакальным введением патогенов, проколом стенки кишки после орального поступления возбудителя и при одновременном инфицировании вирусом и микрофилляриями. Последние механически разрушают стенки кишечника на пути в гемоцель, вслед за ними этим же путем проходят и некоторые вирусы (Turell e. a., 1984). Прямыми наблюдениями над комарами *Anopheles stephensi* установлено, что

проникновению оокинета возбудителя малярии в стенки кишки препятствуют элементы гликокаликса на микроворсинках клеток (Billingsley e. a., 1995).

Эффективность иксодовых клещей в качестве переносчиков определяется в первую очередь их многодневным питанием и поглощением больших количеств крови и лизированных тканей вместе с содержащимися в них возбудителями. Очень важную роль в судьбе последних играют сложные взаимодействия биологически активных компонентов слюны клеща и организма хозяина в месте прикрепления и в кишечнике переносчика, а также многие другие своеобразные морфофизиологические особенности клещей (Балашов, 1987).

Иксодиды отличаются от кровососущих насекомых внутриклеточным типом пищеварения, медленным перевариванием крови и длительными интервалами между кровососаниями от нескольких недель до нескольких месяцев. В их средней кишке, кроме видов рода *Ixodes*, нет перитрофической мембраны. Кишечный барьер образован наружной и внутренней цитоплазматическими мембранами и неклеточной базальной мембраной. При интрацелломальной инокуляции инфицирование клещей удается осуществить во многих случаях легче, чем при нормальном алиментарном введении микроорганизмов. В этом случае в клещах могут развиваться даже неспецифические для них возбудители, включая виды, связанные с комарами.

Наличие системы межклеточных полостей и перфорированных неклеточных оболочек в стенке кишечника, по-видимому, облегчает возможность активной миграции высокоподвижных микрофилярий и боррелий (Zung e. a., 1989) непосредственно из полости кишечника в гемоцель, минуя клетки стенок средней кишки. Преодоление «кишечного барьера» у клещей облегчается процессами фагоцитоза и пиноцитоза, в результате которых риккетсии и боррелии оказываются внутри кишечных клеток в пиноцитозных пузырьках, фагосомах или же свободно лежат в цитоплазме и даже в ядре (Munderloh, Kurtti, 1995). Проникновение возбудителя в полость тела не обязательно гарантирует успешность последующей инокулятивной или трансмиссивной передач. На пути к слюнным железам или яйцеклеткам необходимо преодолеть еще несколько биологических барьеров.

Механизмы передачи возбудителей. Механическая передача возбудителей при сохранении их на ротовых частях кровососов между последовательными присасываниями представляет редкое явление. Оно описано у комаров и слепней только для немногих вирусов и трипаносом. Большинство видов возбудителей вводится в хозяина питающимся переносчиком вместе со слюной (инокулятивная передача). Исключение представляют филлярии, активно прорывающие стенки ротовых органов в момент кровососания, а также чумной микроб, вводимый в ранку вместе с отрывком содержимого заблокированного возбудителем преджелудка блох. Некоторые возбудители выводятся из организма переносчиков вместе с фекалиями (иксодовые клещи и возбудитель Ку-риккетсиоза, вши и риккетсии Провачека, клопы-триатомины и *Trypanosoma cruzi*) и попадают в хозяина через поврежденную кожу или респираторно.

Эффективность естественной инокулятивной передачи лейшманий москитами, арбовирусом комарами, боррелий клещами и других возбудителей выше, чем шприцевые и иные методики искусственного заражения реципиентов. Предполагают, что особенности процесса питания кровососов, как и слюна, вводимая в ранку, способствуют поступлению возбудителя в хозяина и более успешному инфицированию последнего (Titus, Ribeiro, 1990). В свою очередь возбудители могут видоизменять поведение инфицированных особей в направлении увеличения частоты повторных присасываний и соответственно увеличения вероятности передачи патогена. Подобное взаимодействие описано у комаров с возбудителями малярии и филляриями, москитов с лейшманиями (Rossingol, Rossingol, 1988), у блох с чумным блоком (Вашенко, 1999).

После первоначального инфицирования переносчика необходим определенный промежуток времени (внутренний инкубационный период), прежде чем возбудитель проникнет в слюнные железы и достигнет в них инфицирующей стадии. У кровосо-

сущих двукрылых это развитие обычно укладывается в 1—2-недельный период. Он совпадает со сроками завершения одного гонотрофического цикла и зависит от внешней температуры. Например, у комаров для представителей групп буньявирусов и флававирусов он составляет 10—14 сут и для флававирусов — 6—7 сут (Woodring e. a., 1995).

Инкубационный период развития возбудителей в организме клещей обычно укладывается в сроки между двумя последовательными стадиями питания, разделенными линькой. В результате особи, первично инфицированные на личиночной и нимфальной фазах, способны к передаче возбудителей на нимфальной или имагинальной. После личиночного инфицирования клещей возбудителей без реинфицирования передают не только нимфы, но и имаго.

Далеко не каждое присасывание и питание инфицированного клеща заканчивается заражением восприимчивого хозяина. Успешность инокулятивной передачи зависит от возможности введения в организм позвоночного массы возбудителей не меньшей минимальной инфицирующей дозы. Последняя, по-видимому, сильно варьирует в зависимости от видовых и индивидуальных особенностей всех партнеров по паразитарной системе.

Некоторые из возбудителей обладают очень высокой инфицирующей способностью, и для заражения чувствительного животного может быть достаточно одной микробной клетки туляремийного микроба. В случае с *B. burgdorferi* для заражения хомяка при питании на нем нимф *I. scapularis* требуется не менее 300 боррелий, тогда как при интраперитонеальной инокуляции необходимо не менее 1000—10 000 боррелий (Piesman e. a., 1990).

По-видимому, для специфических переносчиков и резервуарных хозяев можно считать правилом, что для успешного инфицирования восприимчивого хозяина может быть достаточно питание одной особи кровососа. Нормально завершившийся акт питания в этих случаях гарантирует передачу минимальной инфицирующей дозы возбудителя. Например, в слюнных железах питавшихся 60 ч нимф *I. scapularis* заключено более 100 000 спорозоитов *Babesia microti*, а вокруг ротовых частей питающейся нимфы *I. scapularis* в коже хомячка были обнаружены тысячи спорозоитов (Mehlhorn, Schein, 1984).

Многие виды возбудителей даже в случае проникновения в клетки слюнных желез голодных клещей еще не обладают инфицирующей способностью. Например, у инфицированных взрослых *Dermacentor* развитие *Anaplasma marginale* происходит только в питающихся особях и занимает до 6 сут, после чего возможна передача возбудителя со слюной (Косап, 1992). Кинеты пироплазмид, проникшие в слюнные железы еще у голодных особей, дают зрелых спорозоитов только спустя 2—6 сут после прикрепления к хозяину. Редкие случаи инфицирования человека *Babesia microti* можно объяснить удалением клещей на ранних сроках питания до того, как возбудители достигнут в них инвазионной стадии. Передача вирусов Тогото и Дагбе инфицированными клещами также возможна только спустя некоторое время после начала питания, когда, по-видимому, происходит накопление этих возбудителей в слюнных железах (Booth e. a., 1991). Сроки передачи *Borrelia burgdorferi* также зависят от времени появления боррелий в слюне. Последние, вероятно, определяются видовой принадлежностью переносчиков. Так, нимфы *I. scapularis* передают этих возбудителей не ранее 2—3 сут после прикрепления (Piesman, 1995), а *I. persulcatus* уже в первые сутки (Москвитина и др., 1995).

Место кровососов в экосистемах природных очагов. В занимаемых клещами экосистемах на одних и тех же территориях существуют возбудители нескольких трансмиссивных инфекций позвоночных животных и человека. При этом один и тот же вид клеща (во многих случаях одновременно) может служить резервуаром и переносчиком разных видов возбудителей. Среди последних, в свою очередь, существуют виды или штаммы, облигатно связанные в своей циркуляции с несколькими или (реже) одним видом иксодид. Очень редко один вид возбудителя может передаваться клещами и кровососущими насекомыми. Существуют также

факультативно-трансмиссивные инфекции, имеющие кроме трансмиссивного иные пути распространения, как например туляремия.

Для природных очагов инфекции характерна исключительно сложная система связей между его компонентами, причем некоторые из них дублируются, что увеличивает стабильность очага во времени и пространстве. Реально переносчики одного вида и в одной местности могут входить в состав природных очагов нескольких инфекций, а возбудители могут передаваться разными видами кровососов разным видам позвоночных-носителей. При этом внутри очага определенные комбинации переносчиков и их хозяев-прокормителей играют разные роли в циркуляции возбудителей, часть из которых может быть тупиковой из-за невосприимчивости к возбудителю позвоночных или кровососов.

По месту переносчиков в структуре очагов среди трансмиссивных инфекций можно выделить несколько типов. Наиболее стабильны во времени и пространстве природные очаги инфекций, для которых кровососы служат не только переносчиками, но и природными резервуарами и амплификаторами возбудителей. К этому типу относятся многие инфекции, связанные с иксодидами («клещевые инфекции»). Для некоторых из возбудителей, в частности риккетсий и боррелий, иксодовые клещи, как их природные резервуары, имеют даже большее значение, чем теплокровные животные. Многомесячное или иногда многолетнее существование индивидов у иксодовых клещей превосходит сроки жизни мелких млекопитающих и птиц. К тому же в организме теплокровных животных возбудители обычно сохраняются в течение нескольких дней или недель и по окончании заболевания исчезают. Для многих видов клещей, наоборот, характерно пожизненное носительство возбудителей, причем сроки их сохранения в переносчике увеличиваются благодаря передаче по циклу развития (трансфазовая передача) и могут достигать для боррелий или вируса клещевого энцефалита в клеще *I. perculatus* 3—5 лет. Наконец, трансовариальная и половая передача некоторых возбудителей в еще большей степени увеличивают возможности клещей в сохранении и распространении патогенов в природе.

Сходны с описанным типом и природно-очаговые инфекции, протекающие в ограниченных экосистемах нор. Принадлежащие к этой группе клещевые боррелиозы могут длительное время поддерживаться в ограниченном пространстве нор, пещер и других подобных микробиотопов, включая примитивные человеческие постройки. Боррелии (*Borrelia sogdiana* и др.) циркулируют между млекопитающими — обитателями нор и питающимися на них аргасовыми клещами, передача их человеку возможна только внутри этих биотопов. В то же время возбудитель чумы, также первично связанный с норами и живущими в них грызунами и блохами, при определенных условиях может вызывать эпизоотии, охватывающие обширные территории.

Инфекции, связанные в своем распространении с комарами и другими высокоподвижными двукрылыми (многие арбовирусы, гемоспоридии, филярии), часто протекают в форме эпизоотий и эпидемических вспышек разного масштаба. Главными природными резервуарами и амплификаторами их возбудителей служат позвоночные животные, в них же возбудители сохраняются в межэпизоотические периоды. Переносчики из-за их короткой индивидуальной жизни, за немногими исключениями, не могут длительное время сохранять в себе патогены и компенсируют этот недостаток достаточно высокой эффективностью передачи.

Клещи и насекомые при питании на позвоночных животных могут поглощать вместе с кровью разные виды вирусов, бактерий и простейших, из которых лишь немногие сохраняются в них и передаются трансмиссивно. Например, большинство видов возбудителей, связанных с насекомыми, не способны развиваться в клещах, и наоборот. В то же время многочисленны случаи смешанных инфекций, вызываемых возбудителями «своей» группы. Например, иксодовые клещи могут быть одновременно инфицированы несколькими видами боррелий, риккетсий, арбовирусов и пироплазмид. Комары могут быть одновременно инфицированы арбовирусами, гемоспоридиями и филяриями.

В организме переносчика разные виды возбудителей могут быть индифферентны между собой, как в случае боррелий и вируса клещевого энцефалита в клещах (Коренберг и др., 1990). При смешанном инфицировании комаров арбовирусами и филяриями последние способствуют проникновению вирусов в клетки переносчика (Turell e. a., 1984). Наконец, при одновременном инфицировании грызунов кормлением на них клещей *Ixodes scapularis* со смешанной инфекцией *Babesia microti* и *Borrelia burgdorferi* случаи смешанной инфекции у грызунов наблюдались в 15 раз реже, чем после заражения каждым из двух возбудителей в отдельности (Piesman e. a., 1986).

Несмотря на многообразные механизмы инфицирования, пожизненное носительство, а для многих видов и возможность переживания в клещах на протяжении нескольких поколений, лишь меньшая часть популяции переносчика оказывается инфицированной в природных очагах инфекций. По данным многих исследователей (см.: Балашов, 1998), зараженность природных популяций разных видов клещей в очагах разных типов редко превышает 50 % и почти никогда не достигает 100 %. Значительные различия в зараженности отмечены также для разных частей ареала переносчика и в разные годы наблюдений. Причины подобного несоответствия почти неограниченных возможностей горизонтальной и вертикальной передач возбудителей с нахождением их лишь в ограниченной части популяции клещей остаются непонятными.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 96-15-97882, № 99-04-49 568 и частичной поддержки FIRCA (США), грант R03-TW00279-01A1.

Список литературы

- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., 1982. 320 с.
- Балашов Ю. С. Роль морфофизиологических особенностей кровососущих членистоногих в передаче возбудителей инфекций // Паразитол. сб. ЗИН. 1984. Т. 32. С. 22—42.
- Балашов Ю. С. Организм иксодовых клещей как среда обитания возбудителей трансмиссивных инфекций // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 48—69.
- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
- Балашов Ю. С., Амосова Л. И., Григорьева Л. А. Трансовариальная и трансфазовая передачи боррелий таежным клещем *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 489—494.
- Беклемишев В. Н. Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней, поражающих человека // Зоол. журн. 1955. Т. 34, № 1. С. 3—16.
- Бэн О. Проникновение микрофилярий через стенку желудка переносчика; применяющиеся методы исследования, эпидемиологическое значение // Бюл. ВОЗ. 1977. Т. 54, № 4. С. 941—945.
- Вашенок В. С. Роль блох в эпизоотологии чумы // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 3. С. 198—209.
- Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Баннова Г. Г., Левин М. Л., Караванов А. С. Зараженность клещей *Ixodes persulcatus* возбудителями болезни Лайма и клещевого энцефалита одновременно // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 2. С. 102—105.
- Леонович С. А. Ориентационное поведение иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* в условиях пустыни // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 431—440.
- Москвитина Г. Г., Коренберг Э. И., Спилман Э., Щеглова Т. В. О частоте генерализованной инфекции у взрослых голодных клещей рода *Ixodes* в очагах боррелиозов России и США // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 5. С. 353—359.
- Наумов Р. Л., Гутова В. П., Чунихин С. П. Иксодовые клещи и возбудитель клещевого энцефалита. Сообщ. 3. Обобщение данных и некоторые выводы // Мед. паразитол. 1981. № 1. С. 58—61.
- Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней // Вест. АН СССР. 1939. Т. 10. С. 98—108.

- Павловский Е. Н. Микроорганизм, переносчик и внешняя среда в их соотношениях // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 4. С. 294—312.
- Петров В. Г. Экспериментальное изучение клещей *Dermacentor marginatus* и *Rhipicephalus rossicus* как переносчиков туляремии // Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., 1958. С. 117—123.
- Чайка С. Ю. Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов. М.: КМК Пресс, 1997. 427 с.
- Чунихин С. П., Леонова Г. Л. Экология и географическое распространение арбовирусов. М., 1985. 127 с.
- Чунихин С. П., Стефуткина Л. Ф., Королев М. Б., Решетников И. А., Хозинская Г. А. Половая передача вируса клещевого энцефалита у иксодовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 214—217.
- Billingsley P. F., Wilkins S., Animashaun T. Glycobiology of the mosquito midgut: Identification of binding ligands for the invading ookinete // J. Cell. Biochem. 1995. Suppl. 21a. P. 205.
- Black W. C., Moore C. G. Population biology as a tool for studying vector-borne diseases // The biology of disease vectors / Ed. Beaty B. J., Marquardt W. C. Colorado: Univ. Press, 1995. P. 393—416.
- Booth T. F., Steele G. M., Marriotti A. C., Nuttall P. A. Dissemination, replication and transstadial persistence of Dugbe virus (Nairovirus, Bunyaviridae) in the tick vector *Amblyomma variegatum* // Am. J. Trop. Hyg. 1991. Vol. 45. P. 146—157.
- Burgdorfer W. Transovarial transmission: an effective ecological means for the survival of tick-borne spotted fever group rickettsiae // First Intern. Conf. Tick-Borne pathogens at the Host-vector Interface. Sanit Paul, 1992. P. 265—272.
- DeFoliart G. R., Grimstad P. R., Watts D. M. Advances in mosquito-borne arbovirus-vector research // Ann. Rev. Entomol. 1987. Vol. 32. P. 479—505.
- Danielova V., Holubova J. Transovarial transmission rate of tick-borne encephalitis in *Ixodes ricinus* ticks // Modern Acarology. Prague. 1991. Vol. 2. P. 7—10.
- Edman J. D., Scott T. W. Host defensive behaviour and the feeding success of mosquitoes // Insect Sci. Appl. 1987. Vol. 8. P. 617—622.
- Gern L., Rais O. Efficient transmission of *Borrelia burgdorferi* between cofeeding *Ixodes ricinus* ticks // J. Med. Entomol. 1996. Vol. 33, N 2. P. 189—192.
- Gordon S. W., Linthicum K. J., Moulton J. R. Transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in two species of *Hyalomma* ticks from infected adults to cofeeding immature forms // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1993. Vol. 48, N 6. P. 576—580.
- Halouzka J., Juricova Z., Matilova L., Hubalek Z. *Borreliae* in larval *Ixodes ricinus* ticks // Med. Vet. Entomol. 1995. Vol. 9. P. 205—206.
- Hardy J. L., Houk E. J., Kramer L. D., Reeves W. C. Intrinsic factors affecting vector competence of mosquitoes for arboviruses // Ann. Rev. Entomol. 1983. Vol. 28. P. 229—262.
- Jones L. D., Davies C. R., Steeleg M., Nuttall P. A. A novel mode of virus transmission involving a nonviremic host // Science. 1987. Vol. 237. P. 775—777.
- Kelly R., Edman J. D. Multiple transmission of *Plasmodium gallinaceum* during serial probing by *Aedes aegypti* on several hosts // J. Med. Entomol. 1992. Vol. 29. P. 329—331.
- Klowlowden M. J. Vector behavior // The biology of disease vectors. Ed. Beaty B. J., Marquardt W. C. Colorado: Univ. Press, 1995. P. 34—50.
- Kocan K. M. Coordinated development of a *Rickettsia Anaplasma marginale*, and its tick host // First Intern. Conf. on Tick-borne pathogens at host-vector interface. Saint Paul, 1992. P. 7—14.
- Labuda M., Jones L. D., Williams T., Danielova V., Nuttall P. A. Efficient transmission of tick-borne encephalitis virus between co-feeding ticks // J. Med. Entomol. 1993. Vol. 30. P. 295—299.
- Lane R. S., Piesman J., Burgdorfer W. Lyme borreliosis: relation of its causative agent to its vectors and hosts in North America and Europe // Ann. Rev. Entomol. 1991. Vol. 36. P. 587—609.
- Mather T. N., Telford S. R., Moore S. I., Spielman A. *Borrelia burgdorferi* and *Babesia microti*: efficiency of transmission from reservoirs to vector ticks (*Ixodes dammini*) // Exper. Parasitol. 1990. Vol. 70. P. 55—61.
- Mehlhorn H., Schein E. The piroplasms: life cycle and sexual stages // Adv. Parasitol. 1984. Vol. 23. P. 37—103.
- Munderloh U. G., Kurtti T. J. Cellular and molecular interrelationships between ticks and prokaryotic tick-borne pathogens // Ann. Rev. Entomol. 1995. Vol. 40. P. 221—243.

- Nijhout M. M. Plasmodium gallinaceum: Exflagellation stimulated by a mosquito factor // *Exper. Parasitol.* 1979. Vol. 48. P. 75—80.
- Piesman J. Dispersal of the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* to salivary glands of feeding nymphal *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) // *J. Med. Entomol.* 1995. Vol. 32. P. 519—521.
- Piesman J., Mather T. N., Telford S. R., Spielman A. Concurrent of *Borrelia burgdorferi* and *Babesia microti* infection in nymphal *Ixodes dammini* // *J. Clin. Microbiol.* 1986. Vol. 24. P. 446—447.
- Piesman J., Oliver J. R., Sinsky. Growth kinetics of the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*) in vector ticks (*Ixodes dammini*) // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 1990. Vol. 42. P. 352—357.
- Purnell R. E. East Coast fever: some recent research in East Africa // *Adv. Parasitol.* 1977. Vol. 15. P. 83—132.
- Rossingol P. A., Rossingol A. M. Models of parasite transmission enhancement by vector-parasite interaction // *Parasitol.* 1988. Vol. 97. P. 363—372.
- Sonenshine D. E. Introduction // *Ecological dynamics of tick-borne zoonoses*. Ed. Sonenshine D. E., Mather T. N. N. Y.; Oxford: Oxford Univ. Press, 1994. P. 325—350.
- Tempelis C. H. Host-feeding patterns of mosquitoes with a review of advances in analysis of blood meals by serology // *J. Med. Entomol.* 1975. Vol. 11. P. 635—653.
- Titus R. G., Ribeiro J. M. C. The role of vector saliva in transmission of arthropod-borne disease // *Parasitol. Today.* 1990. Vol. 6, N 2. P. 157—160.
- Turell M. J., Rossingol P. A., Spielman A., Rossi C. A., Bailey C. L. Enhanced arboviral transmission by mosquitoes that concurrently ingested microfilariae // *Science.* 1984. Vol. 225. P. 1039—1041.
- Woodring J. I., Higgs S., Beaty B. J. Natural cycles of vector-borne pathogens // *The biology of disease vectors*. Ed. Beaty B. J., Marquardt W. C. Colorado: Univ. Press, 1995. P. 3—18.
- Zung J. L., Lewengrub S., Rudzinska M. A., Piesman J., Spielman A., Telford S. R. Fine structural evidence for the penetration of the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* through the gut and salivary tissues of *Ixodes dammini* // *Can. J. Zool.* 1989. Vol. 67. P. 1737—1748.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.10.1998

THE ROLE OF BLOOD-SUCKING TICKS AND INSECTS IN NATURAL FOCI OF INFECTIONS

Yu. S. Balashov

Key words: blood-sucking ticks and insects, natural focus of infections.

SUMMARY

During 60 years passed after the creation of the conception on natural focus of human infections by the academician E. N. Pavlovsky our knowledge on a role of blood-sucking insects and ticks in this phenomenon have been significantly enlarged. It has been recovered, that these arthropodes serve not only as vectors of infection agents, but also as natural reservoirs and amplificators of these agents. In the process of the infection agent circulation in the natural focus there are several additional pathways of circulations without a participation of vertebrates. These pathways are as follows: the dispersion of infection agent in cases of simultaneous feeding of infected and «clean» ticks, and also the sexual, transovarial and transphase transmissions of pathogens. These mechanism of circulation are most often occur in the ixodid ticks, which can play the main role in supporting the infection agent in the focus.

The research was supported by the Russian Fund of Fundamental Investigations (grants 96-15-97 882, 99-04-49568) and in part by FIRCA, USA (Grant R03 TW00279-01A1).