

УДК 576.895.42+591.52

**СИМПАТРИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ  
И ЕЕ ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ В ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ  
ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ ТРАНСМИССИВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ**

© Н. А. Филиппова

Рассмотрены подтвержденные коллекционным материалом симпатрические отношения 10 пар (или групп) близкородственных видов. В областях симпатрии проанализированы связи с биотопами и прокормителями, данные об одновременном или последовательном паразитировании близких видов на одной и той же особи хозяина и другие показатели, влияющие на стабильность условий для возбудителя. Оценены возможные пути формирования и геохронологические характеристики областей симпатрии.

Представления о симпатрии близкородственных видов накоплены нами в процессе исследований по систематике сем. Ixodidae Murtay, 1877, повлекших за собой пересмотр и уточнение видовых ареалов, данных о биотопических и трофических связях. На симпатрию было обращено внимание с позиций общей сравнительной характеристики близких видов (в том числе и их диагностики в зоне перекрывания ареалов), а также с позиций истории формирования ареалов и возможных путей видообразования (Филиппова, 1971, 1973, 1977, 1985а, 1985б, 1991, 1997, 1998). Однако феномен симпатрии близкородственных видов иксодовых клещей пока не рассматривался в связи с их ролью переносчиков и резервуаров возбудителей трансмиссивных природно-очаговых болезней и возможным влиянием на изменчивость таксонов возбудителей. Вместе с тем обширнейшая литература, начиная с тезиса Павловского (1941) об организме переносчика как среды обитания для возбудителя до современной (Балашов, 1998), свидетельствует о большой роли организма иксодовых клещей в судьбе патогена.

В данной статье проанализированы паразитологические аспекты документально подтвержденных проявлений симпатрических отношений в связи с их возможной ролью в паразитарных системах природных очагов. На этой основе выявлен эволюционно сложившийся характер контактов конкретных видов-переносчиков в областях их симпатрии (нередко совпадающих с природными очагами инфекции), обеспечивающих потенциальный многократный обмен популяцией конкретного таксона возбудителя (вида, геновида, штамма).<sup>1</sup>

Для изучения паразитологических аспектов симпатрии существенно, что для палеарктических иксодид четко разработана как надвидовая иерархическая структура, начиная с подродового ранга, так и диагностика близких видов по всем активным фазам онтогенеза. Внутри более крупных подродов выделены на сравнительно-онтогенетической основе группы близкородственных видов.

В территориальных рамках бывшего СССР и некоторых сопредельных стран симпатрические отношения у близкородственных видов установлены во всех природных зонах, широко населенных иксодидами. Они прослежены у видов как с пастбищным, так и гнездово-норным типами паразитизма, а также у видов с модификацией этих типов. Современные области симпатрии имеют в каждом случае

<sup>1</sup> Далее в целях краткости изложения — таксон возбудителя.

сложную разновозрастную историю формирования. Они поддерживаются балансом ныне существующих природных условий, требующихся каждому виду, а также реализацией в этих условиях видоспецифического образа жизни. Особенность симпатрии иксодид состоит в том, что она сопровождается не только сообитанием близких видов на обширной территории и нередко в одних и тех же биотопах, но и использованием одних и тех же видов прокормителей, а иногда — одних и тех же особей прокормителей, что установлено в результате полевых исследований и на коллекционном материале Зоологического института (ЗИН РАН).<sup>2</sup>

Почти все виды, для которых нами установлена симпатрия или парапатрия, переносчики патогенных вирусов, риккетсий, бактерий, спирохет, пироплазмид (Балашов, 1998).

#### СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ ВИДОВ, ДЛЯ КОТОРЫХ УСТАНОВЛЕННЫ ФАКТЫ СИМПАТРИИ

Род *Ixodes* Latreille, 1795. Подрод *Ixodes*, группа *I. persulcatus*: *I. persulcatus* Sch., 1930—*I. ricinus* (L., 1758); *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi* Pom., 1946. Подрод *Pholeoixodes* Sch., 1942, группа *I. crenulatus*: *I. crenulatus* Koch, 1844—*I. kaiseri* Arthur, 1957.

Род *Dermacentor* Koch, 1844. Подрод *Serdjukovia* Dias, 1963, группа *D. marginatus*:<sup>3</sup> *D. marginatus* (Sulzer, 1776)—*D. ushakovae* Fil. et Pan., 1987—*D. silvarum* Ol., 1931; *D. ushakovae*—*D. niveus* Neum., 1897. Подрод *Asiacentor* Fil. et Pan., 1974, оба вида подрода: *D. pavlovskyi* Ol., 1927—*D. montanus* Fil. et Pan., 1974.

Род *Rhipicephalus* Koch, 1844. Подрод *Rhipicephalus*, группа *R. sanguineus*: *R. sanguineus* (Latr., 1806)—*R. turanicus* Pom., 1946; *R. sanguineus*—*R. rossicus* Yak. et K.—Yak., 1911; *R. turanicus*—*R. rossicus*—*R. pumilio* Sch., 1935.

Род *Hyalomma* Koch, 1844. Подрод *Euhyalomma* Fil., 1984, группа *H. asiaticum*:<sup>4</sup> *H. asiaticum* Sch. et Schl., 1929 (с подвидами)—*H. dromedarii* Koch, 1844; группа *H. scupense*:<sup>5</sup> *H. scupense* Sch., 1918—*H. detritum* Sch., 1919.

#### СИМПАТРИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ГРУППЕ *IXODES PERSULCATUS*

С позиций роли в природных очагах симпатрические отношения в этой группе близкородственных видов привлекают особое внимание по нескольким причинам: виды имеют большое эпидемиологическое значение (*I. persulcatus*, *I. ricinus*) при сложных, еще далеко недостаточно изученных взаимоотношениях с возбудителями клещевых энцефалитов и боррелиозов; области симпатрии обширны и расположены преимущественно на территории России; достаточно хорошо изучены биотопические, хозяйственные, сезонные и т. п. характеристики, в том числе и в областях перекрытия ареалов.

Виды группы *I. persulcatus* характеризуются пастбищным типом подстерегания. Это означает, что более продолжительные непаразитические стадии каждой активной фазы жизненного цикла развиваются вне хозяина, обычно в растительной подстилке, микропустотах припочвенного яруса и т. п., а для встречи с хозяином осуществляют вертикальные миграции в пределах свойственного каждой фазе растительного яруса. Следовательно, формирование зон симпатрии (как и ареалов в целом) испытало воздействие не только хозяина-позвоночного, но и всего комплекса факторов,

<sup>2</sup> В тех случаях, когда данные заимствованы из публикаций других авторов, определение проверено мною и материал, хотя бы частично (в том числе и зарубежный), хранится в коллекции ЗИНа РАН.

<sup>3</sup> Выделена впервые здесь.

<sup>4</sup> Выделена впервые здесь.

<sup>5</sup> Выделена впервые здесь.

формирующих ареалы обитающих в растительной подстилке пойкилотермных животных.

Наиболее обширна область симпатрии *I. persulcatus* и *I. ricinus* (рис. 1). Она охватывает всю европейскую часть ареала *I. persulcatus* и совпадает с взаимным проникновением с востока формаций средней и южной тайги, а с запада лиственных и смешанных лесов европейского типа.

В области симпатрии виды проявляют достаточно четкую, но далеко не абсолютную биотопическую дифференциацию. *I. persulcatus* придерживается средне- и южнотаежных формаций с заметным влиянием ели или их дериватов — вторичных увлажненных мелколиственных лесов. Однако наиболее высокой численности достигает по окраинам лесных массивов, осветленных подлеском из лиственных пород или обрамленных кустарниковыми зарослями с хорошо развитым травостоем и имеющих растительную подстилку. *I. ricinus* тяготеет к европейского типа неморальным широколиственным или смешанным с большим влиянием листопадных пород лесам. Высокой численности достигает также по опушкам, вырубкам, кустарниковым зарослям и т. п. осветленным участкам. В целом биотопы *I. persulcatus* со свойственной темнохвойным лесам сглаженностью суточных и сезонных колебаний температуры и влажности — более затененные и увлажненные.

В силу таких биотопических связей в области симпатрии распространение *I. persulcatus* по мере продвижения с севера (от Карелии и Ленинградской обл.) на юг становится ограниченнее и приурочено к возвышенностям Валдая, Смоленско-Московской, Среднерусской; имеется несколько изолятов на юго-западе. Тогда как мозаичность распространения *I. ricinus* нарастает по мере продвижения на север и восток, где, по данным литературы, изоляты достигают соответственно 63° с. ш. и вкраплений черневых лесов южного Урала и Зауралья.

В области перекрытия ареалов этих 2 видов имеет место взаимное мозаичное проникновение растительных формаций, к которым эти виды приурочены. В соответствии с этим биотопы *I. persulcatus* и *I. ricinus* нередко совпадают и установлены случаи совместного обитания в Карелии (Хейсин, 1950; Бобровских, 1983), Ленинградской (Сухомлинова, 1977; Коренберг и др., 1988; коллекционный материал ЗИН РАН), Псковской (коллекционный материал ЗИНа РАН), Вологодской (Шепелев, 1963) областях, Татарии (Бойко, 1959).

Сезон паразитирования соответствующих фаз значительно совпадает, за исключением того факта, что половозрелая фаза *I. ricinus* может иметь более продолжительную весеннюю активность и второй (менее высокий) пик активности в конце лета.

Круг хозяев в области симпатрии нельзя считать изученным полностью. Половозрелая фаза обоих видов паразитирует на крупных и средних диких млекопитающих, домашних и сельскохозяйственных животных, что создает возможность использования одной и той же особи прокормителя обоими видами, хотя достоверных случаев одновременного паразитирования 2 видов не известно. На северо-западе области симпатрии на половозрелой фазе *I. persulcatus* и *I. ricinus* одновременно вылавливались на флаг в разных соотношениях в зависимости от особенностей биотопов (Коренберг и др., 1988). На неполовозрелых фазах оба вида обнаружены равно на одних и тех же видах, а иногда и особях позвоночных — грызунов, насекомоядных млекопитающих (Сухомлинова, 1977) и птицах из экологических групп, собирающих корм на земле. Следует ожидать, что более строгий подход со стороны авторов к определению видов клещей повлечет увеличение числа фактов совместного паразитирования.

Продолжительность существования области перекрытия ареалов, т. е. продолжительность сообитания этих видов переносчиков, существенна для суждения о роли симпатрии в динамических процессах паразитарных систем. Типы ареалов каждого из обсуждаемых видов и преобладающие биотопические связи *I. persulcatus* с зональными и горными формациями азиатской тайги, а *I. ricinus* — с различными формациями европейских неморальных или смешанных лесов свидетельствуют о расширении в послеледниковый период ареала *I. persulcatus* на запад, а ареала *I. ricinus* — на восток, что привело к формированию современной основной области симпатрии

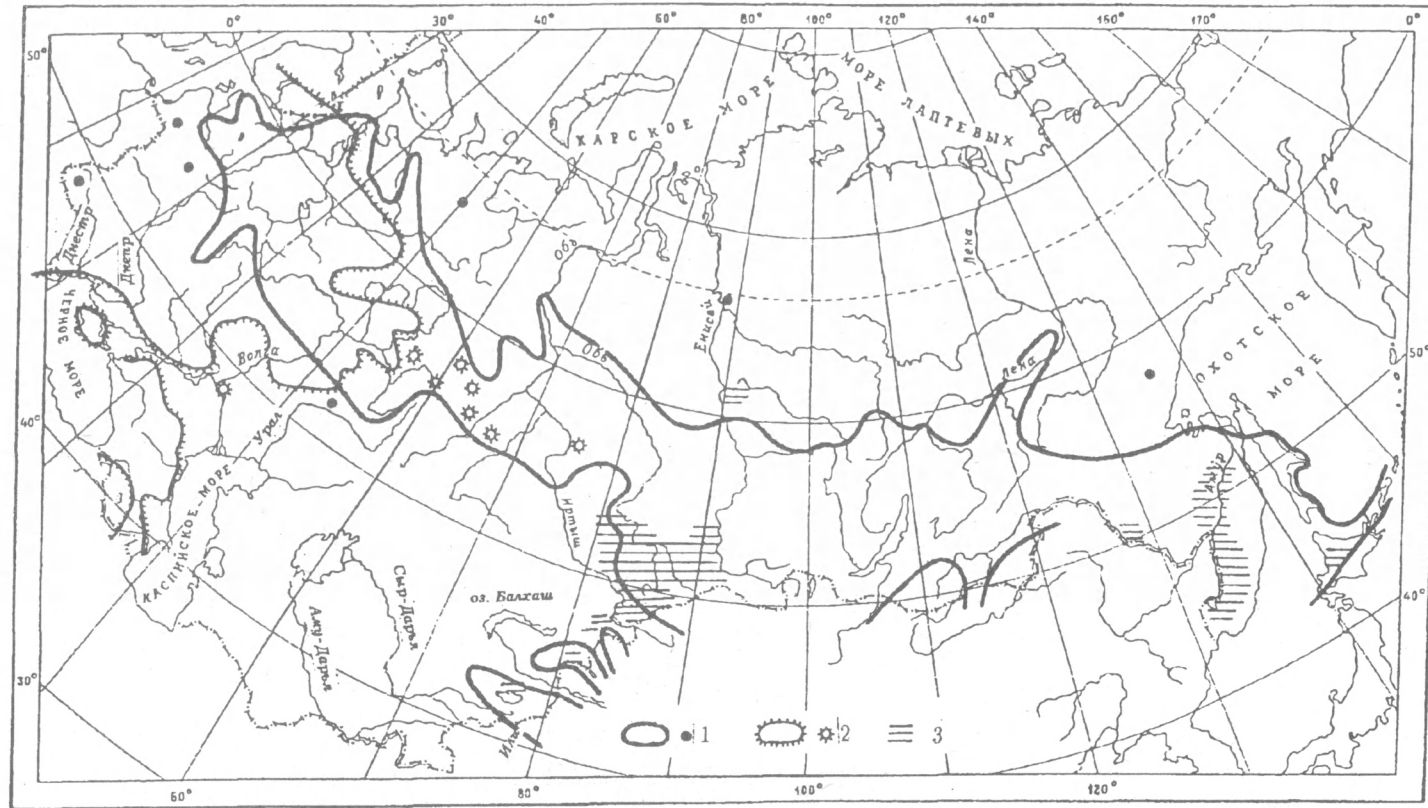


Рис. 1. Ареалы *Ixodes persulcatus* (1), *I. ricinus* (2), *I. pavlovskiy* (3) и области симпатрии *I. ricinus*—*I. persulcatus*, *I. persulcatus*—*I. pavlovskiy*.

Fig. 1. Ranges of *Ixodes persulcatus* (1), *I. ricinus* (2), *I. pavlovskiy* (3) and sympatry areas of *I. ricinus*—*I. persulcatus*, *I. persulcatus*—*I. pavlovskiy*.

(Филиппова, 1973, 1991). Как недавно показано экспериментально, обсуждаемые виды имеют полную репродуктивную изоляцию (Балашов и др., 1998). Это подтверждает нашу точку зрения о вторичном характере симпатрии, так как наличие посткопуляционного механизма репродуктивной изоляции у симпатрических видов свидетельствует об аллопатрическом пути формирования их ареалов. Последлединовый голоценовый возраст основной области симпатрии *I. persulcatus*—*I. ricinus* насчитывает не более 12 тыс. лет, тогда как не подвергавшиеся оледенению территории ареалов каждого из этих видов имеют по крайней мере плейстоценовый (до 2 млн. лет), а скорее и плиоценовый (примерно до 10 млн. лет) возраст (Филиппова, 1971, 1973, 1985а, 1991). Очень схематично упомянутые выше симпатрические изоляты (если они не заносного происхождения) свидетельствуют о еще более сложной, чем в основной рецентной области, геохронологической динамике симпатрических отношений этих видов.

Простой расчет позволяет установить и минимальное количество симпатрически сосуществующих поколений у этих видов. Допустим, что основная область симпатрии и взаимоотношения в ней *I. ricinus* и *I. persulcatus* в современном их выражении существовали не с самого начала голоцена, а в течение 8—10 тыс. лет. При самом продолжительном варианте жизненного цикла (5 лет) могло осуществиться 1600—2000 симпатрических поколений. Естественно, что на каком-то этапе на территориях с достаточно благоприятными условиями жизненный цикл мог завершаться и быстрее, что увеличивает количество осуществившихся симпатрических поколений.

Следовательно, дестабилизирующее воздействие на таксон возбудителя возможно его попадания попеременно в организм разных видов переносчиков продолжается в основной области симпатрии *I. persulcatus*—*I. ricinus* на протяжении примерно 2000 поколений этих видов клещей. В пределах одного поколения переносчиков количество контактов возбудителя с каждым из видов клещей, пути и механизмы их осуществления определяются особенностями жизненного цикла иксодовых клещей: каждая из 3 активных кровососущих фаз имеет как самостоятельные взаимоотношения с возбудителем (горизонтальная передача), так и зависимые от предшествующих фаз или другого пола через посредство трансвариальной, трансфазовой и половой передач (вертикальная передача).<sup>6</sup>

Таким образом, в областях раздельного и совместного обитания близких видов переносчиков для одного и того же вида (штамма) возбудителя не исключено принципиальное различие среды, определяющееся возможностью многих вариантов колебательного обмена патогеном между симпатрическими видами клещей. Следовательно, правомочно предположить, что симпатрия *I. persulcatus*—*I. ricinus* не могла не отразиться на микроэволюционных процессах во всех группах возбудителей, биологический перенос которых данные виды клещей осуществляют. В этой связи хотелось бы акцентировать внимание на том, что симпатрические отношения этих двух видов переносчиков могли оказать определенную роль и на микроэволюцию геновидов боррелий, на пути бурно развивающейся систематики которых возникает так много вопросов. Боррелии имеют тесные связи с организмом клеща-переносчика (Burgdorfer e. a., 1988; Piesman, 1989, и др.). Что касается таксономических аспектов связей иксодовых клещей с боррелиями, то с момента их открытия (Burgdorfer e. a., 1982, 1983, 1985; Johnson e. a., 1984, и др.) к настоящему времени высветились 2 существенные особенности. Во-первых, патогенные боррелии проявляют наиболее тесные биологические связи с узкой таксономической группой переносчиков в пределах подрода *Ixodes*, именно с группой *I. persulcatus*. Во-вторых, современные данные по таксономии патогенных геновидов рода *Borrelia* свидетельствуют об отсутствии у некоторых из них специфических связей с видами переносчиков: известны геновиды и штаммы боррелий, из которых каждый обнаружен как в *I. persulcatus*, так и в *I. ricinus*. С другой стороны, *I. persulcatus* и *I. ricinus* могут

<sup>6</sup> Несомненно, ситуацию усложняют взаимоотношения возбудителя с позвоночными животными и допустимое присутствие в организме клеща иных таксонов возбудителя.

иметь каждый связи с несколькими геновидами боррелий не только в разных частях своих ареалов, но и в одном природном очаге; известны даже случаи выделения разных геновидов рода *Borrelia* из одной особи *I. persulcatus* (Коренберг, 1996; Коренберг, Крючечников, 1996).

Схема симпатрических отношений *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi* при высокой степени сходства с таковой для *I. persulcatus*—*I. ricinus* имеет и существенные своеобразные черты.

Две области симпатрии *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi* на азиатском материке почти полностью соответствуют двум основным дизъюнктивным областям ареала *I. pavlovskyi*, тяготеющим к южным (горы Юго-Западной Сибири—Алтай) и юго-восточным (Сихоте-Алинь с прилегающими малыми хребтами) окраинам ареала *I. persulcatus* (рис. 1). На о. Хоккайдо оба вида распространены вместе (Nakao e. a., 1992). Области симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* совпадают с формациями преимущественно горной тайги, несущими большое количество реликтов третичной неморальной флоры тургайского типа (Филиппова, 1971, 1977, 1991).

Во всех дизъюнктивных областях симпатрии оба вида тесно сообитают в одних и тех же биотопах при полном совпадении сезонов активности соответствующих фаз. В западной дизъюнктивной области симпатрии — в Салаирском кряже, отрогах Кузнецкого Алатау, горной Шории, Западном Саяне, отрогах Алтая — оба вида сообитают в формациях черневой тайги (насыщенных третичными флористическими реликтами), ее дериватах: других типах смешанных, осветленных лиственными породами лесов, кустарниковых зарослях.

Что касается хозяев, то по наблюдениям у нижней границы черневой тайги в Юго-Западном Алтае (700—800 м над ур. м.) личинки и нимфы обоих видов паразитируют примерно в равных пропорциях в одни и те же сроки на одних и тех же видах хозяев: мелких млекопитающих и птицах из экологической группы, собирающей корм на земле. Более того, одновременное паразитирование преимагинальных фаз *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* на одной и той же особи хозяина при высоком обилии каждого вида — обычное явление для этой зоны симпатрии. На половозрелой фазе оба вида вылавливаются на флаг одновременно и также примерно в равном количестве. Несмотря на это, на половозрелой фазе в Юго-Западном Алтае установлена четкая специализация к хозяину: *I. persulcatus* паразитирует на средних и крупных диких млекопитающих, а также на скоте; *I. pavlovskyi* — почти исключительно на птицах из экологической группы, собирающей корм на земле (и частично на тех же видах, что и неполовозрелые фазы, но в более ранние календарные сроки); *I. persulcatus* на птицах не обнаружен (Ушакова, Филиппова, 1968; Ушакова и др., 1969). В отрогах Кузнецкого Алатау неполовозрелые фазы обоих видов также паразитируют одновременно на грызунах (в том числе и на одной особи хозяина) при высоких показателях обилия с некоторым перевесом *I. pavlovskyi* (птицы не исследовались). Половозрелые *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* также одновременно вылавливались на флаг, показывая высокий уровень численности, иногда с перевесом *I. pavlovskyi* (Чигирик и др., 1972, 1974). На некоторых других территориях западной дизъюнктивной области симпатрии этих видов, где *I. persulcatus* имеет численный перевес, например в северо-восточных отрогах Алтая, характер отношений с прокормителями сохраняется (Сапегина, Равкин, 1969; Сапегина и др., 1970).

В дальневосточной области симпатрии *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi*, где преобладает численный перевес первого вида, сообитание наблюдается в биотопах, совпадающих с реликтовыми формациями уссурийской тайги и ее неморальными дериватами. Здесь, как и в западной области симпатрии, установлено совместное паразитирование неполовозрелых фаз обоих видов на грызунах и птицах, одновременное вылавливание на флаг половозрелой фазы обоих видов, специализация половозрелой фазы *I. persulcatus* к млекопитающим, а *I. pavlovskyi* — к птицам, из тех же размерных и экологических групп. При этом проявляется географический аспект частичной смены таксономических групп прокормителей равно всех фаз обоих видов (Филиппова, Беляев, 1970; Болотин и др., 1977; Болотин, 1982).

Глубокие корни дифференцированной трофической специализации половозрелой фазы *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* подтверждаются специфическими чертами строения хелицер самки (Филиппова, 1977).

Таким образом, симпатрия *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* характеризуется высокой степенью совпадения биотопов, влекущей высокую степень сообитания и одновременного или последовательного паразитирования преимагинальных фаз на одной и той же особи хозяина при высоких показателях обилия. Трофическая специализация половозрелой фазы влечет ограничение каналов для обмена возбудителем, так как оставляет лишь возможность паразитирования на одной особи птицы с разрывом по срокам половозрелой фазы *I. pavlovskyi* — неполовозрелых фаз *I. persulcatus*.

Диагностика и изучение вида *I. pavlovskyi* стали возможны только после его переописания (Филиппова, Ушакова, 1967). За последующий период выявлены спонтанное носительство (Чигирик и др., 1974) и передача в эксперименте вируса клещевого энцефалита (Сапегина, Докучаева, 1970) и риккетсий Бернета (Куксгаузен, Пчелкина, 1975). Так как на этом изучение связей *I. pavlovskyi* с патогенами оборвалось, нельзя исключать, что они охватывают более широкий круг возбудителей.

Для понимания возможных путей формирования и связанных с ними особенностей симпатрических отношений *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi* важны следующие факты. *I. pavlovskyi* в границах таежных формаций приурочен к биотопам, сохранившим элементы реликтовой плиоценовой (тургайской) флоры, более архаичной, чем сменившая ее в тепломеренной Азии тайга. Ареал *I. pavlovskyi* характеризуется дизъюнкцией на протяжении почти всей Восточной Сибири, по-видимому сформировавшейся в позднем плиоцене—плейстоцене вследствие разрыва на два ареала неморальных лесов тургайского типа. Изрядный возраст дизъюнкции отразился и на таксономической структуре этого вида, обеспечив дивергенцию на западный и восточный подвиды (Филиппова, Панова, 1998). Области рецентного распространения *I. pavlovskyi* служили рефугиумами третичной флоры и фауны в периоды оледенений и иссушений Сибири и Дальнего Востока (Синицын, 1965). Симпатрия *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* могла возникнуть на какой-то территории, когда ареал *I. pavlovskyi* еще был сплошным или, по крайней мере, шире современного, а ареал *I. persulcatus* только формировался, или когда ареал *I. pavlovskyi* приобрел дизъюнкцию и сократился до рамок позднетретичных рефугиумов. Скорее всего, площади и конфигурации областей перекрывания ареалов этих 2 видов многократно менялись по мере деградации тургайских формаций и ассимиляции их наступающими таежными.

Остается открытым вопрос о том, сформировался ли ареал *I. persulcatus* по отношению к таковому *I. pavlovskyi* аллопатрическим путем (и тогда симпатрия рассматриваемой пары видов вторична) или симпатрическим.<sup>7</sup> Но в любом случае каждая из дизъюнктивных областей симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* значительно древнее, чем основная область симпатрии *I. persulcatus* и *I. ricinus*. Даже если минимальный возраст симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* отнести к границе плиоцена—плейстоцена, то он составит порядка 2 млн. лет, за которые развивались 400—500 тыс. поколений.

#### СИМПАТРИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ГРУППЕ *I. CRENULATUS*

Близкие виды *I. crenulatus* и *I. kaiseri* характеризуются гнездово-норным типом подстерегания (паразитизма). Свободноживущие стадии каждой активной фазы развиваются в норе хозяина, где происходит встреча с ним. Поэтому круг хозяев более узкий, чем у видов с пастбищным типом подстерегания, и определяется в значительной мере типом норы. Зависимость ареалов от природных условий заметно опосре-

<sup>7</sup> Трофическая специализация половозрелой фазы этих видов, наряду с некоторыми особенностями поведения, а также тонкими различиями в строении хелицер как органа для разрезания кожи хозяина у самки и органа для закрепления самца во время копуляции, свидетельствуют о наличии у этой пары видов механизмов прекопуляционной изоляции, что служит признаком симпатрического видообразования.

дована через связи с хозяином. Число случаев симпатрии близкородственных видов с гнездово-норным типом подстерегания невелико, что соответствует меньшей степени распространения этого типа подстерегания среди палеарктических иксодид.

Дизъюнктивные области симпатрии *I. crenulatus* и *I. kaiseri* установлены в юго-восточной Европе — Румыния, Молдова, Южная Украина, включая Крымский п-ов; в России — юго-западные оконечности Средне-Русской возвышенности и Северный Кавказ; затем после большого перерыва — в Западном Казахстане и снова после большого перерыва — в Джунгарском Алатау (рис. 2). По всей вероятности, симпатрия этих видов имеет более широкое распространение, так как до 70-х годов на территории бывшего СССР *I. kaiseri* не отличали от *I. crenulatus*, а на территории Западной и Средней Европы его до сих пор путают еще и с *I. hexagonus* Leah, 1815.

*I. crenulatus* населяет все типы зональных и горных степей Евразии. Обитает в норах среднего диаметра: грызунов, насекомоядных и хищных млекопитающих. *I. kaiseri* приурочен к нижней границе широколиственных горных лесов и сильно редуцированным в Европе широколиственным лесам на возвышенностях и равнинах. Обитает в норах среднего диаметра преимущественно хищных млекопитающих.

Для европейских симпатрических областей *I. crenulatus*—*I. kaiseri* характерно мозаичное захождение степных территорий в пределы островных равнинных или горных широколиственных лесов. Такое же взаимное проникновение наблюдается в Джунгарском Алатау.

*I. crenulatus* имеет наиболее взаимоадаптированные паразито-хозяинные связи с сурками рода *Marmota* Blum., 1779 (зимоспящие животные) на протяжении всей обширной со многими дизъюнкциями азиатской части ареала; роль хищных млекопитающих здесь не столь велика, а паразито-хозяинные отношения с последними не столь совершенны (Филиппова, 1977). В европейской части ареала произошла и продолжает происходить замена хозяев. По мере сокращения ареала сурков<sup>8</sup> роль основных хозяев переходит к средним или мелким хищным млекопитающим. Например, на территории Молдовы наивысшая численность *I. crenulatus* отмечена на подверженном зимней спячке барсуке, хотя и на других видах хищных она значительна (Успенская, 1987). Существенную роль играет то обстоятельство, что норы хищных млекопитающих и норы сурков по условиям для обитания имеют большое сходство: одинаковый средний диаметр, углубленную и удаленную от входа гнездовую камеру (что обеспечивает нивелирование микроклимата по сравнению с суточными и сезонными колебаниями наружных условий температуры и влажности). Норы как сурков, так и хищных млекопитающих строятся на хорошо дренированных почвах с глубоким залеганием грунтовых вод и защищены от паводков и дождей посредством использования особенностей рельефа (Гептнер и др., 1967). Они долговечны, к тому же между хозяевами *I. crenulatus* на протяжении всего ареала существуют трофические и топические связи с направлением сурок—хищник или мелкий хищник—более крупный хищник. Известны случаи расширения круга хозяев *I. crenulatus* и *I. kaiseri* (в области симпатрии): массовое паразитирование на еноте-полоскуне (коллекции ЗИНа РАН), интродуцированном в Европу всего лишь несколько десятилетий назад; а также массовый переход *I. kaiseri*, на собак в Великобритании, в районах, где численность хищных млекопитающих сократилась (Arthur, 1963).

Сезонность паразитирования *I. crenulatus* по ареалу в целом соответствует сезонному ритму смены состояний активности и спячки хозяев. В азиатской части ареала на сурках паразитирование длится с марта по август, и в спячку зверьки уходят свободными от клещей; тогда как на близлежащих территориях в популяциях, паразитирующих на хищных млекопитающих, наблюдается более длительное осеннее паразитирование (Ушакова, 1962).

<sup>8</sup> В плейстоцене ареал байбака охватывал предгорный Кавказ, Крым и правобережную Украину и достигал на западе среднего течения Рейна—Нижнедунайской низменности; в недалеком прошлом байбак был широко распространен в степной зоне Украины до 51° с. ш. и Заволжья до 55° с. ш. (Громов и др., 1965).



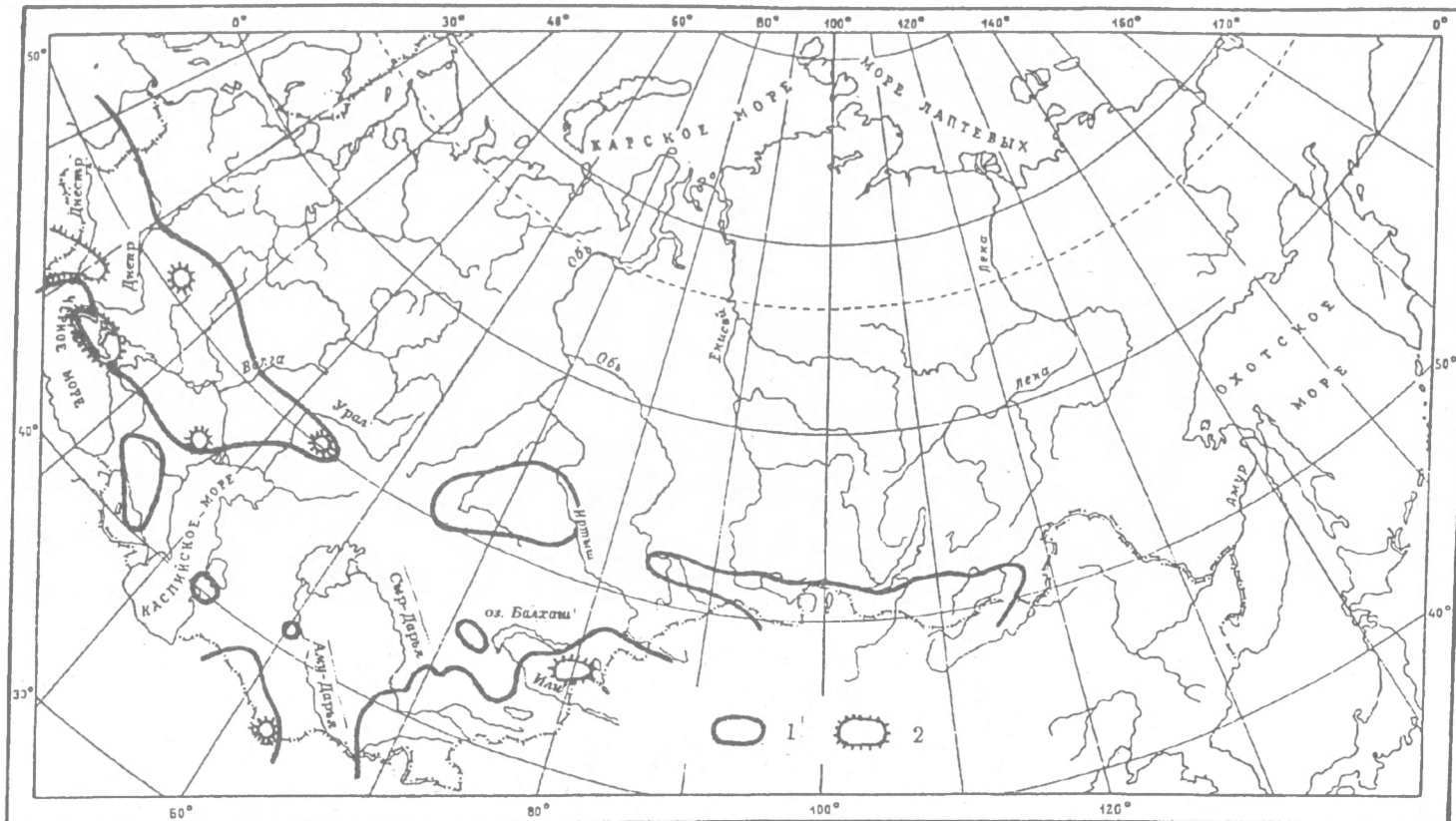


Рис. 2. Ареалы *Ixodes crenulatus* (1), *I. kaiseri* (2) и области их симпатрии.

Fig. 2. Ranges of *Ixodes crenulatus* (1), *I. kaiseri* (2) and their sympatry area.

В области симпатрии *I. crenulatus* и *I. kaiseri* в Молдове и в Крыму при широком круге хозяев у обоих видов прослежены преимущественные связи *I. crenulatus* с норами барсука; у *I. kaiseri* такой предпочтительности не установлено. При паразитировании на барсуке, степном хорьке, лисице обыкновенной, енотовидной собаке, обыкновенном еже оба вида обнаружены с марта по октябрь с весенним и осенним пиками численности, тогда как активность *I. kaiseri* почти круглогодичная и личинки питаются в течение всей зимы. Установлены многочисленные факты совместного паразитирования соответствующих фаз жизненного цикла на одной и той же особи хозяина (Филиппова, Успенская, 1973; Успенская, 1987).

Территориальные признаки ареалов, биотопические и хозяйственные связи свидетельствуют о том, что ареал *I. crenulatus* имеет центрально-азиатские корни, тогда как ареал *I. kaiseri* западного происхождения. Нижний геохронологический предел симпатрии может уходить в плиоцен вместе с процессами редукции единой евро-азиатской неморальной флоры (с дериватами которой связан ареал *I. kaiseri*) и с началом наступления с востока в засушливые периоды степей (с которыми связан ареал *I. crenulatus*). В плиоцене уже существовали современные роды позвоночных-хозяев, в том числе сурки были представлены единственным родом *Marmota* (Громов и др., 1965). Плейстоцен—голоценовая динамика природных условий в Европе, дополненная затем антропогенным воздействием, привела к редукции степей, сокращению ареала сурков, расширению связей *I. crenulatus* с хищными млекопитающими и формированию рецентных характеристик симпатрии. Однако под прессом урбанизации и другой хозяйственной деятельности человека продолжают сокращаться как южно-европейские степи, так и островные и окраинные широколиственные леса и соответственно области симпатрии *I. crenulatus*—*I. kaiseri*.

Очевидно, что в областях симпатрии экологические контакты между *I. crenulatus* и *I. kaiseri* еще более тесные, чем у ранее рассмотренных видов с пастбищным типом подстерегания. Для *I. crenulatus* установлено носительство чумного микроба и риккетсии Бернета. Связь с возбудителями *I. kaiseri* не изучена.

#### СИМПАТРИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ГРУППЕ *DERMACENTOR MARGINATUS*

В симпатрических отношениях видов группы *D. marginatus*, характеризующихся пастбищным типом подстерегания, прослеживаются параллели с таковыми в группе *I. persulcatus*. Но в соответствии с ареалами видов группы *D. marginatus* области симпатрии расположены в зональных и горных степях, лесостепях, интразональных реликтовых горных неморальных лесах.

*D. marginatus* имеет очень широкий ареал, сопутствующий всем типам палеарктических зональных и горных степей: от Южной Европы до Северной Африки и Передней Азии — на западе и юге, а на востоке — до рек Томь и Катунь, включая горные системы Алтая, Тарбагатая, Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня, Гиссаро-Памира, Монголии и Западного Китая. Проявляет биотопическую пластичность: на аридных низменностях тяготеет к долинам рек и понижениям рельефа, с горными степями поднимается до 3000 м над ур. м.; обитает в луговых и кустарниковых биотопах, горных редколесьях, окультуренных ландшафтах. Прокормителями половозрелой фазы служат практически все виды диких средних и крупных млекопитающих, неполовозрелых фаз — все виды средних и мелких млекопитающих, обитающие в соответствующих биотопах. Очень большую роль в качестве прокормителя имаго всех видов группы *D. marginatus* играет скот.

В интересующей нас западной части ареала *D. silvarum* населяет осветленные леса, луга, вырубki, кустарниковые заросли, окультуренные земли. По таким биотопам проникает как в глубь степей, так и лесов разного типа. Круг хозяев, как у *D. marginatus*.

По данным литературы, на юге Западной Сибири и в отрогах северного Алтая ареал *D. marginatus* перекрывается с западной дизъюнктивной частью ареала *D. sil-*

*varum* (рис. 3). Документально совместное паразитирование на крупном рогатом скоте *D. marginatus* и *D. silvarum*, а также этих видов и *D. ushakovae*, установлено в Зайсанской котловине в долине Черного Иртыша, на степных пастбищах (около 600 м над ур. м.); имеются массовые сборы, в том числе и автора, одновременно трех видов с одной особи прокормителя (коллекции ЗИНа РАН).

Взаимное положение ареалов *D. marginatus* и *D. silvarum* и области их перекрытия свидетельствуют в пользу вторичного характера симпатрии этих видов. Учитывая, что биотопы этих видов интенсивно используются как пастбища, нельзя исключить повышенную роль перемещений вторичного хозяина — крупного рогатого скота в формировании симпатрических отношений.

Стенобионтный вид *D. ushakovae* имеет дизъюнктивный реликтовый ареал, во многом совпадающий с дизъюнкциями реликтовых многопородных неморальных лесов тугайного типа по берегам горных рек и озер, где этот вид достигает высокой численности: долины рек Черный Иртыш (Зайсанская котловина), Чу и Чилик (отроги северных хребтов Тянь-Шаня), речки в южных отрогах Джунгарского Алатау, Иссык-Кульская котловина, долины Сумбара и малых речек в Копет-Даге, долина верхнего течения р. Пяндж и оз. Яшкуль (Зап. Памир), Монголия. Биотопы выходят также в прибрежные кустарниковые и луговые степи. Отличительная черта биотопов *D. ushakovae* — незатопляемость, но и повышенная влажность за счет высокого стояния грунтовых вод и близости водоемов; среди фоновых древесных пород и травостоя преобладают теплолюбивые флористические элементы, включая плиоценовые реликты. Круг хозяев *D. ushakovae* охватывает практически всех млекопитающих, населяющих соответствующие биотопы.

Симпатрия *D. marginatus* и *D. ushakovae*, кроме отмеченной выше в Зайсанской котловине, установлена по всей Иссык-Кульской котловине, где оба вида имеют высокую численность. Наши многолетние сборы по всей Иссык-Кульской котловине с диких животных и с растительности (коллекции ЗИНа РАН) демонстрируют четкую биотопическую дифференциацию *D. marginatus* и *D. ushakovae*. Эврибионтный *D. marginatus* приурочен к предгорным мезофильным кустарниковым биотопам с преобладанием бореальных элементов растительности, а также окультуренным землям. Несмотря на близкое соседство и мозаичное проникновение свойственных *D. marginatus* и *D. ushakovae* условий обитания в Иссык-Кульской котловине, биотопическое разграничение этих видов очень четкое и соответствует четкому разграничению описанных типов растительности и гигротермических условий, с которыми каждый вид связан. Круг видов-хозяев соответствующих фаз в разных биотопах в силу их тесного соседства в основном сходен и их миграции между биотопами не исключаются. Обнаруженных в соответствующих биотопах на общих видах-хозяевах, *D. marginatus* и *D. ushakovae* не удалось зарегистрировать вместе на одной особи хозяина или вне свойственных им биотопов. К сожалению, сборы в Иссык-Кульской котловине проводились в летние месяцы и обследования скота очень ограничены. Воспользоваться данными литературы не представляется возможным, так как до 1987 г. вид *D. ushakovae* не отличали от *D. marginatus* и *D. niveus*.

Таким образом, следует отметить, с одной стороны, возможность длительного в геохронологическом смысле контакта, с другой — биотопическую приверженность. По аналогии с предыдущим примером следует ожидать совместное паразитирование на скоте.

*D. niveus* имеет обширный дизъюнктивный интразональный ареал вследствие приуроченности к поймам больших и малых рек аридных территорий Кавказа, но в основном Казахстана и Средней Азии. По сравнению с *D. ushakovae* населяет биотопы с еще более повышенным увлажнением — настоящие тугайные леса, пойменные кустарниковые заросли и луга. Высокой численности достигает в долинах средних и крупных рек Средней Азии на близлежащих с затопляемой поймой террасах, выносит и временное затопление. Прокормители, как у предыдущих видов.

Две симпатрические области *D. ushakovae* и *D. niveus* установлены в бассейне р. Или — долине р. Чилик, и в Западном Копетдаге — долине р. Сумбар. При этом

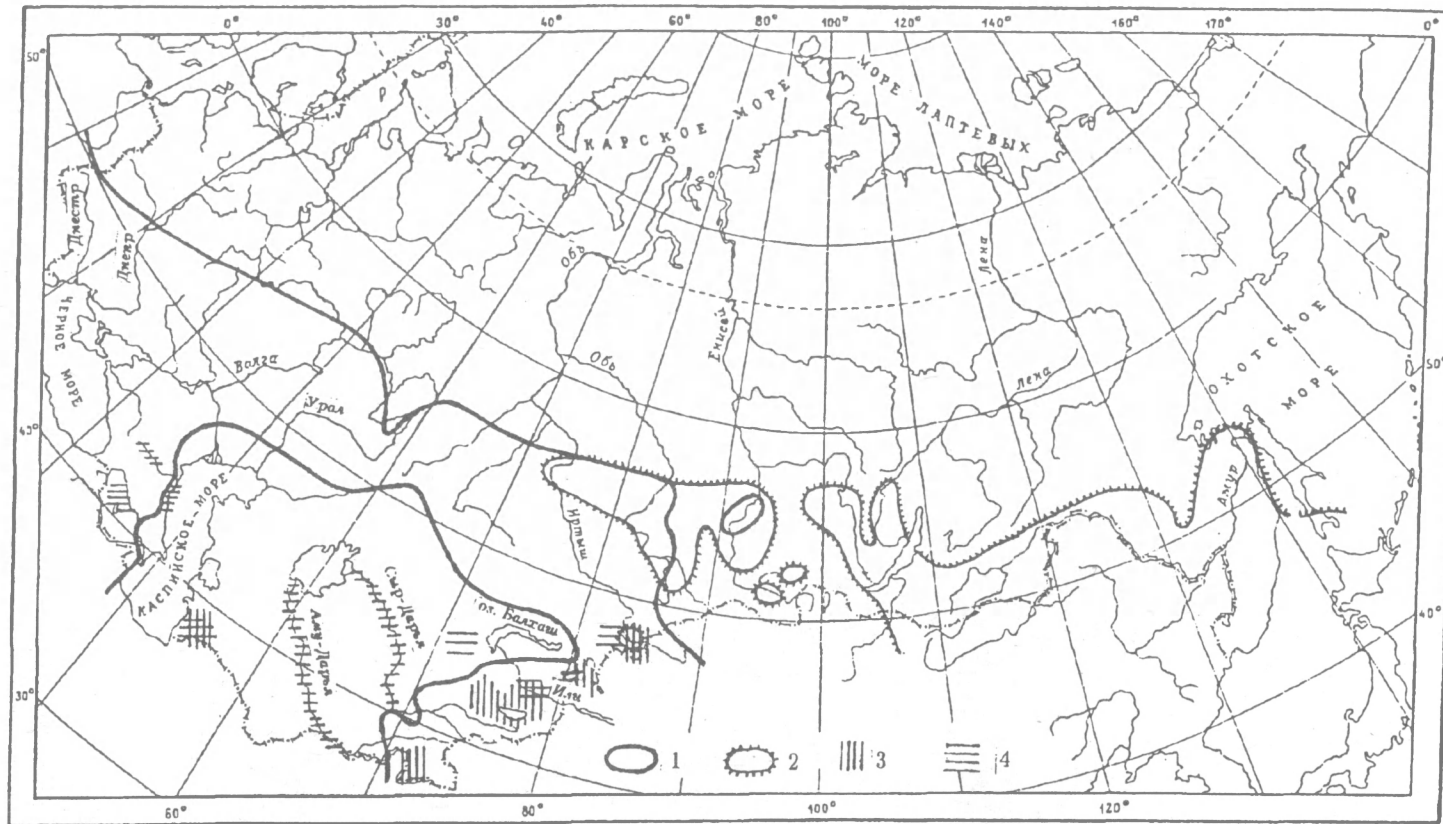


Рис. 3. Ареалы *Dermacentor marginatus* (1), *D. silvarum* (2), *D. ushakovae* (3), *D. niveus* (4) и области симпатрии *D. marginatus*—*D. silvarum*—*D. ushakovae*, *D. marginatus*—*D. ushakovae*, *D. ushakovae*—*D. niveus*.

Fig. 3. Ranges of *Dermacentor marginatus* (1), *D. silvarum* (2), *D. ushakovae* (3), *D. niveus* (4) and sympatry areas of *D. marginatus*—*D. silvarum*—*D. ushakovae*, *D. marginatus*—*D. ushakovae*, *D. ushakovae*—*D. niveus*.

*D. ushakovae* придерживается свойственных ему биотопов на приподнятых над поймой рек незатопляемых террасах и по склонам гор, обрамляющим речные долины. *D. niveus* занимает узкие полосы пойменных тугайных или луговых биотопов, подверженных временному затоплению и характеризующихся максимальной влажностью. Биотопическое разграничение здесь также довольно четкое.

Что касается геохронологической характеристики областей симпатрии видов группы *D. marginatus*, то нижние пределы ее определяет тесная связь биотопов *D. ushakovae* с многопородными неморальными тугайными лесами, рассматриваемыми как плиоценовые реликты тургайской флоры (Синицын, 1967; Грибанов и др., 1970). Широкий диапазон биотопических связей *D. marginatus* соответствует более поздним (вплоть до антропогенных) формациям растительности, вытеснившим теплолюбивую тургайскую растительность в плейстоцене—голоцене в результате поднятий, похолоданий и иссушений климата, а затем и в результате хозяйственной деятельности человека, продолжающей уничтожать реликтовые неморальные горные тугайные леса (Грибанов и др., 1970).

#### СИМПАТРИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ПОДРОДЕ *ASIACENTOR*

Центрально-азиатские высокогорные ареалы *Dermacentor montanus* (Гиссарский хр., Западный и Восточный Памир, Алайский хр.) и *D. pavlovskyi* (почти все хребты Тянь-Шаня, Алайский хр., Синьцзян) перекрываются в Алайском хр. Оба вида населяют скальные биотопы у верхней границы редколесий и луго-степей (до 4300 м над ур. м.). Половозрелая фаза паразитирует на сурках, диких горных копытных, мелком и крупном рогатом скоте (на высокогорных пастбищах), неполовозрелые фазы — на широком круге средних и мелких млекопитающих, населяющих соответствующие биотопы. Оба вида отмечены на половозрелой фазе на козереге, крупном и мелком рогатом скоте, на неполовозрелых фазах — на сером хомячке, лесной мыши, памирской полевке, на всех фазах — на красном сурке.

Виды рода *Dermacentor*, проявляющие симпатрические отношения, переносят широкий круг возбудителей опасных болезней человека: вирусы (геморрагическая лихорадка Крым—Конго), риккетсии (клещевой сыпной тиф Северной Азии, марсельская лихорадка, лихорадка Ку), бактерии (туляремия) и др. Связи с возбудителями некоторых из рассмотренных видов (*D. ushakovae*, *D. montanus*) не изучались вследствие их относительно недавнего описания. Предположительно влияющие на возбудителя контакты близкородственных видов рода *Dermacentor* пока представляются ослабленными по сравнению с таковыми видов рода *Ixodes*. Возможно, это дань недостаточной изученности образа жизни, но возможно, что здесь играет роль стенобионтность *D. ushakovae* и *D. niveus*. В добавление к примеру в Зайсанской котловине паразитирование на общих видах млекопитающих в тесно соседствующих биотопах допускает разновременное питание близкородственных видов клещей на одной особи хозяина в результате случайных или закономерных миграций потенциальных прокормителей.

#### СИМПАТРИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ГРУППЕ *RHIPICEPHALUS SANGUINEUS*

Близкородственные симпатрические виды группы *Rhipicephalus sanguineus* характеризуются пастбищным типом подстерегания с вторичной модификацией у вида *R. sanguineus*. Характерно, что *R. turanicus*, обладающий обширным ареалом (от Юго-Западной Европы до Центральной Азии, достигая 48° с. ш.; а также по периферии всей Африки), эврибионтностью (пустынные оазисы, различные типы южных степей и лесов — от ксерофильных редколесий до тугайных, вертикальный диапазон до 2500 м над ур. м.), широким кругом хозяев (практически все млекопитающие, обитающие в его ареале) и высокой численностью, имеет в Палеарктике симпатрические отношения со всеми видами группы *R. sanguineus* (рис. 4).

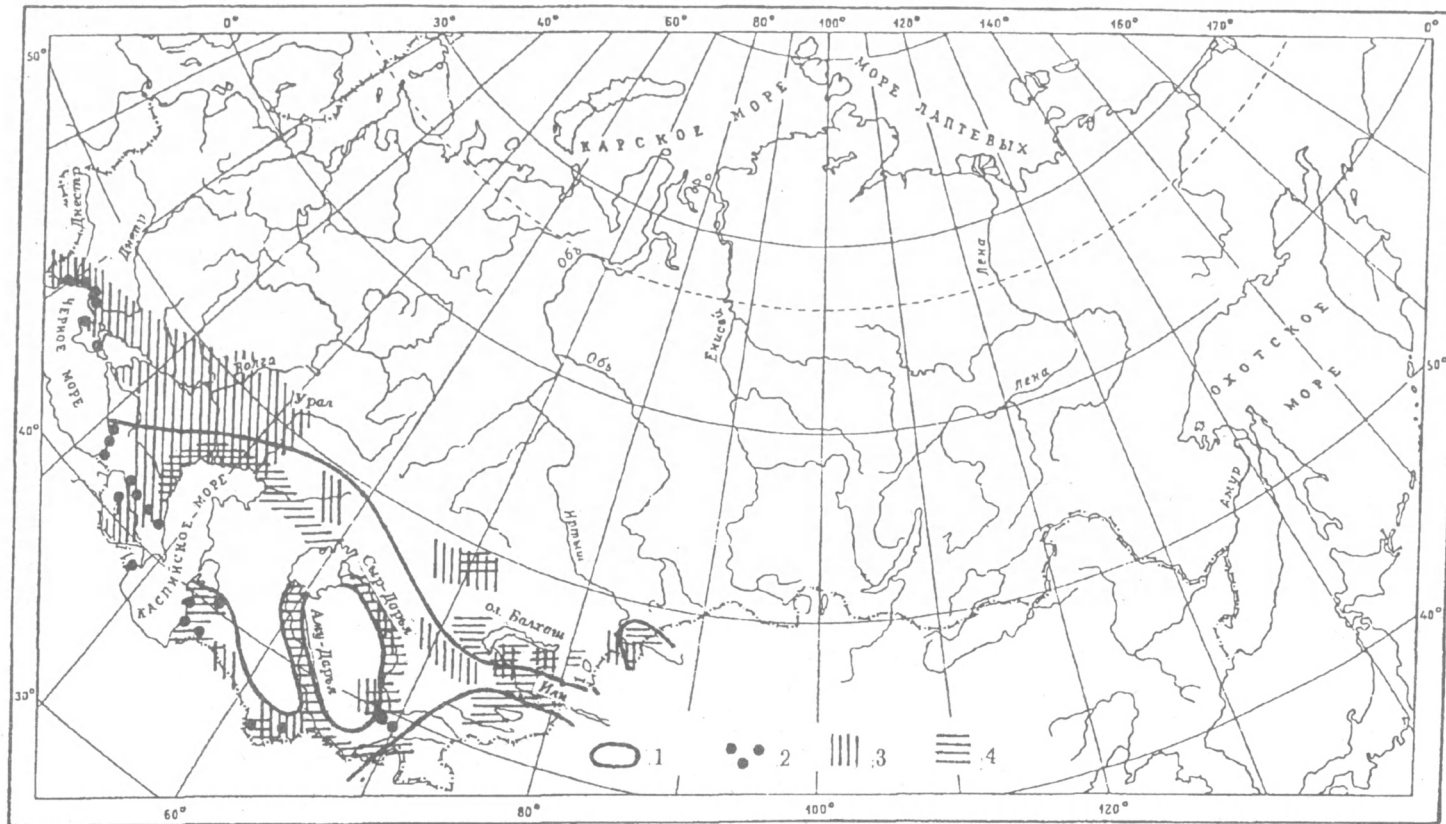


Рис. 4. Ареалы *Rhipicephalus turanicus* (1), *R. sanguineus* (2), *R. rossicus* (3), *R. pumilio* (4) и области симпатрии *R. turanicus*—*R. sanguineus*, *R. turanicus*—*R. rossicus*, *R. turanicus*—*R. pumilio*, *R. rossicus*—*R. pumilio*, *R. sanguineus*—*R. rossicus*.

Fig. 4. Ranges of *Rhipicephalus turanicus* (1), *R. sanguineus* (2), *R. rossicus* (3), *R. pumilio* (4) and sympatry areas of *R. turanicus*—*R. sanguineus*, *R. turanicus*—*R. rossicus*, *R. turanicus*—*R. pumilio*, *R. rossicus*—*R. pumilio*, *R. sanguineus*—*R. rossicus*.

*R. sanguineus*, как известно, паразитирует преимущественно на домашней собаке и развивается в укрытиях (конуре, щелях стен и пола жилищ и т. п.), т. е. характеризуется вторичным убежищным типом подстерегания. Вид постоянно обнаруживается в небольшом количестве на диких и сельскохозяйственных животных, с которыми собаки контактируют, но естественный хозяин не установлен. С домашней собакой *R. sanguineus* расселился по всем континентам, главным образом на территориях с влажным субтропическим климатом, и этот процесс продолжается (обзор литературы см.: Филиппова, 1997).

Симпатрия *R. turanicus* и *R. sanguineus* подтверждена на западном побережье Каспийского моря — в Дагестане, в нижнем течении р. Куры и в Ленкорани; в Средней Азии — в Туркмении (коллекции ЗИНа РАН).

Ареалы *R. rossicus* и *R. pumilio* в схеме можно охарактеризовать как дизъюнктивные интразональные, приуроченные к лиственным лесам и кустарниковым зарослям по берегам рек, крупным озерам, понижениям рельефа и т. п. *R. rossicus* распространен в степной зоне Восточной Европы (до 48—52° с. ш.) по долинам бассейнов рек, впадающих в Черное, Азовское и Каспийское моря, на Северном Кавказе и в Закавказье; в азиатской части ареала вид редок и малочислен, приурочен к долинам бассейнов пустынных рек, понижениям рельефа; северная граница проходит примерно от 51° в долине р. Урал через Казахский мелкосопочник до 48° с. ш., достигая на востоке Зайсанской котловины, а на юге — долины Мургаба и Хорасанских гор.

Ареал *R. pumilio* также дизъюнктивен и сдвинут на восток и юг: от низовой Волги и северо-восточного Предкавказья через Прикаспий, северо-западное побережье Аральского моря, Казахский мелкосопочник на севере, включая Зайсанскую и Алакольскую котловины, Западную Монголию и Синьцзян на востоке. Вид широко представлен в Прибалхашье, Иссык-Кульской котловине и межгорных долинах Тянь-Шаня, а также долинах бассейнов рек Сыр-Дарья и Аму-Дарья на всем протяжении, долинах рек Западного Копет-Дага. Достигает высокой численности в различного типа тугайных лесах по берегам рек и озер, прорезая равнинные и горные степи и пустыни до 2700 м над ур. м. Характерны биотопы, описанные для *D. ushakovae* и *D. niveus*.

Симпатрия *R. turanicus* и *R. rossicus* установлена по коллекционным материалам на Северном Кавказе, включая Дагестан, а парапатрия в низовьях Волги и в долине р. Или, т. е. вблизи северной границы ареалов этих видов. Типы биотопов *R. rossicus* — луго-кустарниковые по долинам равнинных рек и понижениям рельефа, опушки лиственных и смешанных лесов по долинам горных рек (до 1100 м над ур. м.), а также круг хозяйев, — вписываются в широкий диапазон биотопов и прокормителей *R. turanicus*. Сезоны паразитирования также совпадают. Однако документированных данных о совместном паразитировании или одновременном вылавливании на флаг нет. Возможно, это следует отнести за счет попеременно низкой численности одного из партнеров в указанных областях симпатрии, а также за счет недостаточной изученности.

Области симпатрии *R. turanicus* и *R. pumilio* зарегистрированы в Зайсанской котловине, долинах рек Или и Аму-Дарья (как в верхнем, так и в нижнем течении), парапатрия — в Нижнем Поволжье. Одновременное вылавливание на флаг при высокой численности обоих видов имело место в нижнем течении р. Аму-Дарья (заповедник Бадай-Тугай, наши данные, коллекция ЗИНа РАН), что хорошо согласуется с тяготением второго вида к лесам тугайного типа.

Симпатрия *R. rossicus* и *R. pumilio* прослежена в Прибалхашье и по кроме пустыни Бетпак-Дала, где оба вида занимают сходные биотопы, но численность первого повсюду низкая; круг хозяйев сходен и известны случаи паразитирования на одной и той же особи (Ушакова, 1960; Ушакова, Кривкова, 1963).

Области симпатрии *R. sanguineus*—*R. rossicus* имеются в Молдавии и в Крыму.

Рецентные биотопические и трофические связи видов группы *R. sanguineus*, а также история и возраст областей симпатрии, имеют много общих черт с таковыми видов группы *D. marginatus*. Ареал процветающего вида — *R. turanicus* обширен, а

диапазон биотопических и хозяйственных связей очень широк (как и *D. marginatus*). Остальные виды имеют дизъюнктивные ареалы, нередко с чертами редукции. Паразитирование на скоте и домашних животных способствует быстрому перемещению в несвойственные виду биотопы и открывает возможность акклиматизации в них.

Виды группы *R. sanguineus* причастны к переносу вируса лихорадки Крым-Конго, риккетсий, вызывающих марсельскую лихорадку, лихорадку Ку, туляремию и др.

#### О СИМПАТРИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ ВИДОВ РОДА *HYALOMMA*

Род *Hyalomma* содержит 2 пары близкородственных видов: *H. asiaticum*—*H. dromedarii* и *H. detritum*—*H. scupense* (подрод *Euhyalomma*), у которых можно ожидать симпатрические отношения на юге бывших среднеазиатских республик и Казахстана соответственно. Однако очень сложная внутривидовая географическая изменчивость (Филиппова и др., 1995), пока не изученная у 3 последних видов, затрудняет точное определение преимагинальных фаз.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, нашей целью было обобщить весь спектр документированных коллекционным материалом данных о симпатрии близкородственных видов иксодовых клещей-переносчиков возбудителей природно-очаговых болезней. Естественно предположить, что представления о контактах рассмотренных симпатрических видов могут расширяться на основе использования новейших данных по систематике, особенно неполовозрелых фаз иксодид, и что симпатрические отношения свойственны и другим палеарктическим видам. Мы почти не касались фактов парапатрии, которыми располагаем, а также сознательно не рассматривали сообитание видов, принадлежащих к разным под родам одного рода.

Описанные симпатрические отношения демонстрируют очевидные или весьма вероятные эволюционно сложившиеся предпосылки для попеременного попадания вида (генотида, штамма) возбудителя в организм двух (или более) видов клещей, близкое родство которых дает возможность возбудителю выживать и развиваться. При этом воздействие даже самой ограниченной степени контакта симпатрических видов-переносчиков на интенсивность обмена таксоном возбудителя может быть умножено в силу значительного диапазона вариантов горизонтальной и вертикальной циркуляций патогена на протяжении многих симпатрических поколений переносчиков. Таким образом, в природных очагах одной и той же инфекции среда для возбудителя может быть неодинаковой в областях раздельного и совместного обитания близких видов-переносчиков. К тому же территориальное соотношение тех и других областей в процессе становления симпатрии могло многократно меняться и отличаться от реального. Учет феномена симпатрии переносчиков может оказаться полезным для объяснения кажущихся аномальными случаями изменчивости таксонов возбудителя и их взаимоотношений с переносчиками.

Исследование выполнено при частичной поддержке РФФИ (грант № 97-04-50 094) и частичной поддержке FIRCA (США) (грант R03-TW00279-01A1).

#### Список литературы

- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 286 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus*—*I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Энтомол. обозр. 1998. Т. 77, вып. 3. С. 713—722.



- Бобровских Т. К. Особенности распространения иксодовых клещей на территории Карельской АССР // Биологические ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 110—117.
- Болотин Е. И., Колонин Г. В., Киселев А. И., Матюшина О. А. Распространение и экология *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) в Сихотэ-Алине // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 3. С. 225—230.
- Болотин Е. И. Роль мышевидных грызунов в прокормлении иксодовых клещей в Западном Сихотэ-Алине // Влияние хозяйственной деятельности на структуру природных очагов клещевого энцефалита в Приморском крае. Владивосток, 1982. С. 59—66.
- Бойко В. А. К зоогеографии иксодовых клещей и распространению клещевого энцефалита в Татарской республике // 10-е Совещ. по паразитол. пробл. и природно-очаговым болезням. Тез. докл. 1959. Т. 1. С. 49—50.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. 1004 с.
- Грибанов Л. Н., Лагов И. А., Чабан П. С. Леса Казахстана // Леса СССР. Т. 5. М.: Наука, 1970. С. 5—77.
- Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов П. И., Мейер М. Н. Наземные беличьи (Marmotinae). М.; Л.: Наука, 1965. 466 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 2).
- Коренберг Э. И. Таксономия, филогенетические связи и области формообразования спирохет рода *Borrelia*, передающихся иксодовыми клещами // Усп. соврем. биол. 1996. Т. 116, вып. 4. С. 389—405.
- Коренберг Э. И., Крючечников В. И. Иксодовые клещевые боррелиозы — новая группа заболеваний человека // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунол. 1996. № 4. С. 104—108.
- Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В., Кузнецова Р. И., Фонарев Л. С., Чурилова А. А., Антыкова Л. П., Калинин М. И., Крючечников В. Н., Мельбель Б. Д., Щербаков С. В., Ковтуненко С. С. Выявление и первые результаты изучения болезни Лайма на Северо-Западе СССР // Мед. паразитол. 1988. № 1. С. 45—48.
- Куксгаузен Н. А., Пчелкина А. А. Исследование *Ixodes pavlovskyi* Rom. на спонтанную зараженность возбудителями некоторых природно-очаговых болезней человека // Тез. докл. VIII науч. конф. паразитол. Украины. Донецк; Киев, 1975. С. 83—85.
- Павловский Е. Н. Организм переносчиков как среда обитания передаваемых ими возбудителей // Рефераты работ учреждений отделения биологических наук АН СССР за 1940 г. М.; Л., 1941. С. 189.
- Сапегина В. Ф. Иксодовые клещи Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1972а. 23 с.
- Сапегина В. Ф. К биологии *Ixodes pavlovskyi* // Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск, 1972б. С. 288—292.
- Сапегина В. Ф., Докучаева Ю. И. О способности *Ixodes pavlovskyi* передавать вирус клещевого энцефалита в эксперименте // Изв. Сибир. отд. АН СССР. Сер. биол. 1970. Т. 10, вып. 2. С. 152.
- Сапегина В. Ф., Равкин Ю. С. О находках *Ixodes pavlovskyi* Rom. в Северо-Восточном Алтае // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 1. С. 22—23.
- Сапегина В. Ф., Лукьянова И. В., Равкин Ю. С. К экологии *Ixodes pavlovskyi* // Тез. докл. Второго акарол. совещ. Киев. 1970. Т. 2. С. 120—122.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Т. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 166 с.
- Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1967. 231 с.
- Сухомлинова О. И. К экологии иксодовых клещей мелких млекопитающих Ленинградской области // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 5. С. 436—441.
- Успенская И. Г. Иксодовые клещи Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1987. 144 с.
- Ушакова Г. В. Эколого-фаунистический обзор иксодовых клещей низовой реки Или // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. 1960. Т. 14. С. 148—161.
- Ушакова Г. В. Материалы по иксодовым клещам Целиноградской обл. // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. 1962. Т. 16. С. 177—182.
- Ушакова Г. В., Кривкова А. М. Иксодовые клещи, паразитирующие на волках в пустыне Бетпак-Дала // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. 1963. Т. 19. С. 241—242.
- Ушакова Г. В., Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). II. К экологии *I. pavlovskyi* Rom. в Восточном Казахстане // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 4. С. 334—338.
- Ушакова Г. В., Филиппова Н. А., Панова И. В. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). IV. Новые данные по экологии *Ixodes pavlovskyi* в Восточном Казахстане // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 5. С. 436—439.

- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *I. pavlovskyi* Rom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 385—391.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *Ixodes persulcatus* и взаимоотношения с *I. ricinus* (L.) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3—13.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. IV, вып. 4).
- Филиппова Н. А. Распространение видов группы *I. persulcatus* и палеогенез ареала таежного клеща // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985а. С. 204—212.
- Филиппова Н. А. Экологические взаимоотношения таежного клеща с близкородственными видами в зонах симпатрии // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985б. С. 312—315.
- (Филиппова Н. А.) Filippona N. A. A hypothesis for the palaeogenesis of the distribution of the main vectors for Lyme disease. Modern Acarology. Academia, Prague, 1991. Vol. 1. P. 109—118.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. Л., Наука. 1997. 436 с. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т. IV, вып. 5).
- Филиппова Н. А. Симпатрия близкородственных видов у иксодовых клещей. XI съезд РЭО. 1998. Тез. докл. Т. II. С. 187, 188.
- Филиппова Н. А., Беляев В. Т. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). V. *I. pavlovskyi* Rom. и *I. nipponensis* Kitaoka et Saito в Приморье // Паразитология. 1970. Т. 4, вып. 6. С. 515—523.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 5. С. 396—411.
- Филиппова Н. А., Успенская И. Г. К видовой самостоятельности *Ixodes kaiseri* Arthur, 1957 (Ixodoidea, Ixodidae) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3—13.
- Филиппова Н. А., Ушакова Г. В. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae, Parasitiformes). *I. pavlovskyi* Rom. в Восточном Казахстане; переописание самки и описание самца // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 4. С. 269—277.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65—82.
- Хейсин Е. М. К вопросу о северной границе распространения клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в Карело-Финской АССР // Зоол. журн. 1950. Т. 29, вып. 6. С. 572—574.
- Чигирик Е. Д., Истраткина С. В., Бирюкова М. П., Некрасова А. В. Находки клещей *Ixodes pavlovskyi* Rom. (Ixodoidea, Ixodidae) в Кемеровской области // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 3. С. 305—306.
- Чигирик Е. Д., Селютин И. А., Бирюкова М. Т., Истраткина С. В. Обнаружение очага высокой численности клещей *Ixodes pavlovskyi* Rom. (Parasitiformes, Ixodidae) и спонтанная зараженность их вирусом клещевого энцефалита // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 2. С. 181—183.
- Шепелев Д. С. О распространении клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus* в Вологодской области // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 289—290.
- Arthur D. R. British Ticks. London; Butterworths, 1963. 213 p.
- Burgdorfer W., Barbour A. Y., Hayes S. F., Benach Y. L., Grunwaldt E., Davis Y. P. Lyme diseases — a tick-borne spirochetosis? // Science. 1982. Vol. 216. P. 1317—1319.
- Burgdorfer W., Barbour A., Hayes S., Peter O., Aeschlimann A. Erythema chronicum migrans a tick-borne spirochetosis // Acta Tropica. 1983. Vol. 40. P. 79—83.
- Burgdorfer W., Lane R. S., Barbour A. Y., Gresbrink R. A., Anderson T. R. The western black legged tick, *Ixodes pacificus*: a vector of *Borrelia burgdorferi* // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1985. Vol. 34. P. 925—930.
- Burgdorfer W., Hayes S. F., Benach Y. L. Development of *Borrelia burgdorferi* in ixodid tick vectors // Lyme disease and related disorders // Ann. N. Y. Akad. Sci., 1988. Vol. 539. P. 172—179.
- Johnson R. S., Schmid G. P., Hyde F. W., Steigerwalt A. G., Brenner D. J. *Borrelia burgdorferi* sp. nov.: etiologic agent of Lyme disease // Int. J. Syst. Bacteriol. 1984. Vol. 34. P. 496—497.

- Nakao M., Miyamoto K., Kitaoka S. A new record of *Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev from Hokkaido, Japan (Acari: Ixodidae) // Jpn. J. Sanit. Zool. 1992. Vol. 43, N 3. P. 229—234.
- Piesman J. Transmission of Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) // Exp. a. Applied Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 71—80.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.10.1998

SYMPATRY OF CLOSELY RELATED SPECIES OF IXODID TICKS  
AND ITS POSSIBLE ROLE IN PARASITIC SYSTEMS OF NATURAL FOCI  
OF TRANSMISSIVE DISEASES

N. A. Filippova

*Key words:* Ixodidae, *Ixodes*, *Dermacentor*, *Rhipicephalus*, sympatry.

SUMMARY

Sympatry of the following pairs (or groups) of closely related species in the territory of the former Soviet Union and some neighbouring countries has been revealed as a result of a revision of the fam. Ixodidae: *I. persulcatus*—*I. ricinus*, *I. persulcatus*—*I. pavlovskyi*, *I. crenulatus*—*I. kaiseri*, *Dermacentor marginatus*—*D. silvarum*—*D. ushakovae*, *D. ushakovae*—*D. niveus*, *D. pavlovskyi*—*D. montanus*, *Rhipicephalus turanicus*—*R. sanguineus*, *R. turanicus*—*R. rossicus*, *R. turanicus*—*R. pumilio*, *R. rossicus*—*R. pumilio*. Biotope and host relationships of sympatric species, as well as seasons of parasitizing have been described on the basis of the field researches conducted by the author, the collections of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, and the publications substantiated by collection materials studied by the author. Hypothetic ways of the paleogenesis of each sympatric area and geological age have been considered. The recent sympatric area for *I. persulcatus*—*I. ricinus* (fig. 1) is of Holocene age (max. 8.000—10.000 years). During that period approximately 1600—2000 sympatric generations could have been realized. Some recent sympatric areas (*I. persulcatus*—*I. pavlovskyi*, and some species of other genera) are of Pleistocene and even Pliocene age (2—10 million years). In these areas the number of realized sympatric generations must have been much higher. Several variants of joint simultaneous and successive feeding on one and the same host individual have been established for stages of life cycles of sympatric species of ticks. Contacts of this kind could have created canals for multiple oscillatory exchange of pathogenic taxa (species, genospecies, strains) in a few or many thousands of sympatric generations of closely related vectors. Thus, the same taxon of a pathogen may be subject to different influence of ixodid vectors in sympatric area and in the area of separate habitat of close species of vectors.

The research was supported in part by the Russian Fund of Fundamental Investigations (Grant 97-04-50 094) and in part by FIRCA, USA (Grant R03-TW00279-01A1).