

УДК 576.895.421.2:57.4.3.9

АДАПТИВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ БЛИЗКИХ ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ (НА ПРИМЕРЕ ТАЕЖНОГО *Ixodes persulcatus* Sch. 1930 И ЕВРОПЕЙСКОГО ЛЕСНОГО *Ixodes ricinus* L. 1758)

© 2021 г. Э. И. Коренберг¹ *, М. Б. Сироткин¹ **, Ю. В. Ковалевский¹

¹Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии им. почетного академика Н.Ф. Гамалеи Минздрава России, Москва, Россия

*e-mail: edkorenberg@yandex.ru

**e-mail: m.sirotkin87@gmail.com

Поступила в редакцию 30.11.2020 г.

После доработки 30.11.2020 г.

Принята к публикации 30.11.2020 г.

Представлен аналитический обзор литературы, позволяющий сравнить адаптивные возможности двух близких видов иксодовых клещей — *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus*, основных хозяев и переносчиков наиболее распространенных и эпидемически значимых в Евразии облигатно-трансмиссивных природноочаговых инфекций — иксодовых клещевых боррелиозов и клещевого энцефалита. Рассмотрены исследования о влиянии климатических факторов на численность и распространение этих клещей, о формировании их фундаментальных экологических ниш, которые определяют становление границ их современных ареалов. Охарактеризованы видовые адаптивные черты *I. persulcatus* и *I. ricinus*, их реализация в различных географических условиях (реализованные экологические ниши), предпосылки формирования и изменения области симпатрии. Сделан вывод, что многообразие экосистем, в которых способны обитать клещи сравниваемых видов, ограничивает возможность получения в определенные сроки термальной константы развития, то есть суммы эффективных температур, необходимой для развития яиц, а также для метаморфозов личинок и нимф.

Ключевые слова: таежный клещ, европейский лесной клещ, иксодовые клещи, экологическая ниша, ареал

DOI: 10.31857/S0042132421030078

ВВЕДЕНИЕ

Во внетропической части Северного полушария максимальное значение в качестве основных переносчиков возбудителей наиболее распространенных облигатно-трансмиссивных инфекций человека имеют близкие виды иксодовых клещей: таежный (*Ixodes persulcatus*) и европейский лесной (*Ixodes ricinus*). В ходе многолетних исследований подробно изучены ареалы этих видов, их жизненный цикл, экологические особенности отдельных фаз развития, связь клещей с позвоночными — прокормителями. Циклы развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* включают 4 фазы (яйцо, личинка, нимфа, имаго). Совокупность особей определенной фазы развития представляет собой гемипопуляцию, которая специфично реагирует на воздействие абиотических и биотических факторов. Все фазы (кроме яйца) в свою очередь состоят из стадий голодных, питающихся и напитавшихся особей. Общая продолжительность

цикла развития генерации в различных условиях составляет от 3 до 6 лет. Она определяется возможностями перерывов в развитии (диапаузами) при переходе из одной фазы в следующую. Основной сигнальный механизм, вызывающий задержку развития, — реакция клещей на длину дня (продолжительность фотопериода). Различают морфогенетическую и поведенческую диапаузу. Первая приводит к задержке метаморфоза яиц, перелинивания сытых личинок и нимф. Морфогенетическая диапауза у напитавшихся предимаго обоих видов определяется короткодневным световым режимом (около 6 ч). Более продолжительный световой день (18 ч) способствует их бездиапаузному развитию. Поведенческая диапауза возникает у личинок и нимф, и у имаго вскоре после окончания послелинчного доразвития. Она в большей степени определяется реакцией на уменьшение продолжительности дня и проявляется в задержке активации клещей. Продолжи-

тельность насыщения каждой из кровососущих стадий невелика: 3–6 сут у личинок и нимф, 6–10 сут у самок. Остальное время (около 98%) особи каждой генерации этих видов ведут непаразитический образ жизни (Алфеев, 1948, 1954; Померанцев, 1950; Белозеров, 1976; Филиппова, 1977; Таежный клещ..., 1985; Алексеев, 1993; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013; Belozerov, 1982; Fujimoto, 1993; Gern, Humair, 2002; Randolph, 2004; Medlock et al., 2013; Gray et al., 2016).

В ожидании прокормителей активизировавшиеся особи основную часть времени проводят на приземной растительности, причем запаса питательных веществ у каждой личинки или нимфы для этого хватает всего на несколько дней, а у самок – примерно на 1.5–2 мес. (Хижинский, 1963; Таежный клещ..., 1985). После насыщения клещи отпадают от прокормителей и обитают в почвенной подстилке в том месте, где это произошло. Они малоподвижны и не могут активно выбирать более благоприятные условия. Биология *I. persulcatus* и *I. ricinus* раскрывает основные черты их приспособления к различным экосистемам. Однако причины, определяющие границы современных ареалов этих видов иксодовых клещей, еще слабо изучены. Абиотические факторы в любой точке ареалов должны удовлетворять потребности каждой фазы развития клещей. Существующие представления об основных параметрах, определяющих распространение *I. persulcatus* и *I. ricinus* (Коренберг, 1979; Таежный клещ..., 1985; Попов, 2016), основаны на характеристиках занимаемой ими территории в целом, а не на потребностях разных этапов жизненного цикла в определенном количестве тепла и влаги.

Успешная адаптация каждого вида к огромному разнообразию экосистем на территории суши во многом определяется его фундаментальной экологической нишей. Это экологическое понятие, которым обозначают абстрактное многомерное пространство, ограниченное совокупностью адаптивных возможностей вида в целом. Оно может быть значительно шире, чем реализованная экологическая ниша, то есть адаптивные черты вида, проявляемые в конкретной экосистеме (Шилов, 1997; Северцов, 2013). По нашим представлениям, климатическая ниша отдельной популяции (Estrada-Peña, Venzal, 2007) – это компонент как фундаментальной, так и реализованной экологической ниши. Накопленные фактические данные позволяют наметить контуры экологических ниш клещей рассматриваемых видов. Их адаптивные возможности с таких позиций в сравнительном плане ранее не рассматривались.

Адаптации *I. persulcatus* и *I. ricinus* в основном осуществляются в двух главных направлениях: к биотическим и к абиотическим условиям, обеспечивающим цикл развития. Оба вида имеют

сходный широкий набор прокормителей, несколько различающийся в отдельных частях их ареалов. Основные прокормители предимагинальных фаз таежного и лесного клещей – мелкие лесные млекопитающие и наземно кормящиеся птицы. Наиболее обширный список видов-хозяев, включающий обе эти группы позвоночных, имеют нимфы. Имаго накармливаются чаще, чем нимфы, на более крупных диких и домашних животных (Филиппова, 1977; Таежный клещ..., 1985; Балашов, 1989, 1998; Коренберг и др., 2013). Ограничения в распространении отдельных видов иксодовых клещей обычно связаны не с отсутствием прокормителей, а с прямым воздействием неблагоприятных факторов внешней среды на их непаразитические стадии жизненного цикла (Балашов, 1989). По многолетним репрезентативным данным, даже вблизи северной границы ареалов рассматриваемых видов численность мелких млекопитающих всегда достаточна для прокормления основной массы активизировавшихся личинок и нимф (Ивантер, 2018).

Цель настоящей работы – сравнительный анализ абиотических составляющих в фундаментальных экологических нишах двух близких видов иксодовых клещей (*I. persulcatus* и *I. ricinus*), позволяющих им существовать в различных географических условиях.

КРАТКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ О ВЛИЯНИИ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ *I. persulcatus* И *I. ricinus*

Характеристике региональных и (или) местных ландшафтных особенностей и гигротермических условий существования таежного и лесного клещей посвящено множество работ (Лутта и др., 1959; Рубина, Бабенко, 1968; Даниел, 1987; Буренкова, 2012; Бугмырин и др., 2013; Zemskaia, 1984; Estrada-Peña, Venzal, 2007; Dautel et al., 2008; Gern et al., 2008; Daniel et al., 2015; Ehrmann et al., 2017; Rousseau et al., 2017). Были созданы математические модели, в большинстве которых авторы путем регрессионно-корреляционного анализа или иных статистических методов устанавливали степень связи между показателями температуры и (или) влажности воздуха в отдельные месяцы с численностью голодных имаго или нимф, а также с продолжительностью сезона их активности (Окулова, 1986; Коротков, Окулова, 1999; Никитин, Антонова, 2005; Коротков, 2009; Вшивкова и др., 2013; Осипова и др., 2017; Perret et al., 2000; Estrada-Peña et al., 2004; Dobson, Randolph, 2011; Hancock et al., 2011; Li et al., 2012; Sprong et al., 2012; Alonso-Carne et al., 2015; Korotkov et al., 2015; Bugmyrin et al., 2019; Ribeiro et al., 2019). Выявлено, что в определенном регионе длительность перио-

да активности и численность имаго таежного и лесного клещей связаны с особенностями весенне-летнего режима температуры и влажности воздуха в конкретном году (Окулова, 1986; Осипова и др., 2017; Korotkov et al., 2015). В Бельгии показатель численности голодных нимф *I. ricinus* в большей степени связывают со скоростью ветра в течение семи предшествующих дней (Li et al., 2012). Многие исследователи увязывают численность популяций клещей рассматриваемых видов с вегетационным индексом или с некоторыми другими климатическими параметрами (Попов, 2016; Randolph, 2004; Li et al., 2012; Sprong et al., 2012; Alkische et al., 2017; Ribeiro et al., 2019; Tronin et al., 2019). Так, путем применения статистических методов в Западной Палеарктике были выделены 9 регионов, в которых обитает *I. ricinus*. Они отличаются по минимальным и максимальным показателям температуры и количества осадков в разные периоды года (Estrada-Peña et al., 2006). Такой подход затрудняет выводы об общих требованиях вида к абиотическим условиям окружающей среды и о влиянии этих условий на популяции *I. persulcatus* и *I. ricinus* в разных частях их ареалов.

Влияние абиотических факторов на общий характер сезонной активности клещей ограничено во времени. Так, сезонный пик численности имаго *I. persulcatus*, независимо от показателей корреляции между обилием переносчиков и климатическими (погодными) параметрами, на протяжении всего ареала происходит во второй декаде мая—первой половине июня (Коренберг, Лебедева, 1974; Коренберг и др., 2013). Изменению границ ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus* посвящено множество публикаций (Беклемишев, 1970; Алексеев, 2006; Ясюкевич и др., 2009; Коренберг и др., 2013; Попов, 2016; Randolph, Rogers, 2000; Rogers, Randolph, 2006; Gray et al., 2009; Korenberg, 2009; Porretta et al., 2013; Voeckmann, Joyner, 2014; Alkische et al., 2017). В связи с глобальным потеплением климата данной проблеме уделено значительно большее внимание, чем анализу причин стабилизации ареалов этих видов. Основной предпосылкой расширения области распространения этих клещей считают повышение температуры воздуха на один или несколько градусов в том или ином регионе вблизи границ ареалов. Большинство исследователей, видимо, полагают, что это может привести к появлению в таких местах новых независимых, по терминологии В.Н. Беклемишева (Беклемишев, 1970), популяций клещей. Иногда потеплением объясняют расширение распространения клещей внутри ареалов (Ясюкевич и др., 2009; Ревич, 2014; Tokarevich et al., 2011; Bugmygin et al., 2012). Следует, однако, отличать расширение границ ареалов от их пульсации, свойственной животным многих видов (Ивантер, 2012). Кроме того, хорошо известны находки кле-

щей зачастую далеко от границ их ареалов (Коренберг, 1979). Прокормившихся нимф туда заносят птицы в период миграций (Алексеев и др., 2008а; Толстенков и др., 2009; Pedersen et al., 2020). Отдельные заносы клещей обычно не приводят к возникновению их независимых популяций на территориях, где их не было ранее, и не свидетельствуют о расширении ареалов. В экстразональных условиях иксодовые клещи дают хороший пример закона выравнивания среды, постулирующего, что решающее значение в распределении членистоногих имеет микроклимат конкретных местообитаний (Чернов, 1975).

Голодные *I. persulcatus* и *I. ricinus* активны при широком градиенте температур приземного слоя воздуха. Так, самки и личинки подстерегают прокормителей при прогреве воздуха от +2 до +30°C, нимфы — от +2 до +22°C. Относительная влажность окружающего их воздуха не должна длительно быть ниже примерно 60% (Сироткин, Коренберг, 2018). В лесных формациях она, как правило, выше, в связи с низким испарением. Возможность существенного влияния температурного режима воздуха на *I. persulcatus*, подстерегающих прокормителей, маловероятна даже вблизи северной границы ареала. В условиях жаркого климата решающим неблагоприятным фактором может быть продолжительное снижение относительной влажности приземного воздуха. Толерантность и резистентность голодных активных клещей к абиотическим факторам наземной среды в целом довольно высока и способствует расширению их ареалов.

Приведенные примеры корреляционно-статистического анализа — наиболее распространенный подход к выявлению динамики численности и распределения клещей внутри ареала. Его основной недостаток в том, что анализу подвергались не главные показатели, необходимые для существования клещей. Поэтому экологически непродуктивными представляются попытки выявления зависимости между вероятным изменением границ ареалов пастбищно-подстерегающих клещей или численностью их популяций внутри ареала, с одной стороны, и динамикой метеорологических показателей состояния воздуха за определенные периоды, с другой стороны. На наш взгляд, распространение клещей определяет не температурный режим воздуха, а количество тепла, необходимое для их развития.

ФОРМИРОВАНИЕ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ И СОВРЕМЕННЫХ АРЕАЛОВ *I. persulcatus* И *I. ricinus*

Из-за почти полного отсутствия палеонтологических данных представления о палеогенезе клещей группы *I. persulcatus/I. ricinus* в основном базируются на палеогеографии наиболее харак-

терных для них биоценозов (типов лесов). Полагают, что существовала единая древняя чрезвычайно широко распространенная транспалеарктическая бореальная предковая форма, от которой ведут начало все виды данной группы. Современные виды, включая *I. persulcatus*, вероятно, появились уже в конце плиоцена—начале голоцена (Коренберг, 1979, 1996; Балашов, 1989, 1998, 2009; Коренберг и др., 2013; Филиппова, 2017). Формирование экологической валентности *I. persulcatus*, то есть его фундаментальной экологической ниши, предположительно происходило в плиоцене в лесных биоценозах, схожих с современными реликтовыми лесами уссурийского типа и в черновой тайге гор Южного Приморья, Южной Сибири и Корейского полуострова (Филиппова, 2017) в относительно холодный период. Он сопровождался вычленением новых климатических зон, увеличением их числа, обострением межзональных климатических контрастов (Марков, 1960). Таежная растительность местами постепенно вытеснялась листопадными формациями. В начале голоцена среднегодовая температура могла быть выше современной на несколько градусов, а годовая сумма осадков несколько меньше, чем в настоящее время (Борисова, 2014). Таким образом, широкая экологическая ниша *I. persulcatus* сформировалась в период формообразования вида в процессе его адаптации к разнообразным ландшафтно-климатическим условиям среды. Это позволило виду в голоцене постепенно расширять ареал в северо-западном направлении. Судя по обнаруженным сравнительно недавно популяциям этого вида в экстразональных условиях северного побережья Ботнического залива Швеции (Jaenson et al., 2016), такая экспансия продолжается и в настоящее время.

Для *I. persulcatus* характерна облигатная поведенческая диапауза взрослых голодных клещей, которая не связана с фотопериодической регуляцией. Такую диапаузу, по всей видимости, можно считать генетически детерминированной видовой характеристикой. Она могла возникнуть в процессе отбора и окончательного формирования фундаментальной экологической ниши *I. persulcatus*, а не вторично по отношению к сезонным адаптациям таежного клеща, которые регулируются фотопериодом (Таежный клещ..., 1985). Это могло произойти в довольно жестких климатических условиях, в которых сытым самкам и яйцам не удавалось перезимовать. Сейчас *I. persulcatus* имеет обширный поясный бореальный евразийский ареал, большая часть которого находится в пределах России. Он протянулся огромной полосой от Прибалтики до Тихого океана и частично включает Камчатку, Сахалин, а также ряд островов Курильской гряды, о. Хоккайдо, территории Северной Кореи и Северо-Восточного Китая. На всем протяжении зональной

тайги *I. persulcatus* приурочен к лесам южнотаежного и в меньшей степени среднетаежного типов, к зональным формациям растительности, расположенным между тайгой и лесостепью, включая хвойно-широколиственные и горнотаежные леса (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977, 2017; Коренберг, 1979; Таежный клещ..., 1985; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013).

Границы ареала таежного клеща определяются в основном взаимодействием фото- и гиротермических факторов (Львов, Лебедев, 1974; Филиппова, 1977, 2017; Коренберг, 1979; Коренберг, Ковалевский, 1981; Таежный клещ..., 1985; Коренберг и др., 2013). Общие показатели тепло- и влагообеспеченности ареала таежного клеща колеблются в широких пределах. Сумма активных температур за период со среднесуточным температурным режимом выше +10°C, при которой возможно развитие яиц и, следовательно, существование независимых популяций *I. persulcatus*, составляет 410–3630°C (Таежный клещ..., 1985; Попов, 2016). Годовая сумма осадков в пределах ареала колеблется от 117 до 1245 мм (Попов, 2016). Коэффициент увлажнения — 0.15–0.6 (Коренберг, 1979; Таежный клещ..., 1985; Коренберг и др., 2013). Годичный гиротермический коэффициент, рассчитанный нами для ареала таежного клеща по данным И.О. Попова (Попов, 2016), доходит до 0.3–0.4 (Сироткин, Коренберг, 2018). Показатель континентальности климата уменьшается с востока на запад (Чернов, 1975). Рассчитанный по А.Г. Исаченко (Исаченко, 1971), он варьирует в пределах ареала таежного клеща от –10 до +32°C (Коренберг, 1979; Таежный клещ..., 1985). Фундаментальная экологическая ниша *I. persulcatus* позволяет его популяциям адаптироваться к описанному разнообразию климатических условий лесной зоны. Это касается возможности их существования не только в теплый период года при значительном градиенте абиотических факторов, но и во время зимовки при пониженной температуре почв вплоть до промерзания ее поверхности.

I. ricinus — представитель средиземноморско-европейской лесной фауны и ее автохтон (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977). Как самостоятельный вид он, вероятно, формировался примерно 8–12 тыс. лет назад с появлением листопадных и смешанных лесов на юго-востоке Европы и Средиземноморья, на северных и северо-восточных склонах Большого Кавказа, когда природные условия этих регионов стали напоминать современные. Климатический режим, в котором происходило формирование его фундаментальной экологической ниши, был значительно мягче, чем в азиатской части Евразии. Наиболее благоприятные условия для существования популяций *I. ricinus*, очевидно, складывались во влажных и теплых лесах гирканского типа. По мере трансформации экосистем клещи

этого вида проникли на Восточно-Европейскую равнину (Коренберг, 1996; Филиппова, 2017). Хотя эта территория была менее теплообеспеченной и увлажненной, *I. ricinus* успешно освоил значительную часть евразийского континента. Этому благоприятствовала способность его сытых самок и яиц диапаузировать и, в отличие от *I. persulcatus*, перезимовывать, что также свидетельствует о формировании фундаментальной экологической ниши *I. ricinus* в основном в области с продолжительным теплым и мягким зимним периодом.

Современный ареал *I. ricinus* включает всю Западную, Центральную и Южную Европу, заходит узкой изолированной полосой на северную часть африканского континента и Ближний Восток. Этот вид широко распространен в умеренно гигрофильных и мезофильных равнинных и горных широколиственных, реже ксерофильных, лесах. По осветленным и более прогреваемым древостоям и вырубкам он местами заходит в европейские южнотаежные и даже среднетаежные леса. В благоприятных азональных биотопах лесной клещ может обитать в лесостепной зоне и даже в более открытых ландшафтах: на пастбищах, вересковых пустошах, зарослях кустарника (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977, 2017; Коренберг, 1979; Коренберг, Ковалевский, 1981; Балашов, 1998; Вотяков и др., 2002; Randolph, 2004; Gray et al., 2009; Medlock et al., 2013). Сумма эффективных температур за период со среднесуточной температурой выше +10°C, обеспечивающая возможность существования независимых популяций *I. ricinus*, составляет 1460–3910°C. Годовая сумма осадков в пределах ареала колеблется от 3111 до 11534 мм (Попов, 2016); коэффициент увлажнения – 0.2–0.6 (Коренберг, Ковалевский, 1981). Годичный гигротермический коэффициент доходит до 0.2–0.6 (Сироткин, Коренберг, 2018), континентальность климата – не ниже +5°C. Эти показатели свидетельствуют о большем тепло- и влаголюбии *I. ricinus*, чем *I. persulcatus*. Фундаментальная экологическая ниша *I. ricinus* сформировалась, видимо, лишь в голоцене, причем в сухой и теплый бореальный период. В результате этот вид, по сравнению с *I. persulcatus*, имеет более узкую экологическую валентность. Он менее адаптирован к недостатку влаги и промерзанию почвы. Тем не менее, благодаря особенностям цикла развития *I. ricinus* оказался достаточно пластичным, что определило формирование его современного ареала.

Пределы адаптивных возможностей *I. persulcatus* и *I. ricinus* определяют фундаментальные экологические ниши этих видов и, следовательно, в значительной мере границы их ареалов. Вместе с тем, количество тепла мало влияет и фактически не лимитирует продолжительность жизни голодных особей клещей, активирующихся в разное время, а также длительность периода активности любой фазы жизненного цикла на этапе подсте-

регания прокормителей. Это одна из важнейших адаптивных особенностей экологических ниш, позволяющая существовать независимым популяциям клещей в различных условиях их обширных ареалов. Каждая популяция клещей существует на территории с конкретными географическими координатами, определяющими особенности сочетания общегеографических и климатических факторов. Поэтому в разных регионах интенсивность и даже направленность воздействия на популяции глобальных и локальных изменений этих условий могут оказаться различными (Коренберг и др., 2013).

Многообразие экосистем, в которых способны обитать *I. persulcatus* и *I. ricinus*, ограничивает возможность успешного развития яиц, а также метаморфоза напитавшихся личинок и нимф. Эта возможность определяется суммой эффективных температур, получившей в сельскохозяйственной и медицинской экологии по отношению к членистоногим название термальной константы развития (Простаков, Голуб, 2014). Успешное осуществление цикла развития возможно лишь при получении членистоногим на каждом из этапов необходимого для него суммарного количества тепла, то есть необходимой константы развития. Это важнейшие адаптивные характеристики фундаментальных экологических ниш иксодовых клещей (включая рассматриваемые близкие виды), сформировавшиеся, по всей видимости, в результате продолжительного стабилизирующего отбора. Ранее при анализе особенностей экологии и распространения иксодовых клещей термальные константы развития почти не использовались, поскольку не были рассчитаны. Как считал Ю.С. Балашов (Балашов, 1998), этому препятствовало длительное развитие клещей, перерывы на диапаузы и значительные амплитуды суточных температур почв в природных биотопах. Известна, однако, биологически слабо обоснованная попытка В.М. Попова (Попов, 1962) рассчитать термальные константы развития различных фаз *I. persulcatus*.

Приблизительные расчеты термальных констант развития произведены нами по опубликованным данным о продолжительности эмбриогенеза и метаморфоза напитавшихся клещей в лабораторных условиях при определенной температуре (Лутта и др., 1959; Балашов, 1998; Данчинова и др., 2018; Honzakova, 1971). Они соответствовали среднесуточной температуре почвы в оптимуме ареалов клещей сравниваемых видов (Исаченко, Шляпников, 1989; Иванов и др., 2018; Pokladníková et al., 2008) за период с ее прогревом не ниже порогового (+10°C) для развития (Таежный клещ..., 1985). Показатели количества тепла, необходимого для успешного перехода клещей в последовательные фазы цикла развития, рассчитанные нами, не зависят от того, где именно про-

исходит этот процесс (в лаборатории или в природе). По существу, это примерные термальные константы развития, сложившиеся при формировании видовых фундаментальных экологических ниш и определяющие основные адаптивные черты биологии видов и их особенности распространения. Термальная константа (сумма градусов) развития яиц и личинок *I. persulcatus* равна примерно 570–620°C, нимф – 800–920°C. Требования к теплообеспеченности у *I. ricinus* примерно в полтора раза выше. Клеши могут набрать необходимую для метаморфоза сумму тепла только в определенные календарные периоды, зависящие от конкретных климатогеографических условий, причем число необходимых для этого дней также может существенно отличаться. Приведенные нами примерные показатели количества тепла (термальные константы развития), необходимые и достаточные для развития клещей, не претендуют на абсолютную точность. При появлении более детальных фактических данных и совершенствовании подходов к их обработке они, вероятно, будут корректироваться, но в настоящий момент мы рассматриваем эти показатели как отправные и во многом определяющие различия в жизненных схемах двух рассматриваемых близких видов иксодовых клещей.

ВИДОВЫЕ АДАПТИВНЫЕ ЧЕРТЫ *I. persulcatus* И *I. ricinus*

Адаптивные возможности *I. persulcatus* и *I. ricinus* направлены на воспроизводство генераций в различных территориальных условиях их обширных ареалов. Принципиально важна возможность получения клещами количества тепла, необходимого для завершения метаморфоза каждой фазы цикла развития в строго определенные сроки (Коренберг и др., 2013). В результате адаптаций у *I. persulcatus* общие периоды яйцекладки, развития яиц и метаморфоза напитающихся клещей каждой фазы растянуты во времени, а переход в следующую фазу происходит у всех особей в сжатые календарные сроки. У *I. ricinus* эти особенности цикла развития выражены в значительно меньшей степени. Диапаузы в циклах развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* имеют важное адаптивное значение. Их основное приспособительное значение в том, чтобы эмбриогенез и метаморфоз напитающихся клещей, в результате которых они переходят в следующую фазу цикла развития, происходили в то время, когда эти процессы могут получить необходимое количество тепла. Сравнимые виды принципиально отличаются по характеру и значению свойственных им диапауз (Белозеров, 1976; Таежный клещ..., 1985; Gray, 1991).

Характерная для *I. persulcatus* облигатная поведенческая диапауза взрослых голодных клещей повсеместно проявляется в конце теплого сезона.

Она предотвращает появление напитающихся самок и их яйцекладок, обреченных на гибель из-за недостатка теплообеспеченности развития яиц в конце лета и из-за вымерзания зимой (Таежный клещ..., 1985; Балашов, 1998). У *I. ricinus* зимовка яиц и сытых самок в оптимальных условиях расширяет репродуктивные возможности их популяций в следующем сезоне.

Даты начала активации имаго *I. persulcatus* отличаются в разных регионах. В наиболее благоприятных условиях клещи могут появляться во второй декаде марта, а в более континентальных частях ареала – во второй декаде апреля и даже в мае. Процесс послезимовочной активации взрослых клещей в большинстве регионов продолжается 45–86 сут, но в первые 15–30 дней активизируется около половины всей имагинальной гемипопуляции. Это позволяет основной части самок начать период активности в сроки, благоприятные для дальнейшего развития яиц. Активация удлиняется в мягких климатических условиях – при меньшей континентальности климата. Продолжительность сезонной активности *I. persulcatus* уменьшается с увеличением широты местности. В разных частях ареала период подстерегания хозяина составляет 65–120 и более дней (Филиппова, 1977; Таежный клещ..., 1985; Коренберг и др., 2013; Korenberg, 2000). Тем не менее на всем ареале таежного клеща яйцекладка в основном приурочена к середине июня и первой–второй декаде июля (Белозеров, 1976; Филиппова, 1977; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013; Korenberg, 2000). Сроки начала активации голодных личинок *I. persulcatus* примерно совпадают с таковыми у имаго. В Притихоокеанской части ареала сезонный пик численности личинок наблюдается в третьей декаде мая–второй декаде июля, а в европейских регионах – в третьей декаде июля (Белозеров, 1976; Филиппова, 1977; Таежный клещ..., 1985; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013). Диапаузы личинок, напитающихся во второй половине лета, вызывают задержку метаморфоза, и они набирают необходимое для него количество тепла после зимовки, в следующем весенне-летнем сезоне. Как упоминалось выше, сигналом для перехода накормившихся клещей к диапаузе в конкретных географических условиях служит пороговая величина фотопериода. Способность напитающихся личинок диапаузировать вследствие сокращения длины дня, а также при максимальной продолжительности дня в экстремальных условиях короткого летнего сезона – это важнейшая адаптация таежного клеща, позволяющая этому виду существовать в разнообразных широтно-климатических условиях (Коротков, 2016).

Сроки начала активации и продолжительность периода активности нимфальной гемипопуляции *I. persulcatus* в целом сходны с таковыми у имаго, но иногда могут отставать на одну–две декады

(Таежный клещ..., 1985). Особенности этих процессов в конкретной местности в целом определяет степень континентальности климата. Судя по максимальным показателям обилия нимф на прокормителях, пик их численности наблюдается в июне—июле; в южных районах Приморья второй подъем численности может происходить осенью. Особенности регуляции морфогенетической диапаузы аналогичны таковым у личинок (Белозеров, 1976; Таежный клещ..., 1985; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013; Коротков, 2016). Таким образом, основная часть нимф перелинивает в имаго в июле—августе или августе—сентябре (Таежный клещ..., 1985).

Эти адаптации позволили таежному клещу распространиться на огромную часть Евразии с разнообразными климатическими условиями. Растянность периодов активации и встречи отдельных особей гемипопуляций с прокормителем в сочетании с синхронизацией перехода в следующую фазу жизненного цикла — это важные адаптации. Они направлены на получение термальных констант, необходимых для предпочтительного быстрого бездиапаузного развития даже в пессимальных частях ареала *I. persulcatus*.

У *I. ricinus* период активации и сезон активности всех фаз развития более растянут, чем у *I. persulcatus*, а напитавшиеся особи приступают к яйцекладке или метаморфозу, не проявляя особенно строгой зависимости от фотопериодической регуляции. В Центральноевропейско-Средиземноморской и Крымско-Кавказской частях ареала взрослые особи *I. ricinus*, очевидно, активируются уже в конце марта—начале апреля (Коренберг, Ковалевский, 1981; Schulz et al., 2014; Daniel et al., 2015). В климатических условиях Восточноевропейского региона их активация начинается обычно в апреле (Лутта и др., 1959; Медведев и др., 2016). Для имаго, личинок и нимф *I. ricinus* на большей части ареала характерны два пика сезонной активности, приуроченные к весне и осени. Особенно четко они наблюдаются в Центральной Европе с умеренным климатом и равномерным чередованием сезонов года. В оптимальных условиях общая продолжительность периода активности имаго-переносчиков доходит до 250—280 дней, причем срок жизни отдельной особи не превышает двух месяцев. Повсеместно (с некоторыми отклонениями) весенний пик численности нимф и имаго приурочен к маю—июню, а осенний — к сентябрю—началу октября в мягких климатических условиях и заканчивается в конце октября—ноябре. В северной части ареала осенний период активности укорачивается и оканчивается в основном в сентябре—начале октября (Балашов, 2009; Коренберг и др., 2013; MacLeod, 1939; Lees, Milne, 1951; Gray, 1991; Korenberg, 2000). Таким образом, яйцекладка может начаться в апреле через 2—3 нед. после насыщения (на северо-востоке

ареала — в июне), а яйцекладки, отложенные осенью, диапаузируют (Белозеров, 1976) и при мягкой зиме сохраняются.

Сроки активации и особенности периода активности голодных личинок *I. ricinus* сходны с имаго: вылупление из яиц и развитие напитавшихся личинок повсеместно происходит с июля до начала октября. Морфогенетическая диапауза напитавшихся личинок на юге ареала возникает лишь в сентябре. В средней полосе с июля, а севернее — даже с июня у части особей наблюдается задержка развития (Белозеров, 1976; Балашов, 1998; Gray, 1991).

Сроки начала активации и периода активности нимф *I. ricinus* сходны с его другими фазами. Но метаморфоз напитавшихся нимф дольше, чем личинок. Поэтому диапауза у таких нимф возникает раньше, чем у личинок, причем нередко диапаузируют даже особи, питавшиеся весной и в начале лета. В результате перелинивание нимф во взрослых особей повсеместно приурочено к июлю—началу октября и протекает при том же температурном режиме, что и у личинок (Лутта и др., 1959; Белозеров, 1976; Балашов, 1998; Gray 1991). Итак, *I. ricinus* свойственна меньшая синхронизация этапов жизненного цикла, по сравнению с таежным клещом. В оптимуме ареала это обстоятельство не препятствует успешному получению тепла развивающимися особями практически на протяжении большей части года. Изложенное подтверждает, что видовые адаптивные особенности цикла развития *I. ricinus*, в отличие от *I. persulcatus*, сформировались в области с мягким зимним периодом, как компоненты его фундаментальной экологической ниши.

РЕАЛИЗОВАННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ *I. persulcatus* И *I. ricinus* В РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Как отмечено во Введении, пределы адаптивных возможностей вида, особенно широко распространенного (его фундаментальная экологическая ниша), как правило, значительно шире, чем это требуется в конкретных географических условиях, то есть чем экологическая ниша, реализованная в данной местности. При районировании ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus* были выделены следующие части: Центральноевропейско-Средиземноморская, Крымско-Кавказская, Восточноевропейская, Западносибирская, Казахстанско-Среднеазиатская, Среднесибирско-Забайкальская, Хинганско-Приамурская, Притихоокеанская. Каждой части ареала присущи определенные климатические показатели (Коренберг, 1979; Коренберг, Ковалевский, 1981; Коренберг и др., 2013), и для каждой из них характерны несколько различающихся своей продолжительностью схем

цикла развития одной генерации клещей (Таежный клещ..., 1985). В самой общей форме можно констатировать, что они определяются календарной датой встречи особей разных гемипопуляций с прокормителем, от которой, в конечном счете, зависит, успевают яйцекладки и напитавшиеся клещи получить необходимое количество тепла для завершения метаморфоза без диапаузы или вынуждены диапаузировать. Конкретная доля особей разных гемипопуляций, развивающихся по определенной схеме, может изменяться по годам из-за колебаний численности прокормителей и погодных условий весенне-летнего периода. Эти процессы определяют возрастную структуру гемипопуляций. Она наиболее сложна в частях ареалов с суровым климатическим режимом и упрощается в более мягких условиях (Белозеров, 1976; Филиппова, 1977; Таежный клещ..., 1985; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013).

Особенности реализованных экологических ниш *I. persulcatus* могут быть продемонстрированы сравнением адаптивных черт популяций, например, в оптимуме (Притихоокеанская часть; Приморье) и на северо-западной периферии (Восточноевропейская часть; Карелия) его ареала. В Приморье *I. persulcatus* в основном обитает в хорошо прогреваемых горных темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах. Процесс активации имаго может растягиваться примерно на четыре–пять и более месяцев: взрослые клещи появляются на растительности в первой–второй декаде апреля, последние – в третьей декаде августа, а при наиболее благоприятных условиях – и в первой декаде сентября–в октябре. Период активности достигает 140–160 дней (Коренберг, Ковалевский, 1981; Таежный клещ..., 1985), что по продолжительности сходно с таковым у *I. ricinus* на значительной части его ареала. Уже в конце лета–начале осени в условиях продолжительной теплообеспеченности и влажности рано напитавшиеся нимфы *I. persulcatus* могут превращаться в имаго, у которых, предположительно (Леонова и др., 1996), отсутствует осенняя поведенческая диапауза. Адаптивные механизмы цикла развития *I. persulcatus* определяют достаточно постоянные календарные сроки насыщения основной массы имаго (апрель–июнь) и эмбриогенеза даже в наиболее оптимальных условиях (см. выше). Яйцекладки самок, напитавшихся в более поздний период (с середины июля по август), могут развиваться примерно только от середины августа до середины сентября. В этот период сумма эффективных температур почвенного покрова выше +10°C, рассчитанная нами по данным (Исаченко, Шляпников, 1989; Иванов и др., 2018), не превышает 300–350°C. Это значительно меньше, чем количество тепла, необходимого для завершения эмбриогенеза. Самки, напитавшиеся в

этот период, или их яйцекладки гибнут, поскольку не способны зимовать.

Личинки и нимфы *I. persulcatus* подстерегают прокормителей в этом регионе с третьей декады марта–второй декады июля до сентября–начала октября (Таежный клещ..., 1985; Сироткин, Коренберг, 2018). Значительная часть активировавшихся предимаго успевает напитаться в июне–июле. Таким образом, четко очерчиваются сроки завершения их метаморфоза: конец июля–сентябрь у личинок и август–сентябрь у нимф (Белозеров, 1976; Таежный клещ..., 1985). Личинки и нимфы, прокормившиеся позднее (ориентировочно не более 20%), если учесть среднесуточный температурный режим почвы (Иванов и др., 2018), предположительно могут получить в сентябре–октябре в сумме не более 400–450°C. Такая теплообеспеченность недостаточна для успешного завершения развития напитавшихся особей, и поэтому они должны диапаузировать. В целом, сроки появления новой генерации таежного клеща в наиболее благоприятных условиях достаточно стабильны и слабо зависят от климатических изменений. Наши расчеты позволяют предполагать, что даже в оптимуме ареала *I. persulcatus* трехлетний цикл развития свойствен не всей генерации, как это принято считать (Таежный клещ..., 1985; Балашов и др., 1998; Коренберг и др., 2013). В Карельском регионе активация имаго *I. persulcatus* продолжается около месяца, а период активности не превышает 90–95 дней, то есть на 45–65 дней короче, чем в Приморье. Взрослые особи появляются на растительности со второй половины апреля с пиком в мае–начале июня (Лутта и др., 1959; Коренберг, Ковалевский, 1981; Таежный клещ..., 1985). Напитавшиеся в конце мая–начале июля самки имеют возможность производить яйцекладку в наиболее благоприятный для развития яиц период. При прогреве лесного почвенного покрова хвойно-мелколиственных лесов в мае–июле до 16–18°C развитие яиц успешно завершается примерно через 40 дней (Лутта и др., 1959). В более поздние сроки (середина августа–середина сентября) теплообеспеченность почв, рассчитанная по имеющимся данным (Лутта и др., 1959), не превышает 300°C, что недостаточно для окончания эмбриогенеза. Сроки активации и подстерегания хозяев личинками и нимфами в этом регионе близки: с мая по сентябрь (Лутта и др., 1959; Коренберг, Ковалевский, 1981; Таежный клещ..., 1985). Метаморфоз напитавшихся особей в основном происходит с июня по июль (Лутта и др., 1959). Более половины накормившихся личинок и нимф, очевидно, не успевают получить во второй половине августа–середине сентября необходимое количество тепла для перелинивания и диапаузируют (Коренберг, Ковалевский, 1977; Коренберг и др., 2016). В целом, адаптации *I. persulcatus* на северо-западной пери-

ферии его ареала направлены на обеспечение жизненного цикла вида в максимально ограничивающих временных рамках (май—июль), в которых могут по климатическим условиям проходить развитие яиц и метаморфоз напитавшихся личинок и нимф. Увеличение в этот период теплообеспеченности примерно до 650–700°C может повлечь за собой появление на новых территориях (вблизи границы ареала) независимых популяций *I. persulcatus*.

Для сравнения реализованных экологических ниш *I. ricinus* нами выбраны: регион в оптимуме ареала (Центральноевропейско-Средиземноморская часть; Моравия и Богемия) и его северо-восточная периферия (Восточноевропейская часть; Карелия). В широколиственных лесах Моравии и Богемии, как правило, наблюдается четко выраженный двухвершинный период активности имаго лесного клеща, при котором весенний пик обычно значительно выше по численности и продолжительнее, чем осенний. Мягкие климатические условия и длительный безморозный период, как отмечалось выше, благоприятствуют продолжительной (до 250–280 дней) активации взрослых особей *I. ricinus* (Белозеров, 1976; Korenberg, 2000; Daniel et al., 2015). Основная часть активировавшихся весной самок накармливается в мае и июне, а наиболее массовая яйцекладка (в том числе и зимовавших сытых самок) происходит в июне—августе (Белозеров, 1976). В более поздние сроки (сентябрь—октябрь) из-за ограниченного прогрева почвенного покрова (Исаченко, Шляпников, 1989; Pokladníková et al., 2008) теплообеспеченность не превышает 700°C, что недостаточно для завершения развития яиц. Поэтому в условиях, близких к оптимуму ареала *I. ricinus*, увеличение продолжительности периода, в котором возможно появление новой генерации, маловероятно. Видимо, примерно 10–15% поздно напитавшихся имаго и (или) их яйцекладок диапаузируют и перезимовывают.

Личинки *I. ricinus* активируются в апреле—мае и оканчивают сезон подстерегания прокормителей в ноябре (Коренберг, Ковалевский, 1981; Daniel et al., 2015). Значительная их часть накармливается в начале теплого периода года, а их метаморфоз происходит в основном в июле—августе (Белозеров, 1976; Daniel et al., 2015), когда полностью покрываются потребности в тепле. Около 10–15% особей, напитавшихся с конца августа по ноябрь, диапаузируют (Белозеров, 1976; Коренберг, Ковалевский, 1977; Коренберг и др., 2016). Сумма температур в этот период, рассчитанная по данным среднемесячного прогрева почвенного покрова (Исаченко, Шляпников, 1989; Pokladníková et al., 2008), не превышает 700°C и недостаточна для завершения их развития. Нимфы могут начать активизацию на 1–1.5 мес. ранее личинок, а период их активности в целом продолжается до

октября—ноября (Белозеров, 1976; Daniel et al., 2015). Основная часть этих особей перелинивает в имаго с мая по август (Белозеров, 1976). Диапаузируют не более 20% нимф, накормившихся позднее конца августа (Коренберг, Ковалевский, 1977; Коренберг и др., 2016) и лишенных возможности получить в это время необходимое количество тепла для метаморфоза.

В целом, даже в оптимуме ареала *I. ricinus* возможность появления новой генерации переносчиков и начало ее развития ограничено периодом с мая по август. Четко выраженный осенний пик численности переносчиков в совокупности с видовыми адаптивными особенностями позволяет предположить, что исключительно трехлетний жизненный цикл маловероятен даже в этом регионе.

На северо-востоке ареала (в Карельском регионе) взрослые *I. ricinus* активируются с начала мая. Завершение периода сезонной активности наблюдается в конце сентября, а его общая продолжительность не превышает 80–90 дней. Значительное количество самок прокармливается с мая по июнь (Лутта и др., 1959; Коренберг, Ковалевский, 1981), а яйцекладка происходит с мая по сентябрь. По мнению В.Н. Белозерова (Белозеров, 1976), самки откладывают диапаузирующие яйца на протяжении всего этого периода, и лишь в майских и июньских кладках часть яиц развивается без диапаузы. Эмбриогенез в основном приурочен к июню—августу (Лутта и др., 1959). В сентябре—октябре, в соответствии со среднемесячным прогревом почв, развивающиеся яйца могли бы получить не более 400–450°C по сумме. Поэтому диапаузируют значительная часть яйцекладок текущего года и напитавшиеся в начале осени самки. Позднее завершение эмбриогенеза заставляет до 90% вылупившихся в конце теплого периода личинок диапаузировать (Белозеров, 1976). Они активируются в мае следующего года. Личинки, появившиеся до первой декады июля, метаморфизируют в июле—августе (Лутта и др., 1959). Недостаточная теплообеспеченность в сентябре—октябре не позволяет личинкам метаморфозировать в текущем году, и около половины особей, накормившихся за весь весенне-летний сезон, диапаузируют (Коренберг, Ковалевский, 1977; Коренберг и др., 2016). Нимфы лесного клеща активны с мая по сентябрь. Около 60% особей, питающихся до начала июля, успевают перелинивать в имаго в текущем сезоне (июнь—август), когда полученное количество тепла еще покрывает их потребности. Нимфы, накормившиеся позднее, диапаузируют (Лутта и др., 1959; Коренберг и др., 2016).

Итак, даже на периферии ареала, адаптивные механизмы цикла развития лесного клеща обеспечивают возможность устойчивого воспроиз-

водства популяций. Это достигается путем вынесения эмбриогенеза и метаморфозов на период с июня по август, когда сумма эффективных температур почвенного покрова выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет около $800\text{--}900^{\circ}\text{C}$. Термальные константы развития во многом лимитируют возможность расширения ареала *I. ricinus* в северном направлении.

ПРЕДПОСЫЛКИ ФОРМИРОВАНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ ОБЛАСТИ СИМПАТРИИ *I. persulcatus* И *I. ricinus*

Для фауны южной части Палеарктики в целом отмечен плиоценово-плейстоценовый разрыв фаунистических комплексов и их поляризация на востоке и западе континента (Матюшкин, 1976). Предположительно (Коренберг, 1996), этот процесс затронул и предковую форму клещей комплекса *I. persulcatus*/*I. ricinus*, что способствовало завершению формирования двух близких видов: *I. persulcatus* — восточнее и *I. ricinus* — западнее дизъюнкции. В голоцене, благодаря проникновению с востока формаций южной и средней тайги, а с запада — смешанных лесов европейского типа, произошло встречное расширение ареалов клещей этих видов. В результате образовалась довольно обширная область симпатрии, которая в настоящее время охватывает почти половину европейской части ареала *I. persulcatus* (Токаревич и др., 1975; Филиппова, 1977, 1999; Коренберг, 1979; Коренберг, Ковалевский, 1981; Коренберг и др., 2013). Она характеризуется благоприятностью абиотических условий для клещей обоих видов и формируется благодаря частичному сходству их фундаментальных экологических ниш, причем решающее значение имеет возможность получения необходимой термальной константы развития. Область симпатрии довольно обширна (расположена приблизительно между 53° и 63° с.ш. 25° и 50° в.д.) и включает регионы с существенно отличающимися климатическими и ландшафтными особенностями. По мнению Ю.С. Короткова (Коротков, 2005), оптимальные условия для существования обоих видов складываются на территориях, расположенных между Латвией и центральными областями России. Причины формирования и стабилизации, а также вероятности изменения области симпатрии *I. persulcatus* и *I. ricinus* остаются дискуссионными. Несмотря на широкую фундаментальную экологическую нишу *I. persulcatus*, абиотические потребности, необходимые для реализации его жизненного цикла, прослеживаются довольно четко. Границы ареала этого вида стабилизируются без существенного продвижения в северном направлении возможностью получения необходимого количества тепла для завершения эмбриогенеза (Качанко, 1978). Расширение ареала *I. persulcatus* к югу, вероятно, лимитируется дефицитом влажности и избыточ-

но высокими показателями температурного режима поверхностных слоев почвенного покрова, препятствующими процессам эмбриогенеза и (или) метаморфоза напитавшихся особей. Северные границы ареала *I. ricinus* на материке не прерываются существенных изменений (Коренберг и др., 2013; Беспятова, Бугмырин, 2021). Их расширение на восток предположительно лимитируется недостатком теплообеспеченности для развития яиц и личинок во второй половине лета. Так, например, на территории с координатами $57^{\circ}17'$ с.ш. и $52^{\circ}45'$ в.д., по нашим расчетам, за этот период клещи могут получить в сумме не более 500°C . Кроме того, увеличивающаяся в Евразии с запада на восток континентальность климата, по всей видимости, не дает им возможности перезимовывать и приводит к вымерзанию поздно напитавшихся особей *I. ricinus* восточнее пункта с координатами $53^{\circ}27'$ с.ш. и $50^{\circ}27'$ в.д. (Коротков, 2005). В отдельных районах южной агроклиматической зоны Карелии отмечено даже некоторое уменьшение области симпатрии вследствие отсутствия *I. ricinus* на территории, где он обитал ранее (Беспятова, Бугмырин, 2021).

Изолированные популяции *I. persulcatus* существуют относительно недалеко от полярного круга, в экстразональных условиях на северном побережье Ботнического залива Швеции на широте более 65° (Jaenson et al., 2016), а популяции *I. ricinus* — на широте более 66° на западном побережье Норвегии, которое находится под влиянием течения Гольфстрим (Soleng et al., 2018; Hvidsten et al., 2020). Это показывает, до какого предела в более отдаленном будущем могут сдвинуться к северу основные границы ареалов этих клещей при продолжающемся глобальном потеплении, если оно приведет к изменению ландшафтно-зональных рубежей и гигротермических режимов почвы. Экспансия *I. persulcatus* в западном направлении может привести к увеличению зоны его симпатрии с *I. ricinus*.

Внутри зоны симпатрии наблюдается симбиотопия, то есть совместное обитание *I. persulcatus* и *I. ricinus* в различных лесных биотопах. Напитавшиеся клещи расселяются прокормителями, которые в значительной мере формируют симбиотопию. Судьба яйцекладок и сама возможность дальнейшего метаморфоза напитавшихся личинок и нимф во многом зависят от степени соответствия локальных микроклиматических условий конкретной экосистемы требованиям реализуемой экологической ниши клещей каждого вида. Поэтому соотношение численностей клещей этих видов существенно отличается не только в разных частях зоны симпатрии, но и в разных биотопах близких лесных массивов (Золотов и др., 1974; Кисленко, Коротков, 2002; Korenberg et al., 2001; Bugmyrin et al., 2013). Так, в южнотаежных лесах восточной части Ленинградской обл.

(59°27' с.ш., 32°02' в.д.) в хорошо дренированном лесном массиве [А] с преобладанием молодых и средневозрастных преимущественно травяных березовых насаждений с участием неморальных элементов численность имаго *I. persulcatus* на растительности в период пика составляла 0.9 на флаго-час, а *I. ricinus* — 3.4 (соотношение 1 к 3.7). В западной слабодренированной части этого массива [Б] доминируют еловые и сосновые леса разного возраста. Мелколиственные насаждения занимают меньшую площадь, чем в его восточной части. Численность *I. persulcatus* доходила здесь до 12.1 на флаго-час, а *I. ricinus* — до 0.3 (соотношение 1 к 0.02). В хорошо дренированном мелколиственном лесу [В] Ленинградской обл. (59°38' с.ш., 31°06' в.д.) соотношение показателей численности взрослых клещей *I. persulcatus* и *I. ricinus* было примерно таким же, как в лесу [А]; в его более заболоченной части [Г] (59°45' с.ш., 31°32' в.д.) на флаг за час в среднем приходилось до 16.6 имаго *I. persulcatus* и лишь 0.1 *I. ricinus* (соотношение 1 к 0.006) (Korenberg et al., 2001). Приведенные примеры показывают, что таежный клещ, по сравнению с *I. ricinus*, предпочитает более увлажненные биотопы [Б, Г], что выявлено и в Новгородской обл. (Федорова, 1977). Особенности симбиотопии клещей этих видов могут формироваться под влиянием различий их слабо изученных требований ко многим условиям среды, например, к концентрации тяжелых металлов (Алексеев и др., 2008б), химическому составу и рН почв и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Авторы стремились обратить внимание на целесообразность более тщательного изучения экологических аспектов, определяющих границы распространения иксодовых клещей, а также их распределения внутри ареалов на основе анализа видовых адаптивных возможностей и требований к среде обитания. Их совокупность ограничивает абстрактную фундаментальную экологическую нишу, которая формируется на этапе видообразования клещей. Ее адаптивные характеристики направлены на возможность получения в почве в строго определенных сроки количества тепла (термальных констант развития), необходимого для развития яиц, а также для метаморфоза напивавшихся личинок и нимф, то есть для реализации каждого последовательного этапа жизненного цикла генерации (Коренберг и др., 2013). Адаптивные черты вида, проявляющиеся в конкретной экосистеме (сроки активации и встречи с хозяином голодных особей, синхронизация перехода к следующему этапу жизненного цикла, наличие диапаузы развития, их регуляция продолжительностью фотопериода и др. — иными словами реализованная экологическая ниша), обеспечивают возможность получения термаль-

ных констант развития в различных климатогеографических условиях. Реализованная экологическая ниша может быть значительно уже, чем позволяет фундаментальная.

Эти положения продемонстрированы на примере иксодовых клещей двух широко распространенных видов фауны Палеарктики: *I. persulcatus* и *I. ricinus*. Необходимо еще раз подчеркнуть, что приведенные выше приблизительные показатели термальных констант их развития подсчитаны нами по очень ограниченному экспериментальным данным. Они, несомненно, нуждаются в уточнении по результатам специальных лабораторных и полевых исследований как наиболее важные параметры экологической валентности этих частично симпатричных видов. Тем не менее, такой подход — сравнительный анализ фундаментальных и реализованных экологических ниш *I. persulcatus* и другого близкого ему, но менее изученного вида *I. pavlovskyi*, который обитает в хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных лесах некоторых регионов Сибири и Дальнего Востока (Филиппова, 2017), — уже на данном этапе может способствовать выявлению границ их симпатрии и особенностей симбиотопии. Вместе с тем, перечисленные выше виды рода *Ixodes* — это представители лесной фауны умеренного климатического пояса Евразии со сравнительно ограниченными колебаниями влажности и теплообеспеченности почвы. Поэтому их существование определяется, прежде всего, возможностью получения необходимого количества тепла для воспроизводства генерации на всех этапах цикла ее развития. Ключевые параметры фундаментальных экологических ниш видов этого обширного рода иксодовых клещей, которым свойствен пастбищно-подстерегающий тип паразитизма, обитающих в иных климатических поясах, видимо, могут быть с “противоположным знаком” или даже совершенно другими. В аридных областях, например, развитие клещей может лимитироваться не недостатком, а избыточностью тепла, а решающая константа развития окажется не термальной, а пороговым показателем влажности почвы.

Появление области вторичной симпатрии *I. persulcatus* и *I. ricinus* и возможные изменения ее пределов в общих чертах объяснимы совпадением территорий, на которых могут быть обеспечены термальные константы развития обоих видов. С этих позиций гораздо сложнее трактовать нюансы их симбиотопии, что свидетельствует о недостаточной современной изученности специфики всех адаптивных особенностей видовых комплексов фундаментальных экологических ниш. Тем не менее, возможность длительной симпатрии и симбиотопии не препятствовала смене в лесах Восточноевропейской равнины к настоящему времени примерно уже 1–2 тыс. поколений лес-

ного клеща (Филиппова, 2017). Это свидетельствует о достаточной изоляции рассматриваемых видов, несмотря на отсутствие морфологических, хромосомных и этологических барьеров для скрещивания, которое, как давно известно, случается в естественных условиях. Посткопуляционная генетическая несовместимость и репродуктивная изоляция иксодовых клещей близких видов достигается бесплодием гибридов (Балашов и др., 1998; Филиппова, 2002) и специфическими чертами их экологических ниш. Эти механизмы обеспечивают длительное существование иксодовых клещей рассматриваемых видов в морфологически и экологически неизменной (или мало изменившейся) форме, то есть их эволюционный стазис (Северцов, 2013).

Изменения в распространении *I. persulcatus* и *I. ricinus* и численности их популяций внутри ареалов в ближайшем и, тем более, в отдаленном будущем будут определяться силой и взаимодействием разнонаправленных естественных факторов при усиливающемся воздействии деятельности человека на природу. Под влиянием типично зональных, интразональных, экстразональных явлений и их сложных сочетаний эти изменения в разных регионах Евразии будут иметь различную интенсивность и даже направленность. В значительной мере они будут зависеть от характера, частоты, продолжительности и силы погодных аномалий, которые вызваны общей разбалансировкой глобальной климатической системы и в настоящее время трудно поддаются даже краткосрочному прогнозированию. В конечном счете, эти обстоятельства определяют региональные особенности функционирования паразитарных систем облигатно-трансмиссивных инфекций, связанных с иксодовыми клещами (Алексеев, 2006; Коренберг и др., 2013; Сироткин, Коренберг, 2019).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.Н. Система клещ–возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб.: ЗИН РАН, 1993. 203 с.
- Алексеев А.Н. Влияние глобального изменения климата на кровососущих эктопаразитов и передаваемых ими возбудителей // Вестн. РАМН. 2006. № 3. С. 21–25.
- Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Мовилэ А.А. и др. Перелетные и синантропные птицы и паразитирующие на них кровососущие членистоногие как компоненты паразитарных систем очагов трансмиссивных инфекций // Ест. тех. науки. 2008а. № 6. С. 81–85.
- Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Юшкова О.В. Функционирование паразитарной системы клещ–возбудитель в условиях антропогенного пресса. СПб.: СЗТУ, 2008б. 147 с.
- Алфеев Н.И. О диапаузе у иксодовых клещей // Тр. Воен.-мед. акад. им. С.М. Кирова. 1948. Т. 44. С. 50–60.
- Алфеев Н.И. О длительности и формах диапаузы иксодовых клещей в связи с условиями среды // Тр. Воен.-мед. акад. им. С.М. Кирова. 1954. Т. 58. С. 121–138.
- Балашов Ю.С. Коэволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных // Паразитология. 1989. Т. 23. № 6. С. 457–468.
- Балашов Ю.С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
- Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука, 2009. 357 с.
- Балашов Ю.С., Григорьева Л.А., Оливер Дж. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация клещей группы *Ixodes ricinus* – *I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Энтомол. обозр. 1998. Т. 27. № 3. С. 713–721.
- Беклемишев В.Н. Биоэкологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Белозеров В.Н. Жизненные циклы и сезонные адаптации у иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae). Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1976. С. 53–101.
- Беснятова Л.А., Бугмырин С.В. О распространении европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) в республике Карелия (Россия) // Зоол. журн. 2021. Т. 100. (в печати).
- Борисова О.К. Ландшафтно-климатические изменения в голоцене // Изв. РАН. Серия географ. 2014. № 2. С. 5–20.
- Бугмырин С.В., Назарова Л.Е., Беснятова Л.А., Иешко Е.П. К вопросу о северной границе распространения *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) в Карелии // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 240–244.
- Буренкова Л.А. Итоги двадцатилетних наблюдений за динамикой численности популяции *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) и изменение зараженности возбудителем клещевых боррелиозов на севере Калужской области // Мед. паразитол. паразитар. бол. лезни. 2012. № 4. С. 30–32.
- Вотьяков В.И., Злобин В.И., Мишаева Н.П. Клещевые энцефалиты Евразии. Новосибирск: Наука, 2002. 438 с.
- Вшивкова О.Г., Комаров А.С., Фролов П.В., Хлебопрос Р.Г. Роль гетерогенности среды обитания при управлении численностью популяций иксодового клеща: клеточно-автоматная модель // Пробл. управл. 2013. № 4. С. 57–63.

- Даниел М. Изучение влияния микроклимата на развитие паразитических членистоногих // Паразитология. 1987. Т. 21. № 3. С. 429–436.
- Данчинова Г.Н., Яковичи Н.В., Ляпунов А.В. и др. Развитие популяции *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) в условиях лабораторного эксперимента // Паразитология. 2018. Т. 52. № 1. С. 70–78.
- Золотов П.Е., Паулкина М.К., Моравек К.Л. и др. Об экологии иксодовых клещей Ленинградской области // Паразитология. 1974. Т. 8. № 2. С. 116–122.
- Иванов А.В., Браун М., Татауров В.А. Сезонная и суточная динамика эмиссии CO₂ из почв кедровых лесов Южного Сихотэ-Алиня // Почвоведение. 2018. № 3. С. 297–303.
- Ивантер Э.В. Основы зоогеографии. Петрозаводск: Известия ПетрГУ, 2012. 500 с.
- Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: КМК, 2018. 770 с.
- Исаченко А.Г. Системы и ритмы зональности // Изв. ВГО. 1971. Т. 103. № 1. С. 10–26.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Ландшафты. Природа мира. М.: Мысль, 1989. 504 с.
- Качанко Н.И. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области // Паразитология. 1978. Т. 12. № 3. С. 218–225.
- Кисленко Г.С., Коротков Ю.С. Лесной клещ *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в очагах иксодовых клещевых боррелиозов северо-запада Подмоскovie // Паразитология. 2002. Т. 36. № 6. С. 447–456.
- Коренберг Э.И. Биохронологическая структура вида на примере таежного клеща. М.: Наука, 1979. 170 с.
- Коренберг Э.И. Таксономия, филогенетические связи в области формирования спирохет рода *Borrelia*, передающихся иксодовыми клещами // Успехи соврем. биол. 1996. Т. 116. № 4. С. 389–406.
- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. Общая схема циркуляции вируса клещевого энцефалита // Зоол. журн. 1977. Т. 7. № 10. С. 1467–1478.
- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. Районирование ареала клещевого энцефалита // Итоги науки и техники. Медицинская география Т. 11. / Ред. В.Ю. Литвин. М.: ВИНТИ, 1981. 235 с.
- Коренберг Э.И., Лебедева Н.Н. Географическая изменчивость и типы сезонной активности *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. 1974. Т. 79. № 4. С. 34–43.
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. Природно-очаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М.: Комментарий, 2013. 463 с.
- Коренберг Э.И., Сироткин М.Б., Ковалевский Ю.В. Общая схема циркуляции возбудителей иксодовых клещевых боррелиозов // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 3. С. 283–299.
- Коротков Ю.С. Постепенная изменчивость паразитарной системы клещевого энцефалита // Вопр. вирусол. 2005. Т. 50. № 3. С. 52–56.
- Коротков Ю.С. Экология таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930) в условиях изменения климата Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2009. 48 с.
- Коротков Ю.С. Географическая изменчивость морфогенетической диапаузы личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Паразитология. 2016. Т. 50. № 1. С. 3–20.
- Коротков Ю.С., Окулова Н.М. Хронологическая структура численности таежного клеща в Приморском крае // Паразитология. 1999. Т. 33. № 3. С. 257–266.
- Леонова Г.Н., Майстровская О.С., Борисевич В.Б. Антигенемия у людей, инфицированных вирусом клещевого энцефалита // Вопр. вирусол. 1996. Т. 41. № 6. С. 260–263.
- Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.С. Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними. Петрозаводск: Карел. АССР, 1959. 68 с.
- Львов Д.К., Лебедев А.Д. Экология арбовирусов. М.: Медицина, 1974. 184 с.
- Марков К.К. Палеогеография. М.: МГУ, 1960. 268 с.
- Матюшкин Е.Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 9. С. 1277–1290.
- Медведев С.Г., Шапарь А.О., Григорьева Л.Г. и др. Биологические риски развития агломераций Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Уч. записки РГММУ. 2016. № 43. С. 223–235.
- Никитин А.Я., Антонова А.М. Учет, прогнозирование и регуляция численности таежного клеща в рекреационной зоне г. Иркутска. Иркутск: ИГУ, 2005. 101 с.
- Осипова Т.Н., Григорьева Л.А., Самойлова Е.П. и др. Влияние метеорологических факторов на активность особей таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, Ixodidae) в Санкт-Петербурге и его окрестностях // Паразитология. 2017. Т. 51. № 2. С. 143–157.
- Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
- Померанцев Б.И. Иксодовые клещи (Ixodidae). Паукообразные. Т. 4 (2). Л.: АН СССР, 1950. 224 с.
- Попов В.М. Иксодовые клещи. Томск: ТГУ, 1962. 206 с.
- Попов И.О. Климатически обусловленные изменения аутоэкологических ареалов иксодовых клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* на территории России и стран ближнего зарубежья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: РГАЗУ–МСХА, 2016. 24 с.
- Простаков Н.И., Голуб В.Б. Биоэкология. Воронеж: ВГУ, 2014. 337 с.
- Ревич Б.А. Изменение климата в Арктике – новый фактор риска для здоровья населения // Арктич. ведом. 2014. Т. 9. № 1. С. 92–99.
- Рубина М.А., Бабенко Л.В. Продолжительность развития (без диапаузы) личинок и нимф *Ixodes persulcatus* Sch. в природных условиях и факторы, ее определяющие // Паразитология. 1968. Т. 11. № 1. С. 10–17.
- Северцов А.С. Эволюционная экология позвоночных животных. М.: КМК, 2013. 345 с.

- Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. Влияние абиотических факторов на разные этапы развития таежного (*Ixodes persulcatus*) и европейского лесного (*Ixodes ricinus*) клещей // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 4. С. 379–396.
- Сироткин М.Б., Коренберг Э.И. Влияние абиотических факторов на возбудителей инфекций, экологически связанных с иксодовыми клещами (на примере боррелий и вируса энцефалита) // Успехи соврем. биол. 2019. Т. 139. № 2. С. 126–146.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение / Ред. Н.А. Филиппова. Л.: Наука, 1985. 416 с.
- Токаревич К.Н., Вершинский Б.В., Перфильев П.П. Очерки ландшафтной географии зооантропонозов. Европейский Север СССР. Л.: Наука, 1975. 168 с.
- Толстенков О.О., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В. Пуходы-гематофаги (Insecta, Phthiraptera, Amblycera) и клещи (Acarina, Ixodidae) перелетных птиц Куршской косы // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 327–336.
- Федорова В.Г. Изменение численности иксодовых клещей в зонах мелиорации земель Новгородской области // Мед. паразитол. паразитар. болезни. 1977. № 6. С. 712–716.
- Филиппова Н.А. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4 (4). Л.: Наука, 1977. 396 с.
- Филиппова Н.А. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней // Паразитология. 1999. Т. 33. № 3. С. 223–241.
- Филиппова Н.А. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus* – *I. pavlovskiy* и *I. persulcatus* – *I. ricinus* (Ixodidae) // Паразитология. 2002. Т. 36. № 6. С. 257–468.
- Филиппова Н.А. История ареала у иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) как один из факторов формирования внутривидового разнообразия // Энтомол. обозр. 2017. Т. 96. № 1. С. 157–184.
- Хижинский П.Г. Активация, численность и продолжительность активной жизни клещей *Ixodes persulcatus* в лесах Красноярского края // Мед. паразитол. паразитар. болезни. 1963. № 1. С. 6–13.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997. 512 с.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Ясюкевич В.В., Казакова Е.В., Попов И.О., Семенов С.М. Распространение клещей *Ixodes ricinus* L., 1758 и *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Parasitiformes, Ixodidae) на территории России и соседних стран и наблюдаемые изменения климата // ДАН. 2009. Т. 427. № 5. С. 688–692.
- Alkishe A.A., Peterson A.T., Samy A.M. Climate change influences on the potential geographic distribution of the disease vector tick *Ixodes ricinus* // PLoS One. 2017. V. 12 (12). P. 1–14.
- Alonso-Carne J., Garcia-Martin A., Estrada-Peña A. Modelling the phenological relationships of questing immature *Ixodes ricinus* (Ixodidae) using temperature and NDVI data // Zoonoses Publ. Health. 2015. V. 63. № 1. P. 1–13.
- Belozherov V.N. Diapause and biological rhythms in ticks: Physiology of ticks / Eds F.D. Obenchain, R. Gulun. Oxford: Pergamon Press, 1982. P. 469–500.
- Boeckmann M., Joyner T.A. Old health risks in new places? An ecological niche model for *I. ricinus* tick distribution in Europe under a changing climate // Health Place. 2014. V. 30. P. 70–77.
- Bugmyrin S., Hokkanen T.J., Romanova L. et al. *Ixodes persulcatus* (Schulze 1930) (Acarina: Ixodidae) in Eastern Finland // Entomol. Fennica. 2012. V. 22. № 4. P. 268–273.
- Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A., Korotkov Y.S. et al. Distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* ticks in southern Karelia (Russia) // Ticks Tick-Borne Dis. 2013. V. 1–2. № 4. P. 57–62.
- Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A., Korotkov Y.S. Long-term dynamics of *Ixodes persulcatus* (Acarina: Ixodidae) abundance in the north-west of its range (Karelia, Russia) // Exp. Appl. Acarol. 2019. V. 77. P. 229–240.
- Daniel M., Maly M., Danielova V. et al. Abiotic predictors and annual seasonal dynamics of *Ixodes ricinus*, in the major disease vector of central Europe // Paras. Vectors. 2015. V. 478. № 8. P. 1–12.
- Dautel H., Dippel C., Kammer D. et al. Winter activity of *Ixodes ricinus* in Berlin forest // Int. J. Med. Microbiol. 2008. V. 289. P. 50–54.
- Dobson A.D.M., Randolph S.E. Modelling the effects of recent changes in climate, host density and acaricide treatments on population dynamics of *Ixodes ricinus* in the UK // J. Appl. Ecol. 2011. V. 48. P. 1029–1037.
- Ehrmann S., Liira J., Gärtner S. et al. Environmental drivers of *Ixodes ricinus* abundance in forest fragments of rural European landscapes // BMC Ecol. 2017. V. 17 (1). P. 1–14.
- Estrada-Peña A., Venzal J.M. Climate niches of tick species in the Mediterranean region: modeling of occurrence data, distributional constraints, and impact of climate change // J. Med. Entomol. 2007. V. 44. P. 1130–1138.
- Estrada-Peña A., Martinez J.M., Acedo C.S. et al. Phenology of the tick, *Ixodes ricinus*, in its southern distribution range (central Spain) // Med. Veteran. Entomol. 2004. V. 18. P. 387–397.
- Estrada-Peña A., Venzal J.M., Sander-Acedo C. The tick *Ixodes ricinus*: distributions and climate preference in the western Palearctic // Med. Veteran. Entomol. 2006. V. 20. P. 189–197.
- Fujimoto K. Effect of photoperiod on the attachment and development of immature *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina: Ixodidae) // Jap. J. Sanit. Zool. 1993. V. 44. № 3. P. 271–277.
- Gern L., Humair P. Ecology of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in Europe // Lyme borreliosis: biology, epidemiology and control / Eds J. Gray, O. Kahl, R.S. Lane, G. Stanek. N.Y.: CAB International, 2002. P. 149–174.

- Gern L., Cadenas M.F., Burri C. Influence of some climatic factor on *Ixodes ricinus* ticks studied along altitudinal gradients in two geographic regions in Switzerland // Int. J. Med. Microbiol. 2008. V. 298. P. 55–59.
- Gray J.S. The development and seasonal activity tick *Ixodes ricinus*: a vector of Lyme borreliosis // Rev. Med. Vet. Entomol. 1991. V. 79. № 6. P. 323–333.
- Gray J.S., Dautel H., Estrada-Peña A. et al. Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe // Interdisc. Persp. Infect. Dis. 2009. № 2009. P. 1–12.
- Gray J.S., Kahl O., Lane R.S. et al. Diapause in ticks of the medically important *Ixodes ricinus* species complex // Ticks Tick-Borne Dis. 2016. № 7. P. 992–1003.
- Hancock P.A., Brackley R., Palmer S.C.F. Modelling the effect of temperature variation on the seasonal dynamics of *Ixodes ricinus* tick populations // Int. J. Parasitol. 2011. V. 41. P. 513–522.
- Hvidsten D., Frajford K., Gray J.S. et al. The distribution limit of the common tick, *Ixodes ricinus*, and some associated pathogens in north-western Europe // Ticks Tick-Borne Dis. 2020. V. 11. № 4. P. e101388.
- Honzakova E. Development of some species under standard laboratory conditions // Folia Parasitol. 1971. V. 118. P. 357–363.
- Jaenson T.G.T., Värvi K., Fröjdman I. et al. First evidence of established populations of the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) in Sweden // Paras. Vectors. 2016. V. 9 (337). P. 1–8.
- Korenberg E.I. Seasonal population dynamics of *Ixodes* tick and tick-borne encephalitis virus // Exp. Appl. Acarol. 2000. V. 24. P. 665–681.
- Korenberg E.I. Recent epidemiology of tick-borne encephalitis: an effect climate change? // Adv. Virus Res. 2009. V. 74. P. 123–144.
- Korenberg E.I., Kovalevskii Y.V., Livin M.L., Shchyogoleva T.V. The prevalence of *Borrelia burgdorferi sensu lato* in *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* ticks and the zone of their sumpatry // Folia Parasitol. 2001. V. 48. P. 63–68.
- Korotkov Yu., Kozlova T., Kozlovskaya L. Observations of changes in abundance of questing *Ixodes ricinus*, castor been tick over a 35-year period in the eastern part of its range (Russia, Tula region) // Med. Vet. Entomol. 2015. V. 2. P. 159–165.
- Lees A.D., Milne A. The seasonal and diurnal activities of individual sheep tick *Ixodes ricinus* // Parasitology. 1951. V. 41 (3–4). P. 189–208.
- Li S., Heyman P., Cocher C. et al. A multi-level analysis of the relationship between environmental factors and questing *Ixodes ricinus* dynamics in Belgium // Paras. Vectors. 2012. V. 149 (5). P. 1–11.
- MacLeod J. The seasonal and annual incidence of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Britain // Bull. Entomol. Res. 1939. V. 30. № 1. P. 103–118.
- Medlock J., Hansford K.M., Bormane A. et al. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* tick in Europe // Paras. Vectors. 2013. V. 1 (6). P. 1–11.
- Pedersen B., Jenkins A., Kjelland V. Tick-borne pathogens in *Ixodes ricinus* ticks collected from migratory birds in southern Norway // PLoS One. 2020. V. 15 (4). P. e0230579.
- Perret J.-L., Guigoz E., Rais O., Gern L. Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland) // Parasitol. Res. 2000. V. 86. P. 554–557.
- Pokladniková H., Roznovsky J., Středa T. Evaluation of soil temperatures at agroclimatological station Pohorelice // Soil Water Res. 2008. V. 3. № 4. P. 223–230.
- Porretta D., Mastrantonio V., Amendolia S. et al. Effects of global changes on the climatic niche of the tick *Ixodes ricinus* inferred by species distribution modeling // Paras. Vectors. 2013. V. 6 (271). P. 1–8.
- Randolph S.E. Tick-ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors // Parasitology. 2004. V. 129. P. 37–64.
- Randolph S.E., Rogers D.E. Fragile transmission cycles of tick-borne encephalitis virus may be disrupted by predicted climate change // Proc. R. Soc. Lond. B. 2000. V. 267. P. 1741–1744.
- Ribeiro R., Eze J.I., Gilbert L. et al. Using imperfect data in predictive mapping of vectors: a regional example of *Ixodes ricinus* distribution // Paras. Vectors. 2019. V. 12 (536). P. 1–13.
- Rogers D.E., Randolph S.E. Climate change and vector-borne diseases // Adv. Parasitol. 2006. V. 62. P. 345–381.
- Rousseau R., McGrath G., McMahon B.J., Vanwambeke S.O. Multi-criteria decision analysis to model *Ixodes ricinus* habitat suitability // EcoHealth. 2017. V. 14. P. 591–602.
- Soleng A., Edgar K.S., Paulsen K.M. et al. Distribution of *Ixodes ricinus* ticks and prevalence of tick-borne encephalitis virus among questing ticks in the arctic circle region of northern Norway // Ticks Tick-Borne Dis. 2018. V. 9. P. 97–103.
- Schulz M., Mahling M., Pfister K. Abundance and seasonal activity of questing *Ixodes ricinus* ticks in their natural habitats in southern Germany in 2011 // J. Vector Ecol. 2014. V. 39. № 1. P. 56–65.
- Sprong H., Hofhuis A., Gassner F. et al. Circumstantial evidence for an increase in the total number and activity of borrelia-infected *Ixodes ricinus* in the Netherlands // Paras. Vectors. 2012. V. 5 (294). P. 1–11.
- Tokarevich N.K., Tronin A.A., Blinova O.V. et al. The impact of climate change on the expansion of *Ixodes persulcatus* habitat and the incidence of tick-borne encephalitis in the north of European Russia // Glob. Health Act. 2011. № 4. P. 8448–8459.
- Tronin A.A., Tokarevich N.K., Gnativ B.R. Abundance of *Ixodes persulcatus* tick in Komi Republic as a function of an air temperature // Russ. J. Infect. Imm. 2019. V. 9. № 5–6. P. 811–816.
- Zemskaya A.A. Seasonal activity of adult tick *Ixodes persulcatus* P. Sch. in the eastern part of the Russian plain // Folia Parasitol. 1984. V. 31. P. 269–276.

Adaptive Features of the Biology of Similar Species of Ixodes Ticks that Determine their Distribution (on the Example of the Taiga – *Ixodes persulcatus* Sch. 1930 and European Forest – *Ixodes ricinus* L. 1758)

E. I. Korenberg^{a, *}, M. B. Sirotkin^{a, **}, and Yu. V. Kovalevskii^a

^a*Gamalei National Research Center for Epidemiology and Microbiology, Ministry of Health of Russia, Moscow, Russia*

^{*}*e-mail: edkorenberg@yandex.ru*

^{**}*e-mail: m.sirotkin87@gmail.com*

An analytical review of the literature is presented, which allows us to compare the adaptive capabilities of two closely related species of Ixodes ticks: taiga ticks and european forest ticks – hosts and vectors of the main, most common and epidemiologically significant natural focal infections in Eurasia – Ixodes tick-borne borreliosis and tick-borne encephalitis. Studies on the influence of climate factors on the number and distribution of these ticks, on the formation of their fundamental ecological niches, which determine the formation of the boundaries of their modern ranges, are considered. The species adaptive features of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus*, their implementation in different geographical conditions (realized ecological niches), and the prerequisites for the formation and change of the sympatric region are described. It is concluded that the diversity of ecosystems that ticks of the compared species can inhabit limits the possibility of obtaining a thermal development constant at certain times, i.e. the sum of the effective temperatures necessary for egg development, as well as the metamorphosis of larvae and nymphs.

Keywords: taiga tick, european forest tick, ixodid ticks, ecological niche, area