

УДК 576.895.421.2:57.4.3.9

ТЕРМАЛЬНЫЕ КОНСТАНТЫ РАЗВИТИЯ КЛЕЩЕЙ *IXODES PERSULCATUS* И *IXODES RICINUS*, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ИХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

© 2022 г. М. Б. Сироткин^а, *, Э. И. Коренберг^а, **

^аНациональный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии
имени почетного академика Н.Ф. Гамалеи Минздрава России, Москва, 123098 Россия

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

**e-mail: edkorenberg@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.01.2021 г.

После доработки 23.03.2021 г.

Принята к публикации 23.10.2021 г.

Проведен критический анализ понятия “термальная константа развития” в акарологии. Для расчета термальных констант учитывали диапазон условий в оптимуме ареалов. Приведены полученные значения констант для развития яиц, метаморфоза личинок и нимф таежного (*Ixodes persulcatus* Sch. 1930) и европейского лесного (*I. ricinus* L. 1758) клещей. Обсуждается значение этих параметров для анализа закономерностей распространения и экологии клещей этих видов.

Ключевые слова: термальная константа развития, таежный клещ, европейский лесной клещ, метаморфоз, фазы развития клещей, ареалы

DOI: 10.31857/S0044513422030126

Ареалы близких видов иксодовых клещей: — таежного (*Ixodes persulcatus* Sch. 1930) и европейского лесного (*I. ricinus* L. 1758) — хорошо изучены. *I. persulcatus* имеет обширный бореальный евразийский ареал, простирающийся от Прибалтики до Тихого океана и частично захватывающий Камчатку, Сахалин, а также ряд островов Курильской гряды, о-в Хоккайдо и горные районы более южных островов Японии, территории Северной Кореи, северные и центральные провинции Китая, горные районы Тайваня. Современный ареал *I. ricinus* включает всю западную, центральную и южную Европу, заходит узкой изолированной полосой на северную часть Африканского континента и Ближний восток (Турция и северные районы Израиля). Европейский лесной клещ широко распространен в умеренно гигрофильных и мезофильных равнинных и горных широколиственных, реже ксерофильных, лесах (Филиппова, 1977; Коренберг, 1979; Randolph, 2004; Коренберг и др., 2013; Medlock et al., 2013; Daniel et al., 2015 и др.).

Жизненный цикл *I. persulcatus* и *I. ricinus* включает 4 фазы: яйцо, личинка, нимфа, имаго. Все фазы, кроме яйца, в свою очередь состоят из стадий голодных, питающихся и напивавшихся особей. Продолжительность насыщения каждой из кровососущих стадий невелика: 3–6 сут у личи-

нок и нимф, 6–10 сут у самок. Остальное время (около 98%) особи каждой генерации этих видов ведут непаразитический образ жизни. Общая продолжительность цикла развития в различных условиях составляет от 3 до 6 лет (Белозеров, 1976; Филиппова, 1977; Бабенко, 1985; Балашов, 1998; Randolph, 2004; Коренберг и др., 2013; Medlock et al., 2013 и др.). Двукратное различие в длительности определяется паузами при переходе из одной фазы в следующую. Основным сигнальным механизмом, вызывающим задержку развития, — реакция клещей на длину светового дня. Важное адаптивное значение диапауз в циклах развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* состоит в том, чтобы эмбриогенез и метаморфозы напивавшихся клещей происходили в то время, когда эти процессы могут быть успешно завершены (Сироткин, Коренберг, 2018; Коренберг и др., 2021). Толерантность голодных активных клещей к абиотическим факторам приземной среды в целом довольно высока и относительно мало ограничивает область распространения этих видов (Сироткин, Коренберг, 2018). Имеющиеся в настоящее время климатические характеристики их ареалов (Коренберг, Ковалевский, 1981; Коренберг и др., 2013; Попов, 2016 и др.) слабо увязаны с адаптивными механизмами жизненных циклов.

Потребности вида в тепле выражаются суммой эффективных температур, т.е. термальной константой развития (Кожанчиков, 1961; Бей-Биенко, 1980; Саулич, 1999; Простаков, Голуб, 2014 и др.). Это понятие ввели в энтомологию Н. Blunck (1923), F.S. Bodenheimer (1926) и другие исследователи (цит. по: Кожанчиков, 1961; Саулич, 1999). Для расчета константы развития применяют несколько формул. Чаше употребляют следующую:

$C = (t - t_1) n$, где C — сумма эффективных температур; t — среднесуточная температура; t_1 — нижний температурный порог развития; n — число дней, в течение которых протекает развитие. Таким образом, в общем случае термальная константа развития определенной стадии жизненного цикла членистоногих — это количество тепла (совокупность градусо-дней), требуемое для завершения развития отдельного этапа онтогенеза. Причем в расчетах учитываются только те дни, когда температура окружающей среды превышает нижний порог развития, характерный для того или иного вида.

По мнению Балашова (1998), возможности применения температурных констант для расчетов сроков развития иксодид ограничены, поскольку развитие может прерываться диапаузами. Резонно полагают, что в реальных природных условиях воздействие на клещей переменных температур с большими суточными амплитудами может приводить к изменению сроков их развития по сравнению с соответствующими сроками при постоянной средней температуре за весь период развития (Рубина, Бабенко, 1968). Однако эти доводы не являются принципиальным препятствием для определения термальных констант, поскольку сумма эффективных температур, необходимая для развития членистоногих того или иного вида, — величина более или менее постоянная, если развитие протекает в условиях наиболее благоприятного температурного режима (Бей-Биенко, 1980). Очевидно, что такие условия складываются в оптимальных частях ареалов клещей, где их развитие “по определению” протекает в максимально короткие сроки.

Ранее были рассчитаны суммы эффективных температур для *Dermacentor reticulatus*, *D. marginatus*, *Hyalomma marginatum*, *Rhipicephalus rossicus* (Попов, 1962; Щур, 1968; Кормиленко, 2010). Единственная попытка расчета суммы температур, необходимой для развития яиц, личинок, нимф и имаго клещей рода *Ixodes*, была предпринята в отношении *I. persulcatus* (Попов, 1962). В этих экспериментах, проведенных при благоприятной температуре от +24 до +25°C, были получены следующие величины: 431°C для развития яиц, 264°C для личинок и 229°C для нимф. Нижняя пороговая температура, при которой могут происходить развитие яиц, а также метаморфоз напивавшихся личинок и нимф *I. persulcatus* (как и *I. ricinus*), рав-

на +10°C (Лутта и др., 1959; Бабенко, 1985а; Шашина, 1985; Балашов, 1998). Пороговые температуры развития разных фаз таежного клеща (+8.4°C для яиц, +9.8°C для личинок, +10.5°C для нимф), принятые Поповым (1962) при расчете, в действительности ниже этой величины, а возможность метаморфоза нимф в течение 17 сут даже при оптимальной температуре не подтверждается лабораторными экспериментами других исследователей (см. далее). Это послужило поводом для обсуждения термальных констант развития *I. persulcatus* и *I. ricinus* и необходимости их обоснования с целью дальнейшего анализа адаптивных возможностей, а также распространения данных видов (Коренберг и др., 2021). Основная цель этой статьи — вычисление корректных значений термальных констант развития *I. persulcatus* и *I. ricinus*.

Для достижения поставленной цели, к сожалению, не могут быть использованы результаты экспериментального изучения развития таежного и европейского лесного клещей, проведенного непосредственно в природных условиях по описанной (Жмаева, Пионтковская, 1964) или несколько модифицированной методике. В этих работах (Хейсин, 1955; Моисеенко, 1958; Сердюкова, 1960; Арзамасов, 1961; Мишин, 1961; Бабенко, Рубина, 1968; Рубина, Бабенко, 1968; Жмаева, 1969; Daniel et al., 1977; Качанко, 1978; Федорова, 1983; Даниел, 1987; Григорьева, 2015; Grigoreva, Stanukovich, 2016 и др.) напивавшихся клещей или яйца закладывали в почву на различную несвойственную для них глубину (иногда даже на глубину 0.4–0.5 м) в затаенных капроновой тканью садках или других емкостях. Сроки закладок часто не совпадали с теми, которые характерны для метаморфоза в естественных условиях, причем отклонения доходили до месяца.

В природе напивавшиеся и отпавшие с хозяина особи всех фаз развития *I. persulcatus* и *I. ricinus*, как правило, не расползаются далеко от места отпадения от прокормителей и сразу заползают в лесную подстилку на глубину, не превышающую обычно 1–5 см (Оленев, 1931; Левин, 1987; Балашов, 1998). Именно на такой глубине метаморфоз клещей протекает в характерном для них гидротермическом режиме.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При отсутствии более точных данных мы рассчитывали суммарное количество тепла, полученное клещами за время, потребовавшееся для завершения развития конкретных фаз *I. persulcatus* и *I. ricinus* в лабораторных экспериментах. Эти работы проводились в температурном режиме, соответствующем таковому на поверхности почвы в оптимальном ареалов этих видов, в периоды протекания эмбриогенеза и метаморфозов. Этим требованиям удовлетворяют показатели скорости развития клещей, полученные в корректно по-

Таблица 1. Длительность развития при 23°C и термальные константы развития разных фаз клещей *I. persulcatus* и *I. ricinus*

Вид	Яйца		Личинки		Нимфы	
	1	2	1	2	1	2
<i>I. persulcatus</i>	20–30	460–700	20–30	460–700	35–40	805–920
<i>I. ricinus</i>	25–36	575–830	30–40	700–920	35–40	805–920

Примечания. 1 – число дней развития яиц или метаморфоза напитавшихся клещей при данной температуре (Лутта и др., 1959; Попов, 1962; Honzáková, 1971; Бобровских, 1972; Fujisaki et al., 1976; Данчинова и др., 2018); 2 – термальная константа – суммарное количество тепла, полученное клещами за этот период.

ставленных экспериментах при постоянной температуре +23°C (Лутта и др., 1959; Попов, 1962; Honzáková, 1971; Бобровских, 1972; Fujisaki et al., 1976; Данчинова и др., 2018). Мы полагаем возможным и важным на данном этапе оценить не столько абсолютно точные величины констант, которые нуждаются в дальнейшем уточнении, сколько пределы их варьирования (табл. 1).

Исходя из показателей численности популяций, у *I. persulcatus* оптимум ареала находится на территории Дальнего Востока России, а у *I. ricinus* – в Средиземноморском регионе (Филиппова, 1977; Коренберг, 1979; Балашов, 1998; Коренберг и др., 2013; Medlock et al., 2013). Как отмечено выше, пороговая температура, при которой могут происходить развитие яиц, а также метаморфоз напитавшихся личинок и нимф клещей рассматриваемых видов, составляет +10°C. В наиболее благоприятном для клещей климатическом режиме, который существует в оптимальных частях их ареалов в тот период года, когда происходит их развитие, среднесуточная температура поверхностных слоев почвы всегда выше пороговой (Исаченко, Шляпников, 1989; Pokladnicová et al., 2008; Иванов и др., 2018). Поэтому для расчета термальной константы развития достаточно найти произведение среднесуточной температуры на продолжительность развития конкретной стадии.

В оптимуме ареала таежного клеща (Приморье) развитие яиц, а также личинок и нимф приурочены в основном к июню–августу (Белозеров, 1976; Бабенко, 1985а; Шашина, 1985). Многолетняя среднесуточная температура поверхностного слоя лесных почв в этот период составляет около +20–25°C (Исаченко, Шляпников, 1989; Иванов и др., 2018). В этом температурном интервале и при относительной влажности воздуха не менее 80–95% скорость развития разных стадий *I. persulcatus* близка к максимальной (Лутта и др., 1959; Попов, 1962; Fujisaki et al., 1976; Данчинова и др., 2018).

В оптимуме ареала *I. ricinus* (например, в Средиземноморье или в Южной Моравии) средняя многолетняя температура поверхности почвы в конце мая–июне, т.е. в период массового эмбриогенеза (Белозеров, 1976), держится на уровне +20–25°C (Исаченко, Шляпников, 1989; Pokladnicová et al.,

2008). Метаморфоз личинок *I. ricinus* в основном происходит в июле–августе (Белозеров, 1976; Daniel et al., 2015); развитие напитавшихся нимф – с конца мая по август (Белозеров, 1976). В Северной Испании (Средиземноморье), например, весь этот период температура поверхностного почвенного горизонта весной не ниже, а в летние месяцы даже значительно выше 20–25°C (Khorchani et al., 2018).

В Южной Моравии среднесуточная (по данным за 40 лет) среднесуточная температура, характерная для этих месяцев, составляет около 20–21°C (Pokladnicová et al., 2008). Из этого следует, что развитие предимагинальных фаз лесного клеща в этом регионе может успешно происходить примерно в том же температурном режиме, что и развитие яиц. Приведенным температурным показателям хорошо соответствуют условия лабораторных исследований (Лутта и др., 1959; Honzáková, 1971; Бобровских, 1972), которые выбраны нами для расчета термальных констант развития клещей данного вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В лабораторных условиях, наиболее сходных с природными, развитие яиц *I. persulcatus* при +22–25°C продолжалось 19–35 сут. Эти значения можно считать достоверными, поскольку даже при +28°C эмбриогенез продолжался 23 дня (Беляева, 1977). При понижении среднесуточной температуры воздуха до +18–20°C этот период увеличивался до 30–45 сут (Ходаковский, 1947; Моисеенко, 1958; Koppai et al., 2008). На основании этих данных мы приняли для расчета термальных констант развития яиц *I. persulcatus* усредненные показатели: температурный режим около +23°C и продолжительность эмбриогенеза от 20 до 30 сут (табл. 1).

При +22–25°C метаморфоз личинок *I. persulcatus* завершается за 20–28 сут; при более высокой температуре воздуха (+28°C) – за 21 день (Беляева, 1977), а ее понижение до +20°C приводит к тому, что личинки превращаются в нимф только через 90–120 дней (Koppai et al., 2008). Поэтому можно полагать, что в природных условиях при температуре поверхностных слоев почвы около +23°C раз-

витие личинок *I. persulcatus* завершается через 20–30 сут (табл. 1).

В условиях прогрева воздуха до +22–25°C метаморфоз напивавшихся нимф *I. persulcatus* продолжается 35–43 сут (Беляева, 1977). Даже при +20°C метаморфоз растягивается на 90–120 сут (Konnai et al., 2008). При +28°C нимфы таежного клеща превращаются в имаго через 116 сут, что свидетельствует об угнетающем действии высоких температур на этот процесс. В оптимальных условиях (около +23°C) развитие нимф таежного клеща, видимо, может завершаться в течение 35–40 дней (табл. 1).

При +22–24°C и относительной влажности воздуха не менее 90% развитие яиц *I. ricinus* завершается через 25–36 сут. Наименьшая продолжительность эмбриогенеза, наблюдавшаяся в лабораторных экспериментах при +25–31°C, составляла 18–20 сут (Оленев, 1924; Лутта и др., 1959), что видимо редко происходит в природе. При +20–21°C этот процесс протекает за 46 дней и более (Nuttal, Warburton, 1911 цит. по: Павловский, 1928; Macleod, 1932; Лутта и др., 1959; Пионтковская, Жмаева, 1962; Бегина, 2013). Исходя из этих данных, для наших расчетов термальной константы развития яиц *I. ricinus* принята температура около +23°C, при которой продолжительность эмбриогенеза не превышает 25–36 сут (табл. 1).

В лабораторных условиях при +22–24°C сытые личинки линяют в нимф в среднем через 30–40 дней. При меньшем прогреве воздуха +20–22°C продолжительность метаморфоза может увеличиваться до 46–84 дней и более (Nuttal, Warburton, 1911 цит. по: Павловский, 1928; Macleod, 1932; Коротков, Буренкова, 2006; Бегина, 2013). При расчете термальной константы развития личинок *I. ricinus* мы исходили из того, что в наиболее благоприятном температурном режиме +23°C их развитие завершится примерно через 30–40 сут (табл. 1). При содержании сытых нимф *I. ricinus* в лаборатории в условиях, близких к ситуации в оптимуме ареала (+23–24°C), их метаморфоз продолжается не менее 35–40 дней (табл. 1). При +20–22°C этот процесс затягивается до 50–56 и более суток (Nuttal, Warburton, 1911 цит. по: Павловский, 1928; Macleod, 1932; Коротков, Буренкова, 2006; Бегина, 2013). Итак, в оптимальных условиях (около +23°C) метаморфоз нимф может завершиться через 35–40 дней (табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многовариантность жизненных циклов *I. persulcatus* и *I. ricinus* в разных частях их обширных ареалов (Шашина, 1985а; Korenberg, 2000) определяется тем, что клещи имеют возможность получить в ограниченные сроки то количества тепла, которое необходимо им для завершения метаморфоза

каждой фазы цикла развития (Коренберг и др., 2013; Сироткин, Коренберг, 2018; Коренберг и др., 2021). В природных условиях на клещей, несомненно, влияют и другие абиотические факторы (относительная влажность, продолжительность и интенсивность инсоляции и др.). Однако суммы эффективных температур, необходимые для развития каждой фазы *I. persulcatus* и *I. ricinus*, — важные показатели экологической валентности этих частично симпатричных видов. Более обширный ареал *I. persulcatus* и возможность существования этого вида в более жестких климатических условиях, чем *I. ricinus*, во многом объясняются меньшими потребностями в тепле яиц и личинок таежного клеща. Несмотря на определенную амплитуду рассчитанных параметров, их вполне возможно скорректировать. Наименьшее значение получаемой *I. persulcatus* и *I. ricinus* суммы эффективных температур может быть в первую очередь взято за основу для оценки реальных потребностей в тепле развивающихся особей. Приведенные выше термальные константы развития этих видов клещей, хотя и будут уточняться по результатам дальнейших лабораторных и полевых исследований, могут послужить основой для понимания закономерностей формирования и перспектив изменений границ их ареалов (и распространения возбудителей, экологически связанных с данными переносчиками) в связи с изменениями климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзамасов И.Т., 1961. Иксодовые клещи. Минск: Издательство академии наук Белорусской ССР. 132 с.
- Балашов Ю.С., 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука. 287 с.
- Бабенко Л.В., 1985. Периодизация жизненного цикла // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение. Отв. ред. Филиппова Н.А. Л.: Наука. С. 213–214.
- Бабенко Л.В., 1985а. Продолжительность развития сытых личинок и нимф // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение. Отв. ред. Филиппова Н.А. Л.: Наука. С. 265–273.
- Бабенко Л.В., Рубина М.А., 1968. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара // Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. Отв. ред. Поспелова—Штром М.В., Рашина М.Г. М.: Медицина. С. 138–168.
- Бегина А.М., 2013. Фауна и экология иксодовых клещей Калужской области и меры борьбы с ними. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИЭВ. 23 с.
- Белозеров В.Н., 1976. Жизненные циклы и сезонные адаптации у иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) // Чтения памяти Холодковского Н.А. Л.: Наука. С. 53–101.

- Беляева Н.С., 1977. Влияние температуры на продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // Паразитология. Т. 11. № 2. С. 179–181.
- Бей-Биенко Г.Я., 1980. Общая энтомология. М.: Высшая школа. 416 с.
- Бобровских Т.К., 1972. О факторах среды влияющих на развитие клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes trianguliceps* // Биологические основы борьбы с трансмиссивными паразитарными заболеваниями на Севере. Отв. ред. Лутта А.С. Петрозаводск: Карелия. С. 150–153.
- Григорьева Л.А., 2015. Особенности развития таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze (Parasitiformes: Ixodidae) в условиях природных биотопов Ленинградской области // Труды зоологического института РАН. Т. 319. № 2. С. 269–281.
- Даниел М., 1987. Изучение влияния микроклимата на развитие паразитических членистоногих // Паразитология. Т. 21. № 3. С. 429–436.
- Данчинова Г.Н., Якович Н.В., Ляпунов А.В., Кулакова Н.В., Дубинина Е.В., Хаснатинов М.А., 2018. Развитие популяции *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) в условиях лабораторного эксперимента // Паразитология. Т. 52. № 1. С. 70–78.
- Жмаева З.М., 1969. О развитии *Ixodes persulcatus* Schulze в Европейских южнотаежных лесах // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Отв. ред. Кучерук В.В. Ижевск: Удмуртия. С. 118–141.
- Жмаева З.М., Пионтковская С.П., 1964. Иксодовые клещи (Parasitiformes, Ixodidae) // Методы изучения природных очагов болезней человека. Отв. ред. Петрищева П.А., Олсуфьев Н.Г. М.: Медицина. С. 74–89.
- Иванов А.В., Браун М., Татауров В.А., 2018. Сезонная и суточная динамика эмиссии CO₂ из почв кедровых лесов Южного Сихотэ-Алиня // Почвоведение. № 3. С. 297–303.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А., 1989. Ландшафты. Природа мира. М.: Мысль. 504 с.
- Качанко Н.И., 1978. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области // Паразитология. Т. 12. № 3. С. 218–225.
- Кожанчиков И.В., 1961. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа. 286 с.
- Коренберг Э.И., 1979. Биохорологическая структура вида на примере таежного клеща. М.: Наука. 170 с.
- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В., 1981. Районирование ареала клещевого энцефалита // Итоги науки и техники. Медицинская география. Отв. ред. Литвин Ю.В. Т. II. М.: ВИНТИ. 236 с.
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С., 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М.: Комментарий. 463 с.
- Коренберг Э.И., Сироткин М.Б., Ковалевский Ю.В., 2021. Адаптивные черты биологии близких видов иксодовых клещей, определяющие их распространение (на примере таежного — *Ixodes persulcatus* Sch. 1930 и европейского лесного — *Ixodes ricinus* L. 1758) // Успехи современной биологии. Т. 141. № 3. С. 271–286.
- Кормиленко И.В., 2010. Экологические и эпидемиологические аспекты крымской геморрагической лихорадки, лихорадки КУ и иксодовых клещевых боррелиозов в Ростовской области. Автореф. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону: РосНИПЧИ “МИКРОБ”. 24 с.
- Коротков Ю.С., Буренкова Л.А., 2006. Влияние вируса клещевого энцефалита на ход метаморфоза напивавшихся личинок и нимф *Ixodes ricinus* // Бюллетень сибирской медицины. Приложение 1. С. 36–41.
- Левин М.Л., 1987. Биология личинок таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в естественных условиях // Зоологический журнал. Т. 66. № 3. С. 348–359.
- Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.С., 1959. Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними. Петрозаводск: Карелия. 68 с.
- Мишин А.В., 1961. Анализ основных факторов существования природных очагов клещевого энцефалита (по материалам Удмуртии). Автореф. ... докт. биол. наук. Ижевск: КГУ. 26 с.
- Моисеенко Н.М., 1958. Материалы по биологии переносчика таежного энцефалита клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Хабаровском районе. Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВФСО. 16 с.
- Оленев Н.О., 1924. К биологии скотского клеща *Ixodes ricinus* L. в условиях Новгородской губернии // Защита растений. № 1–2. С. 12–15.
- Оленев Н.О., 1931. Паразитические клещи Ixodidae фауны СССР. Л.: Издательство Академии наук СССР. 125 с.
- Павловский Е.Н., 1928. Наставление к собиранию и исследованию клещей (Ixodidae). Л.: Издательство Академии наук СССР. 32 с.
- Пионтковская С.П., Жмаева З.М., 1962. Иксодовые клещи (Acarina, Parasitiformes, Ixodidae) // Переносчики возбудителей природноочаговых болезней. Ред. Петрищева П.А. М.: Государственное издательство медицинской литературы. С. 196–262.
- Попов В.М., 1962. Иксодовые клещи Западной Сибири. Томск: Издательство Томского университета. 206 с.
- Попов И.О., 2016. Климатически обусловленных изменения аутоэкологических ареалов иксодовых клещей *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* на территории России и странах ближнего зарубежья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: РГАЗУ–МСХА. 24 с.
- Простаков Н.И., Голуб В.Б., 2014. Биоэкология. Воронеж: Изд. Дом ВГУ. 337 с.
- Рубина М.А., Бабенко Л.В., 1968. Продолжительность развития (без диапаузы) личинок и нимф *Ixodes persulcatus* Sch. в природных условиях и факторы, ее определяющие // Паразитология. Т. 11. № 1. С. 10–17.
- Саулич А.Х., 1999. Правило суммы эффективных температур: недостатки и возможности использования // Энтомологическое обозрение. LXXVIII. № 2. С. 257–274.
- Сердюкова Г.В., 1960. Цикл клещей семейства Ixodidae // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 47. С. 273–289.
- Сироткин М.Б., Коренберг Э.И., 2018. Влияние абиотических факторов на разные этапы развития таежного (*Ixodes persulcatus*) и европейского лесного (*Ixodes ricinus*) клещей // Зоологический журнал. Т. 87. № 4. С. 379–296.

- Федорова В.Г., 1983. Развитие иксодовых клещей на мелиорируемых участках леса в Нижегородской области // Паразитология. Т. 17. № 1. С. 42–46.
- Филиппова Н.А., 1977. Фауна СССР. Паукообразные. Л.: Наука. IV (4). 396 с.
- Хейсин Е.М., Павловская О., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф., 1955. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. в природных условиях Карело-Финской ССР // Труды Карело-Финского университета. Т. 5. С. 102–123.
- Ходаковский А.И., 1947. Клешевые очаги *Ixodes persulcatus* P. Sch. таежной полосы европейской части СССР // Паразитологический сборник IX. Л.: Издательство Академии наук СССР. С. 69–82.
- Шашина Н.И., 1985. Условия и сроки развития фазы яйца // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) морфология, систематика, экология, медицинское значение. Отв. ред. Филиппова Н.А. Л.: Наука. С. 263–264.
- Шашина Н.И., 1985а. Общая продолжительность жизненного цикла // Там же. С. 275–277.
- Шур Л.Е., 1968. Экспериментальное исследование гигротермических и трофических зависимостей некоторых видов иксодовых клещей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Институт зоологии АН УССР. 25 с.
- Daniel M., Černý V., Dusbábek F., Honzáková E., Olejníček J., 1977. Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in an open area in comparison with forest habitats // Folia Parasitologica. V. 24. P. 149–160.
- Daniel M., Malý M., Danielová V., Kříž B., Nuttall P., 2015. Abiotic predictors and annual seasonal dynamics of *Ixodes ricinus*, the major disease vector of Central Europe // Parasites & Vectors. V. 478. № 8. P. 1–12.
- <http://www.parasiteasandvectors.com/content/478/8/12>
- Fujisaki K., Kitaoka S., Morri T., 1976. Comparative observations on some bionomics of Japanese ixodid ticks under laboratory cultural conditions // National Institute Animal Health Quart. V. 16. № 2. P. 122–128.
- Grigoreva L.A., Stanukovich M.R., 2016. The features of the taiga tick life cycle *Ixodes persulcatus* Sch. (Acarina: Ixodidae) in the North-West of Russia // Experimental and applied acarology. V. 69. № 3. P. 347–357.
- Honzáková E., 1971. Development of some tick species under standard laboratory conditions // Folia Parasitologica. V. 118. P. 357–363.
- Khorchani M., Mar-Hernandez N., Vicente-Serrano S.M., Azolin-Molina C., Garcia M., 2018. Average annual and seasonal land surface temperature, Spanish peninsular // Journal of Maps. V. 14. № 2. P. 465–457.
- Konnai S., Saito Y., Nishikado H., Yamada S., Imamura S. et al., 2008. Establishment of a laboratory colony of taiga tick *Ixodes persulcatus* for tick-borne pathogen transmission studies // Japanese journal of veterinary research. V. 55. № 2–3. P. 85–92.
- Korenberg E.I., 2000. Seasonal population dynamics of *Ixodes* tick and tick-borne encephalitis virus // Experimental and applied acarology. V. 24. P. 665–681.
- Macleod J., 1932. The bionomics of *Ixodes ricinus* L., the “sheep tick” in Scotland // Parasitology. V. 24. № 3. P. 382–400.
- Medlock J., Hansford K.M., Bormane A., Derdacova M., Estrada-Pena A. et al., 2013. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* tick in Europe // Parasites & Vectors. V. 1 (6). P. 1–11.
- <http://www.parasiteasandvectors.com/content/6/1/1>
- Pokladniková H., Rožnovský J., Středa T., 2008. Evaluation of soil temperatures at agroclimatological station Pohořelice // Soil and Water Research. V. 3. № 4. P. 223–230.
- Randolph S.E., 2004. Tick: ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors // Parasitology. V. 129. P. 37–64.

THERMAL CONSTANTS OF THE DEVELOPMENT OF *IXODES PERSULCATUS* AND *IXODES RICINUS* TICKS, WHICH DETERMINE THE DURATION OF THEIR LIFE CYCLE AND THEIR DISTRIBUTIONS

M. B. Sirotkin¹ *, E. I. Korenberg¹ **

¹Gamalei National Research Center for Epidemiology and Microbiology. Ministry of Health of Russia, Moscow, 123098 Russia

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

**e-mail: edkorenberg@yandex.ru

A critical analysis of the concept of a “thermal constant of development” in acarology is carried out. To calculate the thermal constants, a range of conditions in the optimal distribution areas was taken into account. The obtained values of constants for the development of eggs, as well as the metamorphosis of larvae and nymphs of the Taiga (*Ixodes persulcatus* Sch. 1930) and the European forest (*I. ricinus* L. 1758) ticks are given. The significance of these parameters for analyzing the distribution patterns and ecology of these tick species is discussed.

Keywords: thermal constant of development, Taiga tick, European forest tick, metamorphosis, phases of tick development, distribution areas