

**Взаимоотношения компонентов паразитарных систем иксодовых
клещевых боррелиозов на юге Западной Сибири.**

Н.Н. Ливанова¹, А.К. Добротворский¹, В.В. Панов¹, О.В. Морозова²

1 - Институт систематики и экологии животных СО РАН

630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

2 - Институт биорганической химии СО РАН

630090 Новосибирск, пр. ак. Лаврентьева, 8

АННОТАЦИЯ

Исследованы зараженность преимагинальных фаз таежного клеща *Ixodes persulcatus* и фоновых видов мелких млекопитающих возбудителями иксодовых клещевых боррелиозов на юге Западной Сибири. Обсуждаются сезонные изменения зараженности резервуарных хозяев и клещей, паразитирующих на них, спирохетами комплекса *Borrelia burgdorferi sensu lato*.

ВВЕДЕНИЕ

Иксодовые клещевые боррелиозы (ИКБ) являются наиболее распространенными из всех передаваемых иксодовыми клещами инфекций. В США ежегодно регистрируется около 16 тыс. случаев заболеваний [1], в Западной и Центральной Европе - 50 тыс. [2], в России - от 10 до 12 тыс. [3]. В России наиболее напряженные очаги ИКБ выявлены на Среднем Урале, на юге Западной Сибири и юго-востоке Волго-Вятского региона [3,4].

Как известно, циркуляция возбудителей ИКБ – боррелий комплекса *Borrelia burgdorferi sensu lato* (s.l.) осуществляется благодаря обмену между клещами-переносчиками и резервуарными хозяевами-позвоночными. Возбудители, клещи-переносчики и популяции позвоночных животных, поддерживающие их существование, образуют сложные трехчленные паразитарные системы, характеризующиеся разветвленными связями между всеми составляющими.

Взаимосвязи боррелий с переносчиками и резервуарными хозяевами, в особенности для природных очагов Азиатской части России, изучены сла-

бо. В целом известно, что в различных природных очагах боррелий могут хранить и передавать клещам-переносчикам 2-3 основных и до 10-15 второстепенных видов млекопитающих, а также птицы, кормящиеся на земле [5, 6, 7, 8, 9, 10]. До недавнего времени в России спирохеты *B. burgdorferi* s.l. были изолированы всего от 10 видов мелких млекопитающих: рыжей (*Clethrionomys glareolus*), красной (*Cl. rutilus*), красно-серой (*Cl. rufocanus*) полевок, полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) и темной полевки (*M. agrestis*), малой лесной (*Apodemus uralensis*), азиатской лесной (*Ap. penninsulae*) и полевой (*Ap. agrarius*) мышей, мыши-малютки (*Micromys minutus*) и обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) [3]. Более того, причастность различных видов мелких млекопитающих к поддержанию цикла циркуляции боррелий установлена лишь для некоторых природных очагов ИКБ в южной лесостепи Прииртышья (Западная Сибирь), южно-таежных лесов Западного Урала и хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока [5, 11, 12, 13, 14, 15].

В обзоре Р.Л. Наумова и И.С. Васильевой [16] обозначен ряд вопросов, решение которых во многом может способствовать пониманию механизмов взаимодействия представителей комплекса *B. burgdorferi* s.l., клещей-переносчиков и теплокровных животных. В их числе сезонные изменения, происходящие в течение лета в популяциях клещей и мелких млекопитающих, которые могут быть ключом к выявлению факторов, определяющих уровень риска заражения людей. Вместе тем, сезонная динамика развития эпизоотического процесса ИКБ у резервуарных хозяев остается очень слабо изученной, в том числе и в природных очагах инфекции на юге Западной Сибири.

Таким образом, цель нашего исследования заключается в выявлении основных видов мелких млекопитающих, поддерживающих циркуляцию боррелий в природных очагах ИКБ на территории северной лесостепи Приобья, и изучении сезонной динамики зараженности возбудителями резервуарных хозяев и паразитирующих на них клещей-переносчиков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали с мая по август 2000-2002 гг. на участке стационарных наблюдений в окрестностях Новосибирского Академгородка, который расположен на границе северной лесостепи и подтаежных лесов [17]. Массивы осиново-березовых и березово-сосновых лесов, примыкающие со всех сторон к жилым кварталам Академгородка, используются как лесопарк и подвержены интенсивной рекреационной нагрузке [18]. По мере удаления от Академгородка степень рекреационной деградации уменьшается, но подстилка и травостой в той или иной степени нарушены повсеместно.

Отлов мелких млекопитающих проводили в стандартные 50-метровые канавки с пятью цилиндрами и в ловушко–линии [19, 20]. Проверку ловчих канавок осуществляли ежедневно с 8-00 до 9-00 с начала июня по конец августа. Линии из 20 живоловок, выставившихся с интервалом 10 м на двое суток, проверяли ежедневно утром с 8-00 до 9-00 и вечером с 19-00 до 20-00 с начала мая по конец августа. В каждом из пунктов отлова линию живоловок выставляли один раз в месяц. Всего отработано около 5,5 тыс. цилиндров и 2,5 тыс. ловушко -суток.

Личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* собирали при паразитологическом осмотре мелких млекопитающих. Пойманных зверьков помещали в полотняные мешочки, доставляли в полевую лабораторию и проводили осмотр на эктопаразитов по общепринятой методике [21, 22, 23]. У каждой особи при вскрытии определяли: вид, пол, возраст, генеративное состояние.

Напитавшихся на еже таежных клещей собирали следующим образом: животное помещали в клетку с решетчатым дном, которая была установлена над кюветой с водой, чтобы предотвратить расползание отпавших клещей. Сбор клещей проводили ежедневно с 9-00 до 10-00 до полного отпадения напитавшихся паразитов. Собранных со зверьков клещей хранили в пластиковых пробирках, которые помещали в холодильник (+ 6°C) до исследования. Срок хранения не превышал 48 часов. Всего осмотрено 253 зверька

20-и видов, с которых собрано и исследовано на боррелий 285 личинок и 113 нимф таежного клеща.

В качестве основного показателя, характеризующего пораженность хозяев личинками и нимфами, использован индекс обилия (ИО) (среднее число клещей в пересчете на одного зверька) [24]. Индикацию боррелий в клещах осуществляли микроскопированием фиксированных препаратов в проходящем свете или витальных препаратов в темном поле при общем увеличении $\times 800$ [25, 26]. При обнаружении боррелий подсчитывали их общее количество в 250 полях зрения.

Численность спирохет *B. burgdorferi* s.l., выявленных в клещах, оценена с использованием индекса встречаемости [24]. Всего за период исследований просмотрено 258 фиксированных и 127 витальных препаратов из частично напивавшихся личинок, 115 фиксированных и 57 витальных препаратов из частично или полностью напивавшихся нимф.

На наличие ДНК боррелий исследованы три вида мелких млекопитающих (обыкновенная бурозубка, полевая мышь и красная полевка). Пробы тканей брали в стерильных условиях у зверьков, отловленных живыми, не позднее чем через 30 мин после забоя. Органы помещали в стерильные пробирки типа Eppendorf и хранили при -70°C до исследования. Для выделения ДНК использовали кусочки тканей ушных раковин размером 4×4 мм и весь мочевой пузырь.

Для выделения ДНК образцы инкубировали в растворе 4М гуанидин-тиоцианата при температуре $+55^{\circ}\text{C}$ в течение 60 мин. Далее проводили фенольно-хлороформную депротеинизацию, после чего суммарное количество ДНК осаждали в течение ночи под 96% этанолом при -20°C . Полученные осадки растворяли в 100–150 мкл бидистиллированной воды в течение ночи при $+4^{\circ}\text{C}$.

Выявление специфической ДНК *B. burgdorferi* s.l. в клещах и пробах тканей мелких млекопитающих проведено с помощью прямой полимеразной цепной реакции (ПЦР) по Д. Постик с соавт. [27] с некоторыми изменениями

[28, 29, 30]. В качестве положительного контроля в ПЦР использована ДНК *B. burgdorferi sensu stricto* (штамм B31), любезно предоставленная профессором F.C. Cabello (New Your Medical College, Valhalla, NY, США), в качестве отрицательного контроля - бидистиллированная вода. Амплификация проведена в многоканальном амплификаторе «Терцик» (НПО МолБио, Москва). Результаты ПЦР проанализированы по флюоресценции интеркалированного в ДНК бромистого этидия после электрофореза в 2% агарозном геле в 1×TBE (50мМ трис-боратный буфер, pH 8,3, 1мМ ЭДТА) при 25⁰С и напряженности электрического поля 5-7 В/см. Всего проанализировано 276 изолятов от 138 зверьков.

Показатели зараженности личинок и нимф, снятых с отдельных видов зверьков и уровни зараженности обыкновенной бурозубки, полевой мыши и красной полевки были близки и достоверно не различались, поэтому для анализа сезонных изменений и динамики зараженности мелких млекопитающих использованы суммарные показатели по этим видам.

Оценка достоверности различий показателей зараженности проведена по t-критерию для выборочных долей [31, 32]. Поскольку распределение клещей на зверьках отличалось от модели нормального распределения, достоверность различий средних величин (индексов обилия) оценивали с использованием непараметрического критерия Манн-Уитни [33].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пораженность различных видов мелких и средних млекопитающих преимагинальными фазами таежного клеща. В районе работ зарегистрировано 24 вида мелких млекопитающих, на подавляющем большинстве которых отмечено паразитирование преимагинальных фаз развития таежного клеща. Фоновыми видами являются красная полевка, полевка-экономка, мышь-малютка (*Micromys minutus*), обыкновенная и малая (*S. minutus*) бурозубки [34].

За период исследований выявлено паразитирование личинок таежного клеща *I. persulcatus* на 21 виде мелких и средних млекопитающих, а паразитирование нимф – на 18 видах. По уровню пораженности личинками и нимфами мелкие насекомоядные резко отличаются от большинства видов лесных грызунов. На большинстве видов бурозубок, а также на водяной куторе (*Neomys fodiens*) и сибирской белозубке (*Crocidura sibirica*) обилие личинок, как правило, не превышает 1 (ИО от 0,1 до 0,8), а обилие нимф крайне низко (0,01 до 0,05). Для большинства видов мышей и полевок обилие личинок (0,7 до 4,0) и нимф (0,1 до 0,6) приблизительно в 5-10 раз выше. С более крупных по размеру видов грызунов и насекомоядных, к которым относятся обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), обыкновенный бурундук (*Tamias sibiricus*) и белогрудый еж (*Erinaceus concolor*) было снято больше паразитировавших нимф, чем личинок.

Среди мелких млекопитающих высокой пораженностью преимагинальными фазами таежного клеща характеризуются красная полевка и лесная мышовка, на которых отмечены максимальные показатели обилия личинок и нимф. Кроме того, по уровню обилия нимф выделялись узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) и полевка-экономка. В северной лесостепи Приобья основными прокормителями личинок таежного клеща является обыкновенная бурозубка (от 9 до 51% всех прокормленных мелкими млекопитающими клещей этой фазы развития) и красная полевка (от 6 до 33%). К числу основных прокормителей нимф относятся красная полевка, лесная мышовка и полевка-экономка. Эти виды постоянно доминируют в сообществе мелких млекопитающих, для многих из них характерна высокая пораженность преимагинальными фазами клещей.

Таким образом, преимагинальные фазы таежного клеща паразитируют на подавляющем большинстве видов мелких и средних млекопитающих, населяющих лесные местообитания в районе исследований. В сообществах мелких млекопитающих наибольшее обилие личинок и нимф характерно для

доминирующих в лесных местообитаниях видов грызунов - красной полевки и лесной мышовки.

Встречаемость зараженных боррелиями личинок и нимф таежного клеща на различных видах и демографических группах мелких млекопитающих. На зараженность *B. burgdorferi* s.l. исследованы личинки таежного клеща, снятые с 18 видов зверьков (табл. 1). В целом, процент зараженных клещей этой фазы развития составил $6,3 \pm 1,4\%$. Боррелии обнаружены в личинках, паразитировавших на 9 видах зверьков: обыкновенной и средней бурозубках, обыкновенной мышовке, полевой мыши, красной, красно-серой, рыжей и узкочерепной полевках, а также на белогрудом еже.

Таблица 1.

Встречаемость ($\% \pm SE$) зараженных боррелиями личинок и нимф таежного клеща *I. persulcatus* на различных видах мелких и средних млекопитающих.

№	Вид	Осмотрено зверьков	Личинки	Нимфы
1.	<i>Sorex araneus</i>	18	$5,8 \pm 3,2$ (52)*	0 (6)
2.	<i>S. caecutiens</i>	13	$9,1 \pm 8,7$ (11)	0 (3)
3.	<i>S. minutus</i>	9	0 (9)	0 (2)
4.	<i>Crocidura sibirica</i>	5	0 (5)	0 (2)
5.	<i>Neomys fodiens</i>	3	0 (2)	$50,0 \pm 50,0$ (2)
6.	<i>Sicista betulina</i>	25	$5,7 \pm 3,9$ (35)	$10,0 \pm 9,5$ (10)
7.	<i>Apodemus agrarius</i>	19	$11,1 \pm 7,4$ (18)	$16,7 \pm 15,2$ (6)
8.	<i>Ap. penninsulae</i>	3	0 (4)	-
9.	<i>Micromys minutus</i>	1	0 (1)	-
10.	<i>Rattus norvegicus</i>	1	-	0 (1)
11.	<i>Cricetus cricetus</i>	1	-	0 (1)
12.	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	24	$3,8 \pm 3,7$ (26)	$11,1 \pm 10,5$ (9)
13.	<i>Cl. glareolus</i>	20	$14,3 \pm 5,9$ (35)	0 (4)
14.	<i>Cl. rutilus</i>	45	$3,7 \pm 2,6$ (54)	$13,5 \pm 5,6$ (37)

15.	<i>Microtus gregalis</i>	3	50,0±50,0 (2)	20,0±17,9 (5)
16.	<i>M. oeconomus</i>	1	0 (1)	0 (1)
17.	<i>M. agrestis</i>	15	0 (16)	11,1±10,5 (9)
18.	<i>M. rossomeridionalis</i>	13	0 (11)	16,7±15,2 (6)
19.	<i>Tamias sibiricus</i>	3	0 (1)	0 (5)
20.	<i>Erinaceus concolor</i>	1	50,0±50,0 (2)	75,0±21,6 (4)
	Всего	253	6,3±1,4 (285)	13,3±3,2 (113)

* Примечание: в скобках приведено число исследованных клещей.

Для перечисленных выше видов зверьков процент зараженных боррелиями личинок варьировал от 3,7±2,6% (красная полевка) до 14,3±5,9% (рыжая полевка). Однако, различия встречаемости зараженных личинок, паразитировавших на отдельных видах хозяев, не были достоверными.

На зараженность боррелиями исследованы нимфы, снятые с 18 видов мелких и средних млекопитающих (см. табл. 1). Общий процент зараженных нимф составил 13,3±3,2, что достоверно выше аналогичного показателя для личинок ($p < 0,05$). Паразитирование зараженных боррелиями нимф отмечено на 9 видах зверьков - водяной куторе, лесной мышовке, полевой мыши, красно-серой, красной, узкочерепной, темной и восточноевропейской (*M. rossomeridionalis*) полевок и белогрудом еже. Для нимф, паразитировавших на красной полевке, показатель зараженности составил 13,5±5,6% и был приблизительно таким же, как и для всех исследованных клещей этой фазы.

Анализ распределения зараженных личинок и нимф, паразитировавших на зверьках, показал, что самцы-сеголетки, принимающие участие в размножении, заражают личинок таежного клеща чаще, чем перезимовавшие самцы. Максимальный процент зараженных личинок (21,2±7,1%, $n=33$) отмечен на самцах-сеголетках, принимающих участие в размножении. Этот показатель достоверно выше доли зараженных личинок, снятых с перезимовавших самцов (6,2±2,7%, $n=80$, $p < 0,05$). Вместе с тем, сравнительная оценка уровней зараженности личинок, паразитирующих на самцах и самках этих

двух демографических групп, не выявила достоверных различий, связанных с полом, возрастом и генеративным состоянием зверьков. Процент зараженных личинок, снятых с половозрелых зверьков и зверьков, не участвующих в размножении, не различался ($10,6 \pm 2,9\%$, $n=113$ и $7,2 \pm 3,1\%$, $n=69$, соответственно).

Зараженность боррелиями фоновых видов мелких млекопитающих. Для исследования на зараженность *B. burgdorferi* s.l. были выбраны три фоновых вида мелких млекопитающих, принадлежащих к различным таксонам и различавшихся по уровню обилия личинок и нимф таежного клеща: обыкновенная бурозубка, полевая мышь и красная полевка. Специфическая ДНК боррелий выявлена у 27 ($19,6 \pm 3,4\%$) из 138 исследованных зверьков (табл. 2). ДНК боррелий обнаружена в $16,6 \pm 3,2\%$ проб, выделенных из тканей ушных раковин, и $10,9 \pm 2,7\%$ проб, выделенных из тканей мочевого пузыря. У $6,5 \pm 2,0\%$ зверьков ДНК возбудителя выявлена одновременно в пробах из тканей ушных раковин и мочевого пузыря.

Таблица 2.

Частота выявления специфической ДНК *B. burgdorferi* s.l. у фоновых видов мелких млекопитающих и пораженность зверьков клещами-переносчиками

Вид	Выявлено зараженных боррелиями, % $\pm$ SE (n)*			Обилие преимагинальных фаз <i>I. persulcatus</i> , M $\pm$ SD (n)**	
	ушные раковины	мочевые пузыри	всего	личинки	нимфы

<i>Sorex araneus</i>	12,9±6,4 (31)	3,2±3,2 (31)	12,1±5,7 (31)	0,3±0,8 (350)	0,01±0,1 (350)
<i>Apodemus agrarius</i>	12,9±6,4 (31)	12,9±6,4 (31)	15,6±6,4 (31)	1,3±3,0 (103)	0,03±0,2 (103)
<i>Clethrionomys rutilus</i>	21,0±4,7 (76)	14,5±4,0 (76)	24,3±5,0 (76)	4,4±7,9 (145)	0,3±0,8 (145)
Всего	16,7±3,2 (138)	10,9±2,7 (138)	19,6±3,4 (138)	1,5±4,4 (598)	0,1±0,4 (598)

* - SE – ошибка доли, n – количество исследованных зверьков.

** - M – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение, n – количество осмотренных зверьков.

Изменения зараженности боррелиями личинок и нимф таежного клеща в ходе летнего сезона и динамика эпизоотического процесса у мелких млекопитающих. Тенденции изменений зараженности были сходными для личинок и нимф (табл. 3). От июня к июлю процент зараженных клещей обеих фаз развития, снятых со зверьков, увеличился приблизительно в 2 раза. Вместе с тем, в августе зараженных личинок и нимф на зверьках обнаружено не было.

Таблица 3.

Встречаемость (%±SE) зараженных боррелиями личинок и нимф таежного клеща на мелких млекопитающих в ходе летнего сезона (данные световой микроскопии).

Месяц	Личинки	Нимфы
Май	0 (1)	0 (2)
Июнь	4,4±2,1 (91)	10,0±4,2 (50)

Июль	9,3±2,4 (151)	20,8±5,9 (48)
Август	0 (42)	0 (13)

Общая зараженность зверьков с мая по июль была приблизительно одинаковой – от 16,4 до 21,2% (табл. 4), а доля зверьков, у которых специфическая ДНК *B. burgdorferi* s.l. выявлялась в пробах из ушных раковин, была максимальной в мае, постепенно снижаясь к июлю.

Таблица 4.

Сезонные изменения зараженности боррелиями мелких млекопитающих (по данным ПЦР) и их пораженности преимагинальными фазами таежного клеща.

Месяц	Выявлено зараженных боррелиями, %±SE (n)		Обилие преимагинальных фаз <i>I. persulcatus</i> , M±SD (n)	
	ушные раковины	мочевые пузыри	личинки	нимфы
Май	21,2±9,3 (19)	0 (19)	2,6±5,0 (17)	0,4±0,7 (17)
Июнь	11,5±4,1 (59)	6,6±3,2 (61)	3,5±7,8 (138)	0,2±0,8 (138)
Июль	8,2±3,5 (60)	13,1±4,3 (61)	1,3±3,1 (195)	0,05±0,3 (195)

В противоположность этому, ни у одного из мелких млекопитающих, отловленных в мае, ДНК боррелий не была обнаружена в пробах из мочевого

пузыря. В июне отмечены первые зверьки, у которых боррелии присутствовали во внутренних органах, а в июле их процент был самым высоким за период наблюдений. Сравнение показало, что в мае и в июле распределение изолятов ДНК боррелий среди положительных проб из тканей ушных раковин и мочевого пузыря достоверно различалось ($\chi^2=4,65$; d.f.=1; $p<0,05$). Снижение доли грызунов и насекомоядных, у которых боррелий выявляли в пробах тканей из ушных раковин, наблюдалось от мая к июлю, параллельно уменьшению обилия личинок и нимф таежного клеща. Одновременно с этим увеличивался процент зверьков, у которых ДНК боррелий детектировали в пробах из мочевого пузыря.

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку клещи-переносчики практически не передают *B. burgdorferi* s.l. трансовариально, очевидно, что подавляющее большинство инфицированных личинок, снятых со зверьков, получили возбудителей при питании на зараженных хозяевах. По данным литературы, зараженность голодных личинок клещей рода *Ixodes* в природе обычно не превышает 1-2% [35, 36]. Установлено также, что трансовариальный путь передачи боррелий у таежного клеща не оказывает существенного влияния на зараженность всех последующих фаз развития переносчика [37]. Выявленная в ходе исследования тенденция к увеличению уровня зараженности боррелиями по ходу развития известна для ряда видов клещей–переносчиков [38, 39]. Предполагается, что такое увеличение обусловлено высокой эффективностью трансфазовой передачи боррелий, в результате чего при каждом питании на зараженном хозяине происходит накопление возбудителя [40].

Зараженные боррелиями личинки и нимфы были сняты нами с большей части видов исследованных зверьков. По-видимому, все эти виды насекомоядных и грызунов способны передавать боррелий преимагинальным фазам развития таежного клеща. Следует особо отметить, что в районе наших работ зараженные клещи были обнаружены на лесной мышовке и белогру-

дом еже – видах, не упоминавшихся ранее в литературе в качестве резервуарных хозяев боррелий. Обыкновенный еж (*Erinaceus europaeus*), вид, близкородственный белогрудому ежу, известен как хозяин боррелий в Западной Европе [41, 42]. Лесная мышовка и белогрудый еж характеризуются высокими показателями обилия личинок и нимф таежного клеща, зверьки живут в природе несколько лет и впадают в зимнюю спячку. Вполне вероятно, что эти виды вовлечены в циклы циркуляции возбудителей ИКБ и способны эффективно заражать паразитирующих на них клещей.

Известно, что в популяциях мелких грызунов самцы, принимающие участие в размножении, прокармливают значительно больше личинок и нимф таежного клеща по сравнению с самками и неполовозрелыми сеголетками [43, 44, 45]. Считается, что подавление иммунитета и обострение инфекционных болезней свойственно именно самцам, активно участвующим в размножении [46, 47, 48, 49]. Анализ наших данных по зараженности личинок, снятых с самок и самцов обеих возрастных групп, не выявил достоверных отличий. Это, в свою очередь, позволяет предполагать об одинаковой степени участия зверьков разного пола в инфицировании паразитирующих на них клещей, независимо от уровня их пораженности личинками и нимфами.

Исследования на зараженность боррелиями рыжей и красной полевки, полевки-экономки и обыкновенной бурозубки в природных очагах ИКБ южно-таежных лесов Предуралья, проводившиеся методом посева проб тканей на питательную среду BSK, показали, что в подавляющем большинстве случаев возбудители выделяются из тканей ушных раковин и лишь пятая часть – из мочевых пузырей [5]. В противоположность этому, в Южной Германии, где в природе на зверьках паразитируют клещи *I. ricinus*, с помощью прямой ПЦР-детекции *B. burgdorferi* s.l. у мелких лесных грызунов достоверно чаще выявляли в пробах из мочевого пузыря, чем в пробах из ушных раковин [6]. При этом у 43,3% зараженных зверьков ДНК боррелий детектировали и в тех и в других пробах одновременно [6]. По-видимому, частота обнаружения боррелий во внутренних органах резервуарных хозяев, сильно варьирует в

зависимости от места исследования, сроков сбора материала и чувствительности метода выявления возбудителей.

Специфическая ДНК боррелий выявляется в пробах из мочевого пузыря при развитии у зверьков генерализованной (системной) инфекции, когда возбудители, распространившись по организму с кровотоком, проникают во внутренние органы. По-видимому, в организме животных, у которых ДНК боррелий обнаружена только в пробах ушных раковин, системная инфекция либо еще не развилась, либо концентрация возбудителей во внутренних органах ниже порога чувствительности метода. С некоторой долей условности такая фаза инфекции может быть отнесена к начальной, при которой возбудители локализованы только в базальном и сосочковом слоях эпидермиса.

По данным оценок, выполненных с помощью прямого ПЦР-детектирования, общая зараженность четырех видов грызунов в Южной Германии составила 50% [6]. Приблизительно такой же общий показатель зараженности грызунов и насекомоядных приводится для южно-таежных лесов Предуралья (51,8%) [5] и для южной лесостепи Прииртышья (47,9%) [14]. В северной лесостепи Приобья общая зараженность зверьков значительно ниже, что согласуется с невысокой зараженностью имаго таежных клещей [30].

Согласно имеющимся в литературе сведениям, на большей части европейской территории России рыжие полевки являются основными резервуарными хозяевами боррелий. Восточнее эта роль переходит к другим представителям рода *Clethrionomys* – красной и красно-серой полевым [3, 50].

Поскольку эффективность трансвариальной передачи боррелий крайне низка, считается, что основная роль в заражении мелких млекопитающих принадлежит нимфам. В среднем, обилие нимф на полевых мышах и обыкновенных бурозубках в 10-30 раз меньше, чем на красных полевках. Однако, процент зараженных боррелиями полевых мышей и обыкновенных бурозубок всего лишь в 1,6-2 раза ниже, чем процент зараженных красных полевок. Таким образом, прямая связь между уровнями обилия нимф и зара-

женностью для исследованных видов мелких млекопитающих не прослеживается.

Нимфы таежного клеща крайне редко паразитируют на мелких лесных землеройках, в частности, на обыкновенных бурозубках [51]. Вместе с тем, при микроскопических исследованиях мазков крови и мазков-отпечатков внутренних органов обыкновенных бурозубок выявляли спирохетоподобные микроорганизмы [15, 52, 53]. От этого вида насекомоядных были получены изоляты боррелий, принадлежность которых к комплексу *B. burgdorferi* s.l. была подтверждена в непрямой реакции иммунной флуоресценции (нРИФ) или с помощью молекулярно-генетических методов [3, 13]. В этой связи закономерен вопрос о путях заражения этих насекомоядных боррелиями. Вполне вероятно, что заражение бурозубок все же осуществляется личинками. Однако, данное объяснение не согласуется с тем, что на настоящий момент известно о трансвариальной передаче возбудителей ИКБ у таежного клеща [37]. Очевидно, что для выяснения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования.

По нашим данным, максимальный процент зараженных боррелиями личинок и нимф, паразитировавших на зверьках, приходится на июль, тогда как сезонный пик обилия клещей отмечается в конце мая и июне. Следовательно, сезонный максимум зараженности сдвинут приблизительно на месяц позже по сравнению с сезонным максимумом обилия клещей. Это согласуется с материалами наблюдений за популяцией рыжих полевок в Южной Швеции, которые показали, что зверьки наиболее эффективно заражают паразитирующих на них личинок *I. ricinus* через один-два месяца после сезонного пика обилия клещей [54, 55]. Напротив, в природных очагах ИКБ в Новгородской области не было отмечено сезонных изменений уровня зараженности личинок и нимф *I. persulcatus*, который был крайне высок и на протяжении всего периода активности клещей составлял 100% [53].

Вполне вероятно, что зарегистрированное нами увеличение частоты встречаемости зараженных личинок от июня к июлю, наблюдавшееся вслед

за пиком обилия переносчиков, обусловлено ростом доли в популяциях хозяев инфицированных боррелиями зверьков, способных передавать их питающимся личинкам и нимфам. Возможно, что снижение зараженности личинок в августе связано с тем, что в этот период в популяциях хозяев преобладают зверьки-сеголетки поздних генераций, которые практически не контактируют с нимфами клещей и, как следствие этого, инфицированы в значительно меньшей степени.

В районе наших исследований снижение доли грызунов и насекомоядных, у которых выявлены боррелии в пробах тканей из ушных раковин, наблюдалось от мая к июлю, параллельно уменьшению обилия личинок и нимф таежного клеща. Одновременно с этим увеличивался процент зверьков, у которых ДНК боррелий детектировали в пробах из мочевого пузыря. Аналогичное увеличение частоты выявления генерализованной инфекции у мелких млекопитающих наблюдалось в июле и начале августа при выделении возбудителей из проб внутренних органов на искусственную питательную среду в Прииртышье [13] и при микроскопировании мазков крови и отпечатков внутренних органов в Новгородской обл. [53]. Следовательно, при использовании различных методов были отмечены сходные тенденции к увеличению доли зверьков с системной инфекцией к середине летнего сезона, которое следует за сезонным пиком обилия клещей.

Существование большого интервала между сезонными максимумами зараженности зверьков боррелиями и обилия клещей может быть объяснено длительными сроками развития генерализованной инфекции, которая у мелких грызунов выявляется не ранее чем через две-четыре недели после первоначального заражения [56,57,58].

Известно, что передача боррелий от зараженных клещей к незараженным может осуществляться при питании из общего очага воспаления [59,60]. Однако эксперименты на лабораторных мышах показали, что вероятность такой передачи крайне низка [61]. Клещи наиболее эффективно заражаются при наличии у хозяев генерализованной инфекции: приблизительно

через 2-4 недели после первоначальной инокуляции боррелий такие зверьки передают возбудителей практически всем переносчикам [40,57,62]. Весьма вероятно, что описанные выше изменения зараженности боррелиями паразитирующих на зверьках личинок и нимф, обусловлены тем, что доля мелких млекопитающих с генерализованной инфекцией нарастает к середине лета, следовательно, возрастает и интенсивность передачи от резервуарных хозяев переносчикам.

Судя по приведенным выше данным, максимальная интенсивность передачи возбудителей ИКБ по нисходящей (от зараженных переносчиков незараженным резервуарным хозяевам) и по восходящей (от зараженных хозяев незараженным клещам) ветвям цепи циркуляции приходится на разные периоды летнего сезона. Циркуляция по нисходящей ветви преобладает на пике обилия паразитирующих клещей, а по восходящей – приблизительно на 4 недели позже, в период, когда у большинства зараженных зверьков развивается генерализованная инфекция.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В северной лесостепи Приобья паразитирование зараженных возбудителями ИКБ личинок или нимф таежного клеща отмечено на 12 из 18 исследованных видов мелких млекопитающих. Общая зараженность боррелиями мелких грызунов и насекомоядных составляет около 20%. Несмотря на значимые различия в уровне обилия личинок и нимф таежного клеща на фоновых видах зверьков, специфическая ДНК *B. burgdorferi* s.l. обнаруживается у обыкновенной бурозубки, полевой мыши и красной полевки приблизительно с одинаковой частотой. Судя по уровню зараженности личинок, паразитирующих на зверьках, наибольший вклад в передачу боррелий переносчиками осуществляют половозрелые самцы сеголетки.

Анализ сезонной динамики обилия личинок и нимф на зверьках, их зараженности боррелиями, а также изменений соотношения мелких млекопитающих с начальной и генерализованной формами инфекции дает основания

считать, что в начале сезона паразитирования клещей преобладает передача возбудителей от переносчиков резервуарным хозяевам, а в конце этого сезона – доминирует передача от хозяев переносчикам.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Centers for Disease Control and Prevention Morbid. Mortal. Weekly Rep.*, 1999, 48: 36, 36-43.
2. S.O'Connell, M. Granstrom, J. S. Gray et al., *Zentbl. Bakteriол.*, 1998, 287: 3, 229-240.
3. Э.И. Коренберг, Н.Б. Горелова, Ю.В. Ковалевский, *Паразитология*, 2002, 36: 3, 177-191.
4. И.И. Алыпova, Э.И. Коренберг, Н.Н. Воробьева, *Мед. паразитол. и паразитар. болезни*, 2002, 1, 37-40.
5. Н.Б. Горелова, Э.И. Коренберг., Д. Постик, Ю.В. Ковалевский, Мат. Меж-регион. науч.-практ. конф., 16-17 октября 2001, Омск, 121-123.
6. T.N. Petney, D. Hassler, M. Bruckner, M. Maiwald, *J. Clin. Microbiol.*, 1996, 34: 5, 1310-1312.
7. K. Miyamoto, Y. Sato, K. Okada et al., *Acta. Trop.*, 1997, 30: 1, 43-51.
8. P.F. Humair, L. Gern, *Acta Trop.*, 1998, 69: 3, 213-227.
9. P.F. Humair, D. Postic, R. Wallich, L. Gern, *Zentralbl. Bakteriол.*, 1998, 287: 4, 521-538.
10. B. Pichon, B. Gilot, C. Perez-Eid, *Eur. J. Epidemiol.*, 2000, 16: 9, 869-873.
11. Э.И. Коренберг, Н.Б. Горелова, Д. Постик, *Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол.*, 1997, 6, 36-38.
12. Y. Sato, K. Miyamoto, A. Iwaki et al., *Appl. and Environ. Microbiol.*, 1996, 62: 10, 3887-3889.
13. А.А. Матущенко, В.С. Венедиктов, В.В. Якименко, А.К. Танцев, *Журнал инфекц. патологии*, 1996, 3: 4, 37-39.
14. С.А. Рудакова, А.А. Матущенко, Н.К. Токаревич, Клещевые боррелиозы. Мат. науч.-практ. конф., 19-21 ноября 2002, Ижевск, 252-254.

15. Ю.С. Калягин, К.С. Зубко, Мат. Междунар. совещ., 6-7 февраля 2003, Москва, 148.
16. Р.Л. Наумов, И.С. Васильева, *Мед. паразитол. и паразитар. болезни*, 2001, 4, 38-42.
17. А.В. Куминова, Растительность Приобья и ее хозяйственное использование, Новосибирск, Наука, 1973.
18. В.И. Телегин, *Изв. СО АН СССР, Серия. биол.*, 1971, 5, 58-66.
19. Н.П. Наумов, Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии, М., Медгиз., 1955, 9, 179-202.
20. Н.И. Калабухов, В.В. Раевский, *Вестник микроб., эпидем. и паразитол.*, Саратов, 1933, 12: 1, 67-73.
21. Н.Г. Брегетова, Клеши грызунов фауны СССР, М.—Л., изд-во АН СССР, 1955.
22. З.М. Жмаева, А.А. Земская, Е.Г. Шлугер, Методы изучения природных очагов болезней человека, М., Медицина, 1964.
23. Временная программа наблюдений за состоянием природных очагов клещевого энцефалита и методические указания по ее выполнению (для областных, краевых, и республиканских санитарно-эпидемиологических станций) М., 1986.
24. В.Н. Беклемишев, Биоценологические основы сравнительной паразитологии, М., Наука, 1970.
25. Ю.В. Ковалевский, В.Н. Крючечников, Э.И. Коренберг, *Мед. паразитол. и паразитар. болезни*, 1988, 5, 75-77.
26. Ю.В. Ковалевский, Э.И. Коренберг, Т.В. Кутлина, О.А. Устинова, *Мед. паразитол. и паразитар. болезни*, 1996, 4, 18-21.
27. D. Postic, M.V. Assous, P.A.D. Grimont., G. Baranton, *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1994, 44: 4, 743-752.
28. Н.Н. Ливанова, А.К. Добротворский, И.Д. Иванов и др. Мат. Межрегион. науч.-практич. конф., 16-17 октября 2001, Омск, 107-108.

29. А.К. Добротворский, В.Н. Бахвалова, Н.Н. Ливанова и др., Клещевые боррелиозы. Мат. науч.–практ. конф., 19-21 ноября 2002, Ижевск, 126-129.
30. O.V. Morozova, A.K. Dobrotvorsky, N.N. Livanova et al., *J. Clin. Microbiol.*, 2002, 40: 4, 3802-3804.
31. Г.Ф. Лакин, Биометрия, М., Высшая школа, 1980.
32. Н.А. Плохинский, Алгоритмы биометрии, М., Изд-во МГУ, 1980.
33. R.R. Sokal, F.J. Rohlf, *Biometry*, 2nd. ed., Freeman, San Francisco, 1981.
34. Пространственно-временная динамика животного населения. Птицы и мелкие млекопитающие, Новосибирск, Наука, 1985.
35. L.A. Magnarelli, J.F. Anderson, D. Fish, *J. Infect. Dis.*, 1987, 156: 1, 234-236.
36. E. Zhioua, D. Postic, F. Rodhain, C. Perez-Eid, *J. Med. Entomol.*, 1996, 33: 4, 694-697.
37. В.В. Нефедова, Э.И. Коренберг, Н.Б. Горелова и др., Клещевые боррелиозы. Мат. науч.–практ. конф. 19-21 ноября 2002, Ижевск, 212-214.
38. И.С. Васильева, Р.Л. Наумов, *Acarina*, 1996, 4: 1-2, 53-75.
39. Н.Б. Горелова, Ю.В. Ковалевский, Э.И. Коренберг, Д. Постик, VII Акарологическое совещание, 28-30 сентября, 1999, С-Петербург, 21-22.
40. Р.Л. Наумов, И.С. Васильева, В.П. Гутова, А.С. Ершова, *Паразитология*, 1998, 32: 5, 412-421.
41. J.S. Gray, O. Kahl, C. Janetski-Mittman et al., *Exp. Appl. Acarol.*, 1994, 18: 8, 485-491.
42. L. Gern, E. Rouvinez, L.N. Toutoungi, E. Godfroid, *Folia Parasitol.*, 1997, 44: 4, 309-314.
43. И.С. Васильева, Л.П. Никифоров, Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге, М., Медицина, 1968, 168-167.
44. В.В. Лабзин, Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение, Л., Наука, 1985, 291-307.

45. В.Н. Бахвалова, О.В. Морозова, В.А. Матвеева и др., *Паразитология*, 2003, 37: 1, 18-30.
46. A.J. Bredley, I.R. McDonald, A.K. Lee, *Gen. Comp. Endocr.*, 1980, 40, 188-200.
47. A.J. Bredley, *Ibid.*, 1987, 67, 85-100.
48. A.K. Lee, I.R. McDonald, *Oxford Review of Reproductive Biology*, Oxford, Oxford Univ. Press, 1985, 261-304.
49. Р.Л. Лохмиллер, М.П. Мошкин, *Сиб. Экол. Журн.*, 1999, 1, 37-58.
50. Н.Б. Горелова, Э.И. Коренберг, Ю.В. Ковалевский, Клещевые боррелиозы. Мат. науч.-практич. конф. 19-21 ноября 2002, Ижевск, 105-108.
51. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение, Л., Наука, 1985.
52. Л.А. Григорьева, *Паразитология*, 1996, 30: 5, 422-429.
53. Л.А. Григорьева, К.А. Третьяков, *Паразитология*, 1998, 32: 5, 458-460.
54. L. Talleklint, T.G.T. Jaenson, T.N. Mather, *J. Med. Entomol.*, 1993, 30: 1, 273-276.
55. L. Talleklint, T.G.T. Jaenson, *J. Wildlife Dis.*, 1995, 31: 4, 537-540.
56. J. Piesman, *Int. J. Parasitol.*, 1988, 18: 5, 687-689.
57. C.M. Shih, R.J. Pollack, S.R. Telford 3rd, A. Spielman, *J. Infect. Dis.*, 1992, 166: 4, 827-831.
58. L. Gern, U.E. Schaible, M.M. Simon, *J. Infect. Dis.*, 1993, 167: 4, 971-975.
59. L. Gern, O. Rais, *J. Med. Entomol.*, 1996, 33: 1, 189-192.
60. Y. Sato, M. Nakao, *J. Parasitol.*, 1997, 83: 3, 547-550.
61. D. Richter, S. Endepols, A. Olenbusch et al., *Emerg. Infect. Dis.*, 2002, 5: 2, 291-296.
62. J.C. Donahue, J. Piesman, A. Spielman, *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 1987, 36: 1, 92-96.