

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭТОЛОГИИ ПАСТБИЩНЫХ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODIDAE) ПРИ ПОИСКЕ И НАПАДЕНИИ НА ПРОКОРМИТЕЛЕЙ

Работа выполнена при поддержке гранта № РНП. 2.1.1.7515.

Полевые исследования поведения иксодовых клещей показали, что в аридных условиях активный тип нападения у клещей *H. asiaticum* сформировался для быстрого обнаружения прокормителя и максимального сокращения времени нахождения вне укрытий. Они визуально обнаруживают потенциального прокормителя и, ориентируясь по солнцу, кратчайшим путем прибегают к нему. Клещи родов *Dermacentor* и *Ixodes*, обитающие в менее жарких и более влажных условиях, используют пассивный тип нападения, ожидая прокормителей на растениях. Они воспринимают исходящие от них химические сигналы, при этом не обладают способностью тонкого распознавания жертвы и могут поведенчески реагировать на неспецифические запахи. Эти клещи способны активно перемещаться по земле в сторону периодических запаховых сигналов, исходящих с мест регулярного перемещения человека и животных.

Иксодовые клещи являются хранителями и переносчиками болезнетворных микроорганизмов многих природно-очаговых заболеваний. Как эктопаразиты они причиняют значительный вред многим животным, угнетая их развитие и снижая упитанность. В азиатской части России и СНГ наибольшее значение имеют пастбищные клещи следующих родов: *Ixodes*, *Dermacentor* и *Hyalomma*. Обитают они, соответственно, в таежной, степной и пустынной климатических зонах. Исследованию их биологии посвящена обширная литература. В то же время изучению поведения клещей при поиске и нападении на прокормителей уделяется недостаточное внимание. Имеются лишь отрывочные сведения о некоторых элементах поведения отдельных видов клещей. Определенные наблюдения в полевых условиях проведены П.И. Мариковским [1, 2], Б.И. Померанцевым, Г.В. Сердюковой [3], Ю.С. Балашовым [4], П.Г. Хижинским [5], в лабораторных – С.А. Леоновичем [6], А.К. Добротворским и др. [7, 8] и другими учеными, но полевые эксперименты практически не проводились.

По нашему мнению, лабораторные опыты не достаточно информативны, так как зачастую искажают картину природного поведения, и, по сути, исследуются артефакты. Простые наблюдения в природе обычно позволяют интерпретировать поведенческие реакции слишком неоднозначно. Лишь эксперименты, поставленные на клещах в условиях их естественных местобитаний, позволяют полностью раскрыть механизмы, выявить стимулы, обеспечивающие те или иные поведенческие реакции.

Нами проведены многочисленные специальные, поведенческие эксперименты с наиболее массовыми видами клещей, обитающими в разных климатических зонах. Иксодовый клещ *Hyalomma asiaticum asiaticum* P. Sch. et E. Schl., 1929 в большом количестве обитает на пустынных и полупустынных пастбищах азиатской части СНГ. Клещ *Dermacentor niveus* Neum., 1897 (*D. daghestanicus*) в массе встречается по поймам рек, протекающих по полупустыням Казахстана. У таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch., 1930 ареал обитания охватывает всю лесную зону России, но наиболее многочисленный он в таежной зоне.

Применение оригинальных методик, суть которых состоит в выпуске клещей, имеющих активный способ нападения, на определенном расстоянии от привлекающего объекта, и в дистантном наблюдении за их

реакцией, а также метод изоляции одной из рецепторных систем у подопытных иксодид. Для клещей с пассивным нападением применяли метод их концентрации на небольшом специально подготовленном участке местности и метод дистантного наблюдения с подветренной стороны на расстоянии 10–15 м с помощью зрительной трубы ЗРТ-457. Для обработки полученных результатов применяли стандартные методы статистической обработки. Изучение особенностей поведения названных видов иксодид позволило однозначно определить природу сигналов, по которым они обнаруживают присутствие потенциальных прокормителей, выявить рецепторные системы, воспринимающие их [9–13].

В данной статье обобщены результаты ранее проведенных полевых экспериментов; на основе этого определены значения экологических условий для становления у пастбищных иксодовых клещей того или иного способа нападения на прокормителя и развития соответствующих рецепторных систем для восприятия информации, исходящей от животного.

Поведение иксодид, направленное на сохранение и продление активного периода жизни

Как и большинство животных, клещи имеют характерные для каждого вида температурный оптимум и относительную влажность окружающего воздуха. Наши исследования показали, что клещи имеют ограниченное время активности, по истечении которого они перестают реагировать на стимулы, исходящие от потенциального прокормителя, и уходят в укрытия или подстилку, где впадают в неактивное состояние [13]. Этот поведенческий акт является общим для всех исследованных видов независимо от экологических условий обитания, хотя выделен С.А. Леоновичем [14] в особую программу поведения – «уход в укрытие» – только для клещей с пассивным способом нападения. Данная программа обусловлена снижением количества влаги в организме до определенного уровня, при котором дальнейшая активность может привести к необратимым изменениям и гибели от обезвоживания, так как потеря 30% ее общего количества приводит к гибели [15]. Значительное количество воды теряется клещами во время нахождения их в активной фазе, когда они ищут прокормителя, и несколько меньше – при пассивном ожидании его на растительности. Неизбежное ее уменьшение связано с не-

прерывно происходящими метаболическими процессами [16 и др.]. Особенно быстро уменьшается количество воды при движении клещей [17].

Пастбищные виды иксодовых клещей, которые ведут наземный, активный образ жизни, для того, чтобы избежать иссушения, должны обладать чувствительной системой, способной оценивать количество влаги в организме. При приближении ее запаса к критическому уровню клещи обязаны соответственно менять мотивы поведения. Например, прекращать преследование жертвы (клещи рода *Hyalomma*) и начинать поиск укрытия. Поэтому у клещей *H. as. asiaticum*, обитающих в аридной зоне (пустыни и полупустыни), как установлено нами, время активного поиска прокормителя и нападения на него ограничено десятками минут. За этот период они способны преодолеть максимум 100 м, а чаще 60–80 м, после чего у них происходит смена мотива поведения. Они перестают реагировать на прокормителя и начинают поиск укрытия, где впадают в неактивное состояние [13].

Клещи с подстерегающим типом нападения (рода *Ixodes* и *Dermacentor*) тоже уходят с места ожидания прокормителя [10, 13, 14]. Вид *I. persulcatus* хотя и обитает в лесной зоне, где относительная влажность воздуха несравненно выше, чем в пустыне, всячески избегает прямых солнечных лучей, находясь на растениях во время ожидания прокормителя. Тем не менее, наши прямые наблюдения показывают, что они находятся на самых удобных местах ожидания не постоянно даже при дневном затенении [11, 18, 19]. Они периодически меняют его, даже при отсутствии каких либо влияний со стороны теплокровных. Кроме того, эти клещи через определенный период (от 1 до 6 сут) обязательно уходят на поверхность почвы, где, перемещаясь, находят места повышенной влажности в подстилке и там проводят длительное время (от 1 до 10 сут), не реагируя на потенциальных прокормителей. В связи с этим в наших опытах мы обычно повторно отлавливали клещей после длительного периода, прошедшего с момента их мечения при первой поимке [18]. В опыте по привлечению клещей альтернативными сигналами к тропам [10] пребывание клещей в неактивном состоянии в подстилке привело к тому, что по окончании эксперимента только часть особей (107 из 275, выпущенных на опытную площадку) была найдена на поверхности. Остальные клещи находились в подстилке, где их найти практически невозможно. Вынос их за пределы экспериментальной площадки дикими животными был маловероятен благодаря специальным мерам. Неоднократные вертикальные миграции таежного клеща в подстилку и обратно регистрировали и другие исследователи, такие как П.Г. Хижинский [5], Е.А. Арумова [20] и др. У клеща *I. ricinus* L., 1758 также наблюдаются вертикальные миграции с растений в подстилку и обратно [21, 22].

Самые долгоживущие клещи рода *Dermacentor*, вероятно, тоже не могут бесконечно долго находиться на растениях в ожидании хозяина и периодически спускаются с растений для нахождения мест повышенной влажности в подстилке. Регулярные вертикальные миграции этих клещей наблюдали W.D. McEnroe,

M.A. McEnroe [23], A.S. Robertson et al. [24], Н.М. Окулова [25], М.Я. Рухкян [26] и др.

Таким образом, можно считать установленным, что у клещей с активным способом нападения запас влаги в организме обеспечивает активный поиск и преследование жертвы в течение немногих десятков минут за один цикл активности. Иксодиды с подстерегающим способом нападения способны оставаться активными намного дольше: одни в течение нескольких суток (*Ixodes*), другие неделю и более (*Dermacentor*), при этом продолжительность активного периода определяется скоростью потери влаги их организмом.

Становление поведения пастбищных иксодид, обитающих в различных экологических условиях

Проведенные полевые исследования поведения иксодовых клещей, обитающих в разных климатических зонах, показало, что каждый из исследованных видов в соответствии с экологическими условиями приобрел определенный набор поведенческих актов и способен реализовывать их, ориентируясь по стимулам, исходящим от потенциальных прокормителей.

У клещей рода *Hyalomma* в ходе эволюции сформировался активный способ нападения на прокормителя с использованием органов зрения как ведущей рецепторной системы. Наши эксперименты показали, что клещи реагируют на любой объект, выделяющийся на фоне местности. Большинство из них визуально обнаруживают и целенаправленно бегут к человеку с расстояния 3–4 м, а некоторые особи – с 9 м ($p > 0,99$), в то время как по запаху (при изоляции глаз) они могут его обнаружить с расстояния 10–20 см.

Нами установлено [13], что для обнаружения объекта клещами *H. asiaticum* наибольшее значение имеет уровень его контрастности по сравнению с фоном местности и угловой размер, под которым он виден с точки их ориентации. Переход на зрительное восприятие прокормителя дает возможность клещам рода *Hyalomma* значительно сократить время поиска источника пищи, так как зрительная рецепция позволяет более надежно определить наличие прокормителя на расстояниях быстрой досягаемости крупного животного. Установленная нами способность этого вида иксодид ориентироваться по солнцу [9, 13] позволяет им максимально сокращать путь к цели. Благодаря морфологическим особенностям они способны быстро передвигаться, а редкая растительность пустынь этому способствует. Сочетание особенностей их поведения и способности оценивать уровень влаги в организме позволяет данным клещам выживать в сухих условиях при низкой относительной влажности воздуха, избегать перегрева под палящими лучами солнца днем и находить прокормителя при невысокой плотности крупных диких животных. Несмотря на то, что большую часть жизни они проводят в укрытиях, где выше влажность воздуха и ниже температура, они способны уловить приближение прокормителя по микросотрясению земли, вызываемому идущими животными. На это указывают наши опыты, в которых легкие удары по земле камнем вызвали появление новых клещей у макета.

Кроме того, они способны активироваться под воздействием запаха жертвы и выбегать из укрытий, когда потенциальный прокормитель находится относительно близко, что тоже позволяет уменьшать время нахождения на поверхности. Инфракрасное излучение не используется клещами для ориентации на прокормителя.

У клещей, обитающих в более влажных условиях (р. *Dermacentor*), где на поверхности почвы имеется довольно густой растительный покров, в ходе эволюции выработался иной способ нападения на прокормителя – подстерегающий (пассивный). Морфологические особенности этих клещей не способствуют быстрому передвижению (более короткие конечности по сравнению с *Hyalomma*). В связи с этим быстрое перемещение клещей по поверхности земли с целью максимально быстрого попадания на прокормителя невозможно, что заставило их перейти на иной метод обнаружения прокормителя (по химическому сигналу, исходящему от животного) при пассивном ожидании его приближения. Для ожидания прокормителя эти клещи стали подниматься на растительность, где располагаются на краевых листьях, стеблях высокотравной растительности, веточках кустарников и т.п., чтобы при зацеплении за хозяина сразу попасть на его тело. Одновременно с этим у них произошло значительное увеличение чувствительности органа хеморецепции. Клещи рода *Dermacentor* стали способны улавливать запах животного с большого расстояния, измеряемого 10 и более метрами [19]. Роль имеющихся у них глаз ограничена, но они способны воспринимать резкое падение освещенности, что может при определенных условиях обеспечивать подготовку к зацеплению за прокормителя.

Клещи рода *Ixodes* не имеют глаз, поэтому изначально используют для ориентации на прокормителя органы хеморецепции. Некоторые представители этого рода (*I. persulcatus*, *I. pavlovskiyi*, *I. ricinus*), как и клещи рода *Dermacentor*, для ожидания прокормителя поднимаются на растительность, но менее высокую, обычно на высоту 30–60 см. Несмотря на пассивное ожидание, время нахождения клещей вне укрытий ограничено из-за постепенной потери влаги организмом, хотя на уровне травяного покрова влажность воздуха несколько выше, чем над ним [22]. В связи с этим клещи обязательно опускаются на поверхность почвы, где в подстилке находят места высокой влажности воздуха и у них происходит восстановление количества влаги в организме [17].

Пассивное ожидание хозяина у клещей родов *Ixodes* и *Dermacentor* сочетается с активным поиском мест наиболее вероятной встречи с прокормителем. Для этого они совершают, находясь в активном состоянии, горизонтальные миграции. В своих экспериментах с *I. persulcatus* нам удалось показать, что данные клещи способны относительно точно перемещаться в сторону источника эпизодического запаха одиночного человека, не реагируя при этом на вибрацию почвы, при этом инфракрасное излучение от тепловых имми не улавливается [10, 27]. Скорость передвижения составляет, в среднем, согласно нашим расчетам, около 20 см/сут. На ровных площадках у клещей рода *Ixodes* она составляет от 3,6 до 23,8 см/мин. Представители

рода *Dermacentor* перемещаются со скоростью 36,4–39,2 см/мин [28]. Направленное перемещение и концентрацию этих клещей у троп и лесных дорог, без точного установления улавливаемого сигнала и скорости перемещения, наблюдали такие исследователи, как Б.И. Померанцев, Г.В. Сердюкова [3], Ю.С. Балашов [4] и др.

Кроме активного перемещения в сторону троп и дорог, клещи совершают регулярные вертикальные перемещения во время ожидания прокормителя. Особенно активен в этом отношении таежный клещ. Этот вид клещей, находясь в активном состоянии, обязательно меняет место своего расположения даже в отсутствии привлекающего стимула, что приводит к сокращению продолжительности цикла ожидания прокормителя, но увеличивает вероятность встречи с половым партнером в природе. Наши наблюдения и специальные эксперименты в естественных местах его обитания показали, что радиус половой феромонной коммуникации у них составляет 1–2 см, а половой феромон выделяет самка. Поэтому частые перемещения (обычно на одном месте они находятся в среднем 1 сут, редко более) способствуют повышению вероятности случайной встречи с половым партнером либо в месте ожидания на растении, либо на поверхности земли при перемещении на новое место. Дистантные наблюдения показали, что активный клещ при движении по поверхности земли, при отсутствии запахового влияния, поднимается на любое возвышение, любой стебель растения, которое он задевает своей постоянно размахивающей первой парой ног. В связи с этим их движение в абсолютном, прямолинейном выражении к цели чрезвычайно замедляется. Следует отметить, что таежный клещ реагирует на вертикальные (возвышающиеся над землей) объекты, только когда он находится в активном состоянии. Клещи, испытывающие дефицит влаги и ищущие места для ее восполнения, на вертикальные объекты не реагируют.

Для всех клещей родов *Dermacentor* и *Ixodes* необходимым условием их выживания является наличие на поверхности почвы скопления растительных остатков, т.е. подстилки, где поддерживается, согласно исследованию F. Gigon [22], высокая влажность на уровне 90% и выше. Клещи рода *Ixodes* очень чувствительны к наличию подстилки на поверхности почвы, поэтому таежный клещ отсутствует на покосах и выпасах, где подстилка не накапливается. Несмотря на это он может обитать там около зарослей кустарников, где опад сохраняется и постоянно накапливается. Клещи выживают там, несмотря на то, что солнечная инсоляция около кустарников лишь несколько меньше, чем в центре поляны. Концентрация имаго клещей вдоль опушек лесных массивов, отмечаемая рядом исследователей [29 и др.], тоже, вероятно, связана с тем, что там имеется значительный, сохраняющийся и накапливающийся лиственный опад. Он позволяет не только выживать активным имаго, но также создает условия для прохождения развития преимагинальных стадий, опавшим после насыщения с мелких млекопитающих, которые всегда концентрируются по опушкам.

Решающая роль подстилки в сохранении жизни клещей рода *Ixodes* выявлена нами при определении

заселенности клещами городских парков, садов, скверов и других антропогенно нарушенных ландшафтов. В последнее время появилось достаточно много сведений о наличии клещей на территориях городов России и некоторых европейских стран [30–32 и др.]. Наши исследования показали, что для того, чтобы клещи смогли прижиться на территории парка и поддерживать свою численность, необходимым условием является наличие подстилки. Без нее они не могут выжить, так как стереотип поведения клещей заставит их долго искать места повышенной влажности, т.е. подстилку, а это связано с очень большой потерей влаги, и, следовательно, ведет к гибели от иссушения. В г. Томске клещей нет в тех парках, садах, скверах, где ежегодно убирается растительный опад или случаются регулярные весенние палы. При этом только густая трава и плотный древостой не могут обеспечить выживаемость таежного клеща без наличия на земле проминающейся под ногами подстилки.

Проведенные исследования поведения представителей 3 родов пастбищных иксодовых клещей показали, что у всех иксодид имеется особый поведенческий акт, направленный на сохранение жизни, и запускается он при уменьшении запаса влаги в организме клеща. Наличие такой поведенческой программы (уход в укрытие) ранее выявлялось только для клещей с пассивным типом нападения [14]. Все виды иксодовых клещей обладают способностью восприятия температурного и влажностного градиентов воздуха окружающей среды и умеют ориентироваться по ним. Запускается этот комплекс поведенческих реакций, по-видимому, рецепторами, реагирующими на снижение количества влаги в организме до определенного безопасного уровня. При этом, независимо от того, в каком состоянии находится клещ (активном или пассивном), у него блокируется реакция на прокормителя и начинается ориентационное поведение на поиск мест повышенной влажности. У клещей становится положительным гео- и гигротропизм, и все ориентационное поведение направлено на достижение прохладных и влажных мест. Жизнеобеспечивающий комплекс поведенческих реакций запускается неоднократно в течение жизни имагинальной стадии.

Все другие ориентационные реакции или программы поведения направлены на обеспечение попадания на прокормителя. Запускаться они могут по-разному. Но их запуск возможен при условии, если запас влаги в орга-

низме выше определенного уровня, который обеспечивает клещу возможность некоторое время находиться вне укрытия и двигаться. После запуска процесса активации клещи выходят из укрытий и дальнейший набор поведенческих реакций зависит от свойственного виду типа нападения. Поведение всегда связано с условиями обитания и отражает уровень приспособленности клещей. У подстерегающих видов он включает ориентацию по температуре, влажности, реакциям отрицательного гео-, фототропизма и другим абиотическим факторам независимо от присутствия хозяина. По этим стимулам клещи передвигаются и поднимаются на растения на специфическую для вида высоту. В этот момент у них высокая чувствительность на химические вещества, входящие в так называемый запах прокормителя. Слабые и мощные специфические химические стимулы могут влиять на направление перемещения клеща, находящегося на земле. В результате этого у них проявляется более или менее направленный вектор движения к источнику запаха и они концентрируются вдоль лесных троп и дорог. Но скорость перемещения в реальных условиях невысока, хотя абсолютная их скорость движения, измеренная в лабораторных условиях или на ровных искусственных площадках, значительно выше.

Активация у клещей, имеющих активный способ нападения, не всегда связана с выходом из укрытий. Это объясняется тем, что в условиях аридной зоны, где обитают представители рода *Hyalomma*, выход из укрытия сопряжен с большим риском подвергнуться тепловому воздействию солнца и сухому воздуху, что может вызвать значительные потери влаги. Поэтому чаще всего клещи покидают укрытия, у них запускается комплекс поведенческих актов, связанных с поиском и нападением на прокормителя, когда они своей рецепторной системой воспримут либо сотрясение почвы, либо запаховые сигналы от животного.

Таким образом, проведенное исследование поведения иксодовых клещей, обитающих в разных климатических зонах, показало, что экологические условия определяют их поведение, а развитие соответствующей рецепторной системы обеспечивает ориентацию клещей по стимулам, исходящим от потенциальных прокормителей. При этом для продления активной жизни имаго у них сформировалась сходная программа поведения, обеспечивающая нахождение укрытий для восстановления запаса влаги в их организме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мариковский П.И. Об активности иксодовых клещей // Сообщения Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР. Владивосток, 1959. Вып. 11. С. 150–151.
2. Мариковский П.И. Членистоногие – индикаторы биологической радиации мозга человека // Вестник АН Каз. ССР. 1970. № 6. С. 28–31.
3. Померанцев Б.И., Сердюкова Г.В. Экологические наблюдения над клещами сем. Иксодиде – переносчиками весенне-летнего энцефалита на Дальнем Востоке // Паразитология. 1948. Вып. 9. С. 47–67.
4. Балаиов Ю.С. К вопросу об активных горизонтальных перемещениях таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1958. № 4. С. 481–484.
5. Хижинский П.Г. Активация, численность и продолжительность активной жизни клещей *Ixodes persulcatus* в лесах Красноярского края // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1963. № 1. С. 6–13.
6. Леонович С.А. Этология таежного клеща *Ixodes persulcatus* в период весенней активности // Паразитология. 1989. № 1. С. 11–19.
7. Добротворский А.К., Ткачев А.В., Деменкова Л.И. Исследование репеллентной активности некоторых веществ растительного происхождения по отношению к таежному клещу // Известия СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989а. № 2. С. 62–70.
8. Добротворский А.К., Ткачев А.В., Панкрушина Н.А. Привлекающее действие экскретов на голодных имаго клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Acarina, Ixodoidea) // Известия СО АН СССР. 1989. № 2. С. 81–86.
9. Плеханов Г.Ф., Курясова В.В., Трофимов Л.Г., Романенко В.Н. Поведение клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. при поиске объектов питания // Этология насекомых и клещей. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1977. С. 87–108.

10. Романенко В.Н. Роль химических и вибрационных стимулов в привлечении клещей *Ixodes persulcatus* к тропам // Ориентация насекомых и клещей. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 124–127.
12. Романенко В.Н. Возможности химической коммуникации у таежного клеща // Ориентация членистоногих. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1991. С. 83–87.
13. Романенко В.Н. Поведение иксодовых клещей как один из способов адаптации к условиям обитания // Вестник Томского государственного университета. 2003. № 8. Приложение. С. 179–183.
14. Леонович С.А. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука, 2005. 235 с.
15. Балашиов Ю.С. Водный баланс и поведение *Hyalomma asiaticum* в пустыне // Зоол. журн. 1960. № 7. С. 1023–1031.
16. Needham G.R., Teel P.D. Off-host physiological ecology of ixodid ticks // Ann. Rev. Entomol. 1991. Vol. 36. P. 659–681.
17. Knülle W., Rudolph D. Humidity relationships and water balance of ticks // Physiology of tick. Oxford etc., 1982. P. 43–70.
18. Романенко В.Н. Повторный вылов таежных клещей на постоянных маршрутах // Паразитология. 1988. № 3. С. 261–263.
19. Романенко В.Н. Поведенческая реакция клещей *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae) на запах человека // Зоол. журн. 2006. № 11. С. 1382–1385.
20. Арумова Е.А. Продолжительность активной жизни имаго *Ixodes persulcatus* разных генераций и сезонные изменения состава их популяций // Мед. парзитол. и паразитарн. болезни. 1983. № 3. С. 18–20.
21. Лутта Ф.С., Шульман Р.Е. Влияние микроклиматических условий луга и леса на выживаемость и активность *Ixodes ricinus* // Зоол. журн. 1958. № 12. С. 1813–1822.
22. Gigon F. Biologie d'*Ixodes ricinus* L. sur le Plateau Suisse. Neufchatel, 1985. 238 p.
23. McEnroe W.D., McEnroe M.A. Questing behaviour in the adult American dog tick *Dermacentor variabilis* Say (Acarina: Ixodidae) // Acarologia. 1973. Vol. 15. P. 37–42.
24. Robertson A.S. et al. The ecology and behaviour of the star tick (Acarina: Ixodidae). 6. Response of unified adults to certain environmental parameters // J. Med. Entomol. 1975. Vol. 12, № 5. P. 525–529.
25. Окулова Н.М. Вертикальные и горизонтальные перемещения иксодовых клещей в лесу в зависимости от температуры и влажности воздуха // Экология. 1978. № 2. С. 44–48.
26. Рухьян М.Я. Вертикальные перемещения голодных имаго клеща *Dermacentor marginatus* // Паразитология. 1987. № 5. С. 680–683.
27. Романенко В.Н. Реакция таежного клеща на конвекционные тепловые потоки и инфракрасное излучение (Ixodidae) // Паразитология. 1985. № 3. С. 186–189.
28. Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах: На примере природных очагов клещевого энцефалита. М.: Наука, 1986. 248 с.
29. Чильдебавев М.К. Особенности размещения тугайного клеща *Dermacentor daghestanicum* Ol. (Parasitiformes, Ixodidae) в урочище Бартогой // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. 1985. Т. 42. С. 202–205.
30. Vauch R.J. Faunistisch-ökologische Untersuchungen über *Ixodes ricinus* im Stadtgebiet von Leipzig // Appl. Parasitol. Berlin e. a., 1972. S. 303–308.
31. Антыкова Е.О. и др. Иксодовые клещи (Acarina, Ixodidae), клещевой энцефалит, клещевой боррелиоз Лайма на территории города Санкт-Петербурга // Проблемы энтомологии в России. 1998. № 1. С. 22.
32. Федоров В.Г. и др. Иксодовые клещи в Омске и пригородах. Экологический анализ // Зоогигиена, профилактика и терапия болезней сельскохозяйственных мелких домашних животных. Новосибирск, 1999. С. 31–32.

Статья представлена кафедрой зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Томского государственного университета, поступила в научную редакцию «Биологические науки» 17 ноября 2006 г., принята к печати 24 ноября 2006 г.