

ОГЛЯДОВА СТАТТЯ

doi: 10.33249/2663-2144-2019-84-11-121-129

UDC 595.42:591.5:616.98–036.22

ECOLOGICAL FEATURES, DISTRIBUTION AND EPIDEMIOLOGICAL SIGNIFICANCE OF FAMILY IXODIDAE TICKS

L. Fedonyuk, I. Pryvrotska, O. Rujytska

e-mail: pryvrotskaib@tdmu.edu.ua

Horbachevsky Ternopil National Medical University Ministry of Health of Ukraine
1, Maydan Voli, Ternopil, 46001, Ukraine

The hard-bodied ticks of the Ixodidae family are harmful blood-sucking animals and humans ectoparasites, as well as pathogens carriers, including tick-borne encephalitis and Lyme borreliosis. Their prevalence is extremely important in the Western region of Ukraine. Significant increasing of ticks incidence require protective proceeding.

Therefore, the purpose of study is to analyze over the last decade scholars reports, regarding the Ixodidae ticks biological and ecological features, the patterns of their biotopic distribution, epidemiological and medical significance.

Reports analysis has shown that all stages of ticks highly dependent on three major natural factors: temperature, humidity and presence of nutrients. In May – June and August – September these factors are the most favorable. It has been found that behavioral responses of the perception of abiotic factors play a prominent role in ensuring the life cycle of Ixodidae ticks. These reactions also lead to the prolongation of their seasonal activity in the climate change observed in the world and Ukraine. Moreover, the adaptive responses of ticks are related to the infection level by various pathogens that modify gene expression, affecting the ticks metabolism and contributing to the resistance of these arthropods to adverse environmental conditions.

The prevalence of ticks is affected by the host density including rodents, other wild mammals and dogs, which has a particular effect on the Lyme-borreliosis incidence. Distinctive importance in the pathogens transmission is nymphs and imago, and there are multiple pathogens combinations, which in turn duration affects, course and prognosis of human diseases. Both the time of tick feeding and the bacteria strains has an impact on potency of the host borrelia infection in natural conditions.

The larvae epidemiological status is ambiguous and require further study, moreover study of the tick salivary glands microbiotic components is favored.

Key words: Ixodidae family ticks, ecological features, epidemiology, nymphs, imago.

ІКСОДОВІ КЛІЩІ: ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ, ПОШИРЕННЯ ТА ЕПІДЕМІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ

Л. Я. Федонюк, І. Б. Привроцька, О. Ю. Ружицька

e-mail: pryvrotskaib@tdmu.edu.ua

Тернопільський національний медичний університет
ім. І. Я. Горбачевського МОЗ України
майдан Волі, 1, Тернопіль, 46001, Україна

Кліщі родини Ixodidae – є небезпечними кровосисними ектопаразитами тварин і людини, а також переносниками збудників хвороб, у тому числі кліщового енцефаліту та Лайм бореліозу, а їх поширеність є особливо актуальною для Західного регіону України. Значне зростання захворюваності та поширеність кліщів вимагає ефективних заходів впливу.

Тому метою нашої роботи було проаналізувати літературні джерела за останню декаду щодо біологічних та екологічних особливостей іксодових кліщів, закономірностей їх біотопічного поширення, їх епідеміологічного та медичного значення.

Як свідчать дані літератури, щільність німф та імаго іксодових кліщів особливо зростає в травні

– червні та у серпні – вересні, що є найсприятливішими періодами впливу факторів довкілля – температури повітря, вологості та наявності хазяїна. Встановлено, що визначальну роль у забезпеченні життєвого циклу іксодових кліщів відіграють поведінкові реакції, що спрямовані на сприйняття абіотичних факторів. Ці реакції й обумовлюють подовження їх сезонної активності в умовах зміни клімату, що спостерігається у світі та Україні, зокрема. Поряд із цим, адаптаційні реакції кліщів пов'язані з рівнем їх інфікування різними збудниками, які модифікують експресію генів, впливаючи на метаболізм кліща та сприяючи підвищенню стійкості цих тварин до несприятливих умов довкілля.

На поширеність кліщів впливає щільність хазяїв–живителів, до яких належать гризуни, інші дикі ссавці та собаки, що має особливий вплив на стан захворюваності у людей Лайм-бореліозом. Особливе значення у передачі збудників хвороб мають німфи та імаго кліщів родини *Ixodidae*, причому спостерігаються множинні поєднання збудників у тілі кліща, що, у свою чергу, впливає на тривалість, перебіг та прогноз захворювання у людини. На ефективність зараження хазяїна бореліями у природних умовах впливає не тільки час живлення кліща, а і штами бактерій.

Епідеміологічний стан личинок не є таким однозначним і потребує подальшого вивчення, а також особливий інтерес становить дослідження мікробіоти слинних залоз кліща.

Ключові слова: іксодові кліщі, екологічні особливості, епідеміологія, німфи, імаго.

Вступ

Іксодові кліщі (родина *Ixodidae* ряд *Parasitiformes*) представляють собою відносно невелику, таксономічно ізольовану групу кліщів – облігатних кровосисних членистоногих, високоспецифічних паразитів наземних хребетних, в основному ссавців і птахів. Світова фауна цих членистоногих налічує близько 700 видів, які відносяться до 2 підродин і 14 родів, а фауна України представлена понад 50 видами. Кліщі родини *Ixodidae*, будучи кровосисними ектопаразитами тварин і людини, є одночасно переносниками багатьох збудників вірусних, рикетсіозних, бактеріальних, мікозних і протозойних хвороб в якості компонентів стійких природних вогнищ інфекцій.

Коло збудників, які передаються іксодовими кліщами, постійно розширюється – достатньо привести в якості прикладу кліщовий бореліоз (хвороба Лайма), який вперше виявили в кінці 1980-х років у США, що згодом поширився територіями північної Америки, а згодом зареєстрований на території Європи та Азії. Протягом останніх років спостерігається тенденція до збільшення ураження кліщовим енцефалітом та Лайм бореліозом на території України, у тому числі Західного регіону, що розташований у лісостеповій зоні та у зоні мішаних лісів, для якої характерне достатнє зволоження та оптимальна для циркуляції збудника температура зовнішнього середовища.

Постійний інтерес до вивчення іксодових

кліщів і значна кількість наукових публікацій, які присвячені різноманітним аспектам їх морфології, фізіології, біології, пояснюється їх значним епідеміологічним значенням.

Матеріали та методи

Метою роботи було проаналізувати дані літератури щодо поширеності кліщів родини *Ixodidae* як компонентів природно-вогнищевих захворювань людини та тварин. Завданням дослідження було вивчення та співставлення екологічних особливостей *I. ricinus*, *I. persulcatus*, їх поведінкових реакцій, особливостей біотопічного поширення, біологічних закономірностей, їх епідеміологічного та медичного значення.

Для досліджень використовували літературні джерела за останні 10 років.

Результати досліджень та обговорення

Відомо, що основними складовими природного вогнища зоонозу є такі: 1) збудник, 2) тварини-резервуари, 3) переносник, 4) просторове «вмістилище вогнища», 5) сприятливі екологічні умови. Кліщі у видовому комплексі "*Ixodes ricinus*" поширені переважно у регіонах із помірним кліматом. Чотири із них переносять більшу частину патогенів, а саме: *Ixodes pacificus* в основному виявляється уздовж тихоокеанського узбережжя Сполучених Штатів Америки; *Ixodes scapularis* – на північному сході, на півдні США; *Ixodes ricinus* – по всій Європі, частині північної Африки, Туреччини та Кавказу; *Ixodes persulcatus*

розповсюджений на території північно-західної Росії та Тихоокеанського узбережжя Азії.

Дослідженнями останніх років встановлено, що збудники змінюють поведінку членистоногих переносників через збільшення кількості укусів, зменшення часу кровосання, довший життєвий цикл. Не став виключенням і *I. ricinus*, адже пошук хазяїна має вирішальне значення для будь-якого гематофага – представника членистоногих. Тому кліщі, такі як *I. Ricinus*, мають додаткову потребу, що керує їх поведінкою і життєвим циклом – збереження їх водного балансу, адже їх паразитарне життя дуже коротке (три кровосання, кожне з яких відбувається протягом декількох днів) у порівнянні з їх тривалістю життя протягом багатьох років у середовищі існування. У пошуках певних видів хазяїна, яких він відрізняє за CO₂, летючими речовинами (запахом) (Berret & Voordouw, 2015) кліщі, що знаходяться у несприятливих умовах вологості, раптово переривають пошуки та спускаються у ґрунтову підстилку для регідратації, що знижує шанси кліща знайти хазяїна (Herrmann & Gern, 2015). *I. ricinus*, як і інші наземні членистоногі, залежні від вологості та потребують підтримання свого водного балансу на рівні від 86 % до 96%. Якщо відносна вологість нижче цього порогу, існує необхідність мінімізувати втрату води і максимально активно використовувати водяну пару з атмосфери. Особливо вразливі личинки кліщів у порівнянні із німфами, тоді як дорослі форми менш вразливі до вологи, ніж німфи. Нижча стійкість до зневоднення спостерігається в незрілих стадіях розвитку кліщів у порівнянні з дорослими особинами, що, ймовірно, пов'язано з їх меншим розміром, нижчим вмістом води та більшою площею поверхні до об'єму, що викликає пропорційно більшу втрату води, ніж у дорослих особин.

Перебуваючи в різних екологічних умовах, кожен вид кліщів набув у ході еволюції свій комплекс адаптацій, який дозволяє йому, з одного боку, успішно пристосуватися до конкретних місць проживання, а з іншого – успішно знаходити хазяїна. Деякі етапи поведінки є загальними для всіх видів іксодових кліщів незалежно від умов проживання. Одним з таких етапів є «повернення в укриття» для захисту від несприятливих умов навколишнього середовища, який виділений для кліщів із пасивним і активним

способом нападу, і має особливу програму пошукової поведінки.

Як і більшість тварин, кліщі мають характерний для виду температурний оптимум і режим вологості навколишнього повітря. При цьому, останній є найважливішим регулюючим фактором (McClure & Diuk-Wasse, 2019).

Найбільша кількість води кліщами втрачається під час перебування їх в активній фазі, коли вони шукають хазяїна, і дещо менше – при пасивному очікуванні хазяїна на рослинах. У цей час запаси води в організмі неминуче зменшуються, так як йдуть метаболічні процеси, які пов'язані з витрачанням її запасів (Rosendale et al, 2017). У них відбувається, хоч і невелике, випаровування води через покриви і дихальця, незважаючи на те, що кутикула є досить хорошим ізолятором.

Тому кліщі мають обмежений час активності, після закінчення якого вони перестають реагувати на стимули, які виходять від хазяїна, і йдуть в укриття або підстилку. Перебуваючи у сховищі, у кліщів відбувається поповнення запасів вологи в організмі, яку вони беруть з навколишнього більш вологого повітря. За рахунок особливих речовин, що знаходяться в слинних залозах іксодид, відбувається активне поглинання парів води і переведення її в структури організму.

Кліщі роду *Ixodes* не мають очей, тому вони спочатку використовують для орієнтації на хазяїна лише органи хеморецепції, як найбільш перешкодостійкі в біотопах із багатим рослинним покривом. Деякі представники цього роду (*I. persulcatus*, *I. ricinus*) для очікування хазяїна піднімаються на невисокі рослини. Пасивне очікування хазяїна у цих кліщів поєднується з активним пошуком місць, де ймовірність зустрічі з ним вища. Для цього кліщі здійснюють горизонтальні міграції, керуючись слабкими хімічними сигналами, що виходять з місць регулярного проходження тварин, і залишковим запахом, що залишається на стежках і лісових дорогах (VAN Duijvendijk et al, 2016). Іксодові кліщі здатні точно пересуватись у бік джерела епізодичного запаху, не реагуючи, при цьому, на вібрацію ґрунту, викликану тваринами, які рухаються.

Вирішальна роль підстилки в збереженні життя кліщів роду *Ixodes* виявлена також при визначенні заселення кліщами міських парків, садів і скверів, де, щоб прижитися і підтримати

свою чисельність, необхідною умовою є наявність підстилки.

Основну роль в забезпеченні життєвого циклу іксодид відіграє поведінка дорослих фаз. Вона спрямована на збереження життя імаго і забезпечення можливості ембріонального та постембріонального розвитку виду. Поведінка завжди пов'язана з умовами проживання і відображає рівень пристосованості кліщів. Без розвитку поведінкових адаптацій, спрямованих, крім того, на забезпечення закономірної зустрічі паразита з господарем, всі інші перетворення є неможливими.

Таким чином, всі види іксодових кліщів мають набір поведінкових актів і володіють відповідною орієнтаційною реакцією, яка спрямована на сприйняття та орієнтацію за температурним градієнтом та вологості повітря навколишнього середовища (реакція на абіотичні фактори).

Енергетичні потреби кліщів всіх стадій розвитку забезпечуються кров'ю хребетних. Дослідженнями встановлено, що основним компонентом крові є білки (до 95 %), більшість їх конвертується у формі ліпідів і зберігається у епітеліальних клітинах, середній кишці, та дифузно у різних внутрішніх органах кліща. Доведено, що кліщі у посушливих умовах використовують удвічі більшу кількість ліпідів, ніж ті, що живуть в умовах більшої вологості середовища. Однак, як показано дослідженнями (Romashchenko et al.; 2012), німфи *I. scapularis* та *I. persulcatus*, інфіковані бореліями, є менш чутливими до нестачі вологи, ніж неінфіковані.

Поряд з цим, температура повітря теж є визначальним фактором активності кліщів. Так, дослідженнями виявлено, що *I. ricinus* зазвичай є активним у лютому–березні та вересні–жовтні, а у більш південніших регіонах у квітні–травні [Remesar et al., 2019], що залежить від температури. Навесні *I. ricinus* є активним, коли середньодобова температура коливається від 7° до 24°C, тоді як у літні місяці активність спадає. Отже, температура, вологість, та тривалість фотоперіоду визначає тривалість та якість життя кліща.

Протягом останніх десятиліть у світі відмічаються значні кліматичні зміни, які, у свою чергу, визначають географічне поширення іксодових кліщів. Висока температура повітря навесні та восени продовжує вегетаційний період

і сезон, під час якого розвивається *I. ricinus*, а також продовжується активність хребетних, що є живителями кліщів, а це дає можливість кліщам займати більші території, що, можливо, пов'язано із значною здатністю до фенотипових змін різних поколінь кліщів. У той же час, на територіях, де поширені іксодові кліщі, зміни кліматичних умов дозволяють продовжувати сезонну активність за рахунок м'яких зим.

Адаптація іксодових кліщів до умов середовища пов'язана також із їхньою інфікованістю вірусами та бактеріями. Так, останніми дослідженнями було продемонстровано, що *I. scapularis*, інфікований *A. phagocytophilum* має більші шанси вижити у середовищі із нижчими температурами, оскільки *A. phagocytophilum* індукуює синтез глікопротеїнів, що виконують функцію антифризу та захищають кліща від дії низьких температур, інгібує апоптоз клітин кліщів, сприяючи зростанню інфікування кліща, однак, не впливає на процес їх живлення та розмноження (De la Fuente et al., 2016). Також відомо, що інфіковані бореліями та вірусом енцефаліту *I. ricinus* та *I. scapularis* краще виживають за умов високих температур та знижених вологості (Cabezas-Cruz et al., 2017). Механізм цих змін на даний час достатньо не розкритий, але існує гіпотеза, що борелії можуть змінювати метаболізм органів кліща, що залучені у водному обміні. Схоже до впливу *A. phagocytophilum* борелії теж змінюють експресію одного з генів слинних залоз у *I. scapularis* (Cotté et al., 2014) та, очевидно, борелії, що змінюють експресію генів під впливом температури, можуть модифікувати експресію генів у кліщів за різних температурних умов, що може змінювати метаболізм і підвищувати активність та стійкість інфікованих кліщів до несприятливих умов, а також сприяти передачі збудника у середовищі (Popitsch et al., 2017). Інші дослідження вказують на те, що порушення експресії гена p47 сприяє зростанню колонізації слини *I. scapularis* збудниками хвороби Лайма (McClure Carrolla et al., 2019).

Зміни кліматичних умов та антропогенний вплив призводять до зрушення в організації екосистем та спричиняють зростання зареєстрованих випадків трансмісивних хвороб, участь у передачі яких беруть іксодові кліщі. Так, виявлено, що протягом останнього десятиліття кількість випадків хвороби Лайма, спричинена

Borrelia burgdorferi s. l., збільшилася в усьому світі, у тому числі, у країнах Західної Європи. Дослідженнями, проведеними у Західній Європі та Росії, доведено, що поширення іксодових кліщів пов'язане із міграцією хазяїв, зокрема гризунів (Korenberg et al., 2015). Ще одним важливим фактором є антропогенний вплив, що включає збільшення сільськогосподарських площ, відведених для садів, що є харчовим ресурсом косуль, зменшення видового складу фауни, і як результат, переважного живлення на гризунах (Cayol et al., 2018). У процесі розвитку іксодові кліщі проходять три кровосисні стадії: личинка, німфа та імаго, кожна з яких одноразово харчується кров'ю перед линянням або відкладанням яєць самкою. Личинка *I. ricinus* може заражатися *B. afzelii* через кров інфікованих гризунів або через кров здорової тварини під час кровосисання по сусідству з інфікованим кліщем (так звана co-feeding infection) (Voordouw, 2015). Вважається, що гризунів уражають переважно інфіковані німфи, оскільки личинки є рідко інфікованими, а дорослі кліщі рідко живляться на гризунах. Ключовим аспектом у циклі поширення борелій є неінфіковані личинки та інфіковані німфи. Незважаючи на те, що щільність личинок є на порядок вища, ніж щільність німф, саме кількість інфікованих німф є ключовим фактором поширеності захворюваності на Лайм бореліоз (Millins et al., 2017).

Ймовірність зустрічі личинки з хазяїном впливає на щільність німф, на яку, у свою чергу, впливає щільність і активність хазяїнів (Mannelli et al., 2012). Щільність кліщів у середовищі існування («tick burdens – кліщовий тягар») залежить від виду найпоширеніших видів гризунів у Європі: миші лісової (*Apodemus sylvaticus*), миші жовтогруді (*Apodemus flavicollis*) і миші польової (*Myodes glareolus*), а у США від миші білоногої (*Peromyscus leucopus*).

Заражені личинки кліщів линяють та перетворюються на інфікованих німф, які можуть передавати борелії гризунам і людям. Розвиток від личинки до німфи, незалежно від інфікування їх бореліями, є можливим лише у 10% личинок (Sprong et al., 2018).

Дослідниками (Van Duijvendijk et al., 2016) було доведено, що личинка *I. ricinus* у 2% випадків може переносити *B. miyamotoi*, і такий же відсоток зараженості був виявлений у німфальних стадій кліщів, що відрізняється від

даних про незначну ураженість личинок *I. ricinus*, *B. burgdorferi* та *B. afzelii*, що становить 0,62%, яка, однак, зростає у 10 % німф. У свою чергу, зараженість бореліями личинок кліщів залежить від ураженості ними популяцій хазяїв. Личинки трансфазово передають інфекцію німфам. Розвиток від личинки до інфікованої німфи є ключовим аспектом цього життєвого циклу, що впливає на щільність інфікованих німф та ризик хвороби Лайма. Дослідженнями американських вчених було встановлено, що дорослі кліщі *I. pacificus* та німфи є носіями *B. burgdorferi* та *B. miyamotoi*, однак німфи які мали у 2,5 раза більшу інфікованість бореліями *B. burgdorferi* sl, ніж *B. miyamotoi* (Padgett et al., 2014).

Нині відомо, що личинки *I. ricinus* можуть передавати *B. afzelii* до гризунів, однак достеменно невідомо, як личинки можуть заражатися. Теоретично зараження личинки може відбуватися трансоваріально від самки або через часткове харчування від гризуна, після чого личинка шукає іншого хазяїна. Трансоваріальна передача, однак, ніколи не була продемонстрована для *B. burgdorferi*, але це дійсно розглядається як важливий механізм передачі для *B. miyamotoi* (Rollend et al., 2013). Поряд з цим, питання мінімального часу живлення кліщів залишається дискусійним. Часткове живлення личинок *I. ricinus* на інфікованих гризунах протягом 8 годин рідко викликало зараження *B. burgdorferi* s.l. та зовсім не викликало зараження під час наступного живлення, що очевидно пов'язано із недостатньою кількістю спірохет для ефективної передачі. Однак інюкуляція з 10 спірохетами є достатньою для успішного зараження гризуна. Більшість експериментів свідчить, що зараження у природніх умовах може відбуватися менш ніж за 24 години, але його ефективність зростає із збільшенням часу живлення кліща за різними даними від 7–20% через 24 години до 50–100% через 48 годин (Cook, 2015). Однак, як було встановлено, ефективність зараження залежить не лише від часу живлення дорослого кліща, а й від штаму бактерій (Sertour et al., 2018). Так, було виявлено, що штами *B. burgdorferi* N40 та B31 були виявлені через 24 годин та 120 год. живлення, відповідно. Зараження *B. afzelii* штамами JBS та PVi теж відмічалось вже за 24 години живлення. Ці ж дослідження вказують на те, що у кліщів *B. burgdorferi* B31 не виявляються

у слинних залозах кліща, в той час як борелії штаму N40 виявлялися у цьому органі. Відповідно до цього, поширення різних штамів борелій теж залежить від часу живлення. Так, у щурів у різних органах був виявлений штам BRE-13 вже після 24 год., а у серці – після 72 год. живлення, а інфікування штамом IBS-5 всіх органів було виявлено лише через 120 годин. Поряд з цим, було встановлено, що, за умов живлення німфами, інфікування мишей різними штамми борелій відбувалося менш ніж за 12 годин.

Щільність інфікованих німф змінюється впродовж календарного року (більшість їх виявляють у період липень–серпень) та географічно, і під впливом мультитрофних взаємодій (кліщ–хазяїн). Наприклад, успішне живлення кліщів та успішна передача збудника відрізняється серед різних видів гризунів, а також на успішність пошуку хазяїв впливає ураженість *B. afzelii* як у гризунів, так і кліщів (Millins et al., 2017). Генетичні дослідження популяційної структури *I. ricinus* вказують на те що, ці кліщі харчуються на певних хазяїнах. У свою чергу, поширеність кліщів залежить від виду хазяїна. Загалом, серед гризунів певного виду є багато особин з низьким «кліщовим тягарем» і багато особин з високим «кліщовим тягарем» (Heylen et al., 2013). Цей внутрішньо-видовий варіант особливостей живлення кліщів залежить від статі, віку, маси тіла та активності тварини – живителя. Кліщі частіше нападають на самців у порівнянні із самками, гризунів старшого віку у порівнянні з молодшими, гризунів із більшою масою тіла у порівнянні з гризунами з меншою масою тіла (однак, це може бути пов'язане з тим, що самці важчі за самок), активних гризунів у порівнянні з менш рухливими тваринами (Taylor et al., 2013). На експериментах було показано, що *Dermacentor variabilis* віддає перевагу запаху великих самців мишей дрібнішим самкам мишей (Dallas & Fore, 2013). Однак, все більше значення у поширенні кліщів у природі надається зараз великим ссавцям-живителям кліщів, зокрема оленям (Millins et al., 2017), а також взаємозв'язків між популяціями хижаків та інших хребетних (Ostfeld et al., 2018).

Наразі відомо, що гризуни та кліщі одночасно можуть бути уражені численними збудниками чи кількома генотипами одного збудника, у тому числі *Borrelia burgdorferi* s.l., *A. phagocytophilum*

та бабезіями (*Babesia microti*), про що свідчать повідомлення науковців із США, Європи та Азії (Diuk-Wasser et al., 2016). Ці ж автори та інші дослідники (Knapp & Rice, 2015) відмічають, що у 10% хворих на Лайм бореліоз виявляють ще і бабезіоз, що спричинює важчий перебіг хвороби Лайма.

Іксові кліщі одночасно можуть передавати декілька збудників людини, включаючи спірохетичні бактерії (*Borrelia burgdorferi sensu lato* (s.l.) і *Borrelia miyamotoi*), риккетсальні бактерії (*Anaplasma phagocytophilum*), флавівіруси (вірус кліщового енцефаліту та вірус оленярства) і найпростіших (*Babesia microti*, *Babesia duncani*, *Babesia divergens* та *Babesia venatorum*), (Laaksonen et al., 2018).

Borrelia burgdorferi s.l. переноситься кліщами та викликає Лайм бореліоз у людини. Дана бактерія складається з кількох підвидів (геномних видів), з яких *B. afzelii*, *B. garinii* і *B. burgdorferi sensu stricto* (s.s.) є основною причиною Лайм бореліозу. Ураженість *B. afzelii* в основному асоціюється зі шкірними проявами, в той час як *B. garinii* вважається найбільш нейропатогенною, а *B. burgdorferi* s.s. є найбільш артритогенною. *B. afzelii* асоціюється із гризунами, тоді як *B. garinii* із птахами (Van Duijvendijk et al., 2015).

За даними ВООЗ Лайм бореліоз є найбільш поширеним зоонозом у північній півкулі. Відомо, що основним вектором хвороби Лайма є *I. ricinus*.

За даними наукової літератури, у 19,5% кліщів, знятих із домашніх собак та котів було виявлено *A. Phagocytophilum*, а у 10,1% борелії (*B. afzelii*, *B. garinii*, *B. burgdorferi* s.s., *B. lusitaniae*, *B. valaisiana* and *B. spielmanii*). *Rickettsia helvetica* було виявлено у 14,1% іксових кліщів (Claerebout et al., 2013). Собаки є своєрідними маркерами своїх власників щодо можливості ураження інфікованими кліщами, оскільки вони у значній мірі проживають у однакових умовах та відвідують ті самі відкриті місця. Іншими дослідженнями (Gałęziowska et al., 2018) виявлено, що кліщі, інфіковані *B. Burgdorferi*, населяють всі регіони Польщі, і, відповідно, в цих регіонах реєструються випадки хвороби. Поширення кліщів, заражених бореліями в цьому дослідженні, виявилось змінним і залежить від сезону, площі атаки кліщів і регіону Польщі. Найбільшу кількість заражених кліщів було зібрано восени (54 кліщі – 69,23%) і від людей, які перебували в лісах (44 кліщ –

56,41%). Серед людей, з яких були зняті інфіковані кліщі, домінуючою групою були особи старші 16 років (53 особи – 67,95%) та діти віком від 0 до 5 років (16 осіб – 20,51%).

Найновіший мета-аналіз даних спостереження (Strnad et al., 2017) вказує на загальну середню поширеність ураженості *I. ricinus* бореліями у Європі, що становить 13,7%, хоча у дорослих форм рівень інфікування вищий, ніж у німф і становить 14,9% та 11,8%, відповідно. Центральна Європа (Австрія, Чеська республіка, Німеччина, Швейцарія, Словенія та Словаччина) мають найвищі показники зараженості німф, що становить більше 11% та більше 20% у дорослих кліщів, відповідно.

Значне поширення хвороби Лайма у Європі та світі визначає необхідність подальшого вивчення його переносників та можливих способів впливу. Так, проведеними дослідженнями динаміки транскрипції генів слинних залоз та середньої кишки *Ixodes ricinus* (Kotsyfakis et al., 2015, було виявлено певну спеціалізацію генної експресії у кожній із стадій розвитку кліща, особливо на ранніх етапах, та було висунуте припущення, що перемикання експресії генів може бути під епігенетичним контролем і, на його підставі, ідентифіковано 34 білка, які змінюють гістони.

Аналіз транскриптів середньої кишки показав кілька ферментів, пов'язаних з білками, вуглеводами та ліпідним розщепленням, транспортерами та каналами, які можуть бути пов'язані з поглинанням поживних речовин, а також з імунологічними транскриптами, включаючи антимікробні пептиди. Ці дані можуть сприяти визначенню білкових і генних мішеней для превентивних та лікувальних заходів. У той же час, певні особливості метаболізму кліщів вказують на те, що деякі пептиди можуть мати антимікробну дію. І дійсно, п'ять таких пептидів *I. ricinus* були функціонально охарактеризовані та три із них показали активність проти грампозитивних, грамотришечних бактерій і грибів. Такі результати показують, що зрілі пептиди *I. ricinus* здатні впливати на дистанційно пов'язані бактерії та гриби, роблячи їх корисними для розробки нових протимікробних або протигрибкових препаратів (Tonk et al., 2015).

Висновки

1. Аналіз літературних джерел показав, що всі стадії кліщів у значній мірі залежать від трьох основних природних факторів: температури, вологості і наявності живителя. Найбільш сприятливими ці фактори є травні-червні та в серпні – вересні. В цей час активно зростає щільність німф та імаго і збільшується ступінь їх зараженості збудниками інфекцій.

2. Дослідження епідеміологічного стану доводять факти, що німфи та імаго *I. ricinus* в однаковій мірі є зараженими найбільш поширеними збудниками інфекцій: *Borrelia burgdorferi sensu lato* (s.l.) і *Borrelia miyamotoi*, рикетсіями (*Anaplasma phagocytophilum*), флавівірусами (вірус кліщового енцефаліту та вірус оленярства) і найпростішими (*Babesia microti*, *Babesia duncani*, *Babesia divergens* та *Babesia venatorum*). Часто спостерігається різне поєднання цих збудників у одному і тому ж самому кліщі. Поряд з цим дані щодо епідеміологічного стану личинок суперечливі та потребують подальших детальних досліджень.

3. Дослідження показало, що ферменти, які синтезуються у травній системі кліщів, можуть мати антимікробну дію, що є перспективним для майбутніх досліджень.

References

- Berret, J. & Voordouw, M. J. (2015). Lyme disease bacterium does not affect attraction to rodent odour in the tick vector. *Parasites & Vectors*, 8 (1), 249. doi:10.1186/s13071-015-0856-8.
- Herrmann, C. & Gern, L. (2015). Search for blood or water is influenced by *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus*. *Parasites & Vectors*, 8 (6), 6. doi:10.1186/s13071-014-0526-2.
- McClure, M. & Diuk-Wasse, M. A. (2019). Climate impacts on blacklegged tick host-seeking behavior. *International Journal for Parasitology*, 49 (1), 37–47. doi.org/10.1016/j.ijpara.2018.08.005.
- Rosendale, A. J., Dunlevy, M. E., Fieler, A. M., Farrow, D. W., Davies, B. & Benoit J. B. (2017). Dehydration and starvation yield energetic consequences that affect survival of the American dog tick. *Journal of Insect Physiology*, 101, 39–46. doi:10.1016/j.jinsphys.2017.06.012.
- VAN Duijvendijk, G., Gort, G., Sprong, H., & Takken, W. (2017). Behavioural responses of *Ixodes ricinus* nymphs to carbon dioxide and rodent odour.

Med Vet Entomol, 31 (2), 220–223.

Romashchenko, A. V., Ratushnyak, A. S., Zapara, T. A., Tkachev, S. E. & Moshkin, M. P. (2012). The correlation between tick (*Ixodes persulcatus* Sch.) questing behavior and synganglion neuronal responses to odours. *J Insect Physiol*, 58 (7), 903–910. doi: 10.1016/j.jinsphys.2012.04.004.

Remesar, S., Fernández, P. D., Vensal, J. M., Creo, A. P., Prieto, A., Estrada-Peña, A., ... Morrondo, P. (2019). Tick species diversity and population dynamics of *Ixodes ricinus* in Galicia (north-western Spain). *Ticks and Tick-borne Diseases*, 10 (1), 132–137. doi:10.1016/j.ttbdis.2018.09.006p.

Gilbert, L., Aungier, J., & Tomkins, J. L. (2014). Climate of origin affects tick (*Ixodes ricinus*) host-seeking behavior in response to temperature: implications for resilience to climate change? *Ecology and evolution*, 4 (7), 1186–1198. doi: https://doi.org/10.1002/ece3.1014.

De la Fuente, J., Villar, M., Cabezas-Cruz, A., Estrada-Peña, A., Ayllón, N., & Alberdi, P. (2016). Tick-Host-Pathogen Interactions: Conflict and Cooperation. *PLoS Pathog*, 12 (4), e1005488. doi: 10.1371/journal.ppat.1005488.

Cabezas-Cruz, A., Estrada-Peña, A., Rego, R.O., & De la Fuente, J. (2017). Tick-Pathogen Ensembles: Do Molecular Interactions Lead Ecological Innovation? *Front. Cell. Infect. Microbiol.*, 7, 234. doi: 10.3389/fcimb.2017.00074.

Cotté, V., Sabatier, L., Schnell, G., Carmi-Leroy, A., Rousselle, J.C., Arsène-Ploetze, F., ... Choumet, V. (2014). Differential expression of *Ixodes ricinus* salivary gland proteins in the presence of the *Borrelia burgdorferi* sensu lato complex. *J Proteomics*, 96, 29–43. doi: 10.1016/j.jprot.2013.10.033.

Popitsch, N., Bilusic, I., Rescheneder, P., Schroeder, R. & Lybecker, M. (2017). Temperature-dependent sRNA transcriptome of the Lyme disease spirochete. *BMC Genomics*, 18 (1), 28. doi:10.1186/s12864-016-3398-3.

McClure Carrolla, E. E., Wanga, X., Shawa, D. K., O'Neala, A. J., Cháveza, A. S. O., Brown, L. J. ... Pedra, J. H. F. (2019). p47 licenses activation of the immune deficiency pathway in the tick *Ixodes scapularis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116 (1), 205–210. doi:10.1073/pnas.1808905116.

Korenberg, E. I., Kovalevskii, Y. V., Gorelova, N. B. & Nefedova, V. V. (2015). Comparative

analysis of the roles of *Ixodes persulcatus* and *Ixodes trianguliceps* ticks in natural foci of ixodid tick-borne borrelioses in the Middle Urals, Russia. *Ticks Tick. Borne. Dis.*, 6 (3), 316–321.

Cayol, C., Jääskeläinen, A., Koskela, E., Kyröläinen, S., Mappes, T., Siukkola, A. & Kallio, E. R. (2018). Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. *Scientific Reports*, 8, Article number 16660. doi:10.1038/s41598-018-35031-0.

Van Duijvendijk, G., Sprong, H. & Takken W. (2015). Multi-trophic interactions the transmission cycle of *Borrelia afzelii* between *Ixodes ricinus* and rodents: a Review. *Parasites & Vectors*, 8, Article number 643. doi.org/10.1186/s13071-015-1257-8 [in English]

Voordouw, M. J. (2015). Co-feeding transmission in Lyme disease pathogens. *Parasitology*, 142 (2), 290–302.

Millins, C., Gilbert, L., Medlock, J., Hansford, K., Thompson, D.B. & Biek, R. (2017). Effects of conservation management of landscapes and vertebrate communities on Lyme borreliosis risk in the United Kingdom. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 5, 372. doi.org/10.1098/rstb.2016.0123.

Mannelli, A., Bertolotti, L., Gern, L. & Gray, J. (2012). Ecology of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Europe: transmission dynamics in multi-host systems, influence of molecular processes and effects of climate change. *FEMS Microbiol Rev.*, 36 (4), 837–861. doi.org/10.1111/j.1574-6976.2011.00312.x.

Sprong, H., Azagi, T., Hoornstra, D., Nijhof, A. M., Knorr, S., Baarsma M. E. & Hovius, J. W. (2018). Control of Lyme borreliosis and other *Ixodes ricinus*-borne diseases. *Parasites & Vectors*, 11 (1), 145. doi.org/10.1186/s13071-018-2744-5.

Van Duijvendijk, G., Coipan, C., Wagemakers, A., Fonville, M., Ersöz, J., Oei, A., ... Sprong, H. (2016). Larvae of *Ixodes ricinus* transmit *Borrelia afzelii* and *B. miyamotoi* to vertebrate hosts. *Parasites & Vectors*, 20 (9), 97. doi: 10.1186/s13071-016-1389-5.

Padgett, K., Bonilla, D., Kjemtrup, A., Vilcins, I-M., Yoshimizu, M. H., Hui, L., ... Kramer, V. (2014). Large Scale Spatial Risk and Comparative Prevalence of *Borrelia miyamotoi* and *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato in *Ixodes pacificus*. *PLoS ONE*, 9(10), e110853. doi:10.1371/journal.pone.0110853.

- Rollend, L., Fish, D. & Childs, J. E. (2013). Transovarial transmission of *Borrelia spirochetes* by *Ixodes scapularis*: a summary of the literature and recent observations. *Ticks Tick Borne Dis.*, 4 (1–2), 46–51. doi: 10.1016/j.ttbdis.2012.06.008.
- Cook, M. J. (2015). Lyme borreliosis: a review of data on transmission time after tick attachment. *Int J Gen Med*, 8, 1–8. doi: 10.2147/IJGM.S73791.
- Sertour, N., Cotté, V., Garnier, M., Malandrin, L., Ferquel, E., & Choumet, V. (2018). Infection Kinetics and Tropism of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Mouse After Natural (via Ticks) or Artificial (Needle) Infection Depends on the Bacterial Strain. *Front Microbiol.*, 9, 1722. doi: 10.3389/fmicb.2018.01722.
- Heylen, D., Adriaensen, F., Van Dongen, S., Sprong, H., & Matthysen, E. (2013). Ecological factors that determine *Ixodes ricinus* tick burdens in the great tit (*Parus major*), an avian reservoir of *Borrelia burgdorferi* s.l. *Int J Parasitol.* 43 (8), 603–611. doi: 10.1016/j.ijpara.2013.02.007.
- Taylor, K. R., Takano, A., Konnai, S., Shimozuru, M., Kawabata, H., & Tsubota, T. (2013). Differential tick burdens may explain differential *Borrelia afzelii* and *Borrelia garinii* infection rates among four, wild, rodent species in Hokkaido Japan. *J Vet Med Sci.*, 75 (6), 785–790.
- Dallas, T. & Fore, S. (2013). Chemical attraction of *Dermacentor variabilis* ticks parasitic to *Peromyscus leucopus* based on host body mass and sex. *Exp Appl Acarol.* 61 (2), 243–250.
- Millins, C., Gilbert, L., Medlock, J., Hansford, K., Thompson, D. B., & Biek, R. (2017). Effects of conservation management of landscapes and vertebrate communities on Lyme borreliosis risk in the United Kingdom. *Phil. Trans. R. Soc. B Sci.*, 5, 372. doi: 10.1098/rstb.2016.0123.
- Ostfeld, R. S., Levi, T., Keesing, F., Oggenfuss, K. & Canham, C. D. (2018). Tick-borne disease risk in a forest food web. *Ecology*, 99 (7), 1562–1573. doi.org/10.1002/ecy.2386.
- Diuk-Wasser, M. A., Vannier, E., & Krause, P. J. (2016). Coinfection by the tick-borne pathogens *Babesia microti* and *Borrelia burgdorferi*: ecological, epidemiological and clinical consequences. *Trends Parasitol.*, 32 (1), 30–42. doi:10.1016/j.pt.2015.09.008.
- Knapp, K. L. & Rice, N. A. (2015). Human Coinfection with *Borrelia burgdorferi* and *Babesia microti* in the United States. *Journal of Parasitology Research*, 2015, 587131. doi:10.1155/2015/587131.
- Laaksonen, M., Klemola, T., Feuth, E., Sormunen, J. J., Puisto, A., Mäkelä, S., ... Vesterinen, E. J. (2018). Tick-borne pathogens in Finland: comparison of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* in sympatric and parapatric areas. *Parasites & Vectors*, 11, Article number 556. doi.org/10.1186/s13071-018-3131-y.
- Claerebout, E., Losson, B., Cochez, C., Casaert, S., Dalemans, A., De Cat, A., ... Lempereur, L. (2013). Ticks and associated pathogens collected from dogs and cats in Belgium. *Parasites & Vectors*, 6, Article number 183. doi.org/10.1186/1756-3305-6-183.
- Gałęziowska, E., Rzymowska, J., Najda, N., Kołodziej, P., Domża-Drzewicka, R., Rząca, M. ... Guty, E. (2018). Prevalence of *Borrelia burgdorferi* in ticks removed from skin of people and circumstances of being bitten – research from the area of Poland, 2012–2014. *Ann Agric Environ Med.*, 25 (1), 31–35. doi: 10.5604/12321966.1233906.
- Strnad, M., Hönig, V., Ružek, D., Grubhoffer, L. & Rego, ROM. (2017). Europe-wide meta-analysis of *Borrelia burgdorferi* sensu lato prevalence in questing *Ixodes ricinus* ticks. *Appl Environ Microbiol.*, 83(15), e00609-17. doi:10.1128/AEM.00609-17.
- Kotsyfakis, M., Schwarz, A., Erhart, J. & Ribeiro, J. M. C. (2015). Tissue- and time-dependent transcription in *Ixodes ricinus* salivary glands and midguts when blood feeding on the vertebrate host. *Scientific Reports*, 5, Article number 9103. doi: 10.1038/srep09103.
- Tonk, M., Cabezas-Cruz, A., Vald, J. J., Rego, R.O.M., Grubhoffer, L., Estrada-Pena, A., ... Rahnamaeian, M. (2015). *Ixodes ricinus* defensins attack distantly-related pathogens. *Developmental and Comparative Immunology*, 53 (2), 358–365. doi: 10.1016/j.dci.2015.08.001.