

ПАЗАРИТАРНАЯ СИСТЕМА БОЛЕЗНИ ЛАЙМА, СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА СООБЩЕНИЕ II. ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ — ПРОКОРМИТЕЛИ КЛЕЩЕЙ И РЕЗЕРВУАРЫ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

LYME DISEASE PARASITOSIS SYSTEM, THE STATE OF THE PROBLEM COMMUNICATION II. VERTEBRATE AS HOSTS OF TICKS AND RESERVOIRS OF PATHOGENS

И.С. Васильева

I.S.Vasilieva

ИМПИТМ им. Е.И. Марциновского, Москва, 119830 Россия
Martsinovsky Institute of Medical Parasitology and Tropical Medicine, Moscow, 119830 Russia

Ключевые слова: болезнь Лайма, боррелии, прокормители, иксодовые клещи, зараженность
Key words: Lyme disease, borreliae, vertebrate, hosts, ticks, infection

РЕЗЮМЕ

В настоящем сообщении приведен обзор литературных материалов по одному из основных компонентов паразитарной системы болезни Лайма — прокормителям переносчиков и резервуарам возбудителей. Обсуждается роль различных групп позвоночных в прокормлении основных переносчиков — клещей рода *Ixodes* (группы “*persulcatus*”), в циркуляции боррелий и поддержании очагов в разных частях нозоареала. Показано, что основными резервуарами возбудителей БЛ почти повсеместно являются доминирующие виды мелких млекопитающих. Подчеркивается большое значение слабо восприимчивых и невосприимчивых к боррелиям основных прокормителей переносчиков, таких как дикие копытные или ящерицы, во многом определяющих распространение, численность и, косвенно, даже уровень зараженности переносчиков.

ABSTRACT

Communication II presents a review of the literature on the hosts of vectors and the pathogen reservoirs as the major component of the Lyme disease parasitosis system. The role of different vertebrates as the hosts of main vectors of *Borrelia* — ticks of the genus *Ixodes* (“*persulcatus*” group) — in circulation of *Borrelia* and preserving the foci in different parts of the nozoareal is discussed. It is shown that the dominant species of small mammals are the main reservoir of the Lyme disease pathogens almost in all areas. The importance of major tick hosts less susceptible or non-susceptible to *Borrelia* such as wild ungulates or lizards which often determine the number, distribution, and, indirectly, the level of infestation of the *Borrelia* vectors is emphasized.

Болезнь Лайма (БЛ)* — широко распространенное природно-очаговое заболевание, зна-

чение которого неуклонно возрастает как в связи с получением новых данных по уже существующим очагам, так и в результате расширения ареалов переносчиков возбудителей БЛ и их прокормителей, главным образом, вследствие разнообразных антропогенных изменений среды. Огромное количество новых материалов публикуется ежегодно во многих странах, однако работ, в которых давалась бы их систематизация и обобщение явно недостаточно. Цель настоящего сообщения — по литературным данным оценить круг позвоночных-прокормителей основных переносчиков БЛ (клещей рода *Ixodes*, группы “*persulcatus*”), их роль в циркуляции боррелий — возбудителей БЛ и в поддержании очагов. Материалы по двум другим компонентам паразитарной системы БЛ — возбудителям и переносчикам приведены ранее [Васильева, Наумов, 1996].

ПРОКОРМИТЕЛИ ПЕРЕНОСЧИКОВ

Для основных переносчиков БЛ — клещей *Ixodes scapularis*, *I. ricinus*, *I. persulcatus* характерны широкое распространение, высокая численность и высокая зараженность возбудителями БЛ. Эти клещи способны питаться практически на любых животных, контактирующих с ними, — многочисленных видах млекопитающих, птиц, рептилий. Более разнообразный круг хозяев у евразийских переносчиков *I. persulcatus* и *I. ricinus* (около 300 видов) по сравнению с североамериканским *I. scapularis* (125 видов) [Лабзин, 1985; Anderson, 1991; Keirans et al., 1996] объясняется, видимо, чисто внешними причинами — большими размерами ареалов *I. persulcatus* и *I. ricinus*, более полной изученностью этого вопроса в Евразии. Основной переносчик в очагах БЛ на западе США — *I. pacificus* в целом сходен с этими видами, но отличается

*В нашей стране в последние годы часто применяется термин “иксодовые клещевые боррелиозы” [Коренберг, 1996]. В настоящей работе мы пользуемся термином “болезнь Лайма”, т.к. он употребляется в большинстве цитированных источников.

по ряду показателей, главным образом, по уровню зараженности и предпочитаемым хозяевам.

Млекопитающие превосходят все другие группы прокормителей по численности, разнообразию занимаемых биотопов, высокой степени экологической согласованности основных жизненных параметров их и клещей и, соответственно, по возможностям контактов с клещами и уровню заклещевленности. В качестве хозяев переносчиков БЛ зарегистрированы представители 7 отрядов — насекомоядные, грызуны, зайцеобразные, сумчатые, хищники, непарно- и парнокопытные. Число видов млекопитающих-прокормителей клещей очень велико. *I. persulcatus*, например, встречается почти на 100, *I. ricinus* — на 148 видах, *I. scapularis* — на 54 видах [Лабзин, 1985; Anderson, 1991, Keirans et al., 1996].

Млекопитающие являются основными прокормителями всех активных фаз переносчиков. Наибольшее число видов связано с нимфами и личинками, несколько меньшее — со взрослыми клещами. Мелкие млекопитающие — грызуны и насекомоядные — благодаря широкому распространению, высоким численности и заклещевленности прокармливают основную часть неполовозрелых клещей, особенно личинок.

В Западном полушарии на северо-востоке США и в Канаде в очагах БЛ с переносчиком *I. scapularis* ведущая роль принадлежит белоногим хомячкам (*Peromyscus leucopus*). Другие мелкие млекопитающие — различные виды хомячков, лесных (*Clethrionomys*) и серых полевков (*Microtus*), бурозубок (*Sorex*) — более малочисленны, заклещевлены гораздо слабее и поэтому приобретают существенное значение как прокормители *I. scapularis* лишь в тех частях ареала клеща, где *P. leucopus* не встречается или при депрессии численности последнего [Anderson, 1991; Mather, Wilson et al., 1989; Telford et al., 1990; Keirans et al., 1996; Markowski et al., 1998].

Низкая роль мелких млекопитающих как прокормителей выявлена лишь для *I. pacificus*. Экспериментально доказано, что экологические и физиологические связи этого вида с грызунами очень слабы. Круглосуточные наблюдения за активностью нимф в садках показали, что они подстерегали хозяев на поверхности почвы и сухих листьев, не поднимаясь на стебли, что уменьшало вероятность контактов с грызунами (и средними млекопитающими), но обеспечивало возможность нападения на ящериц — их основных хозяев [Lane et al., 1995]. В эксперименте было показано, что белоногие хомячки и лабораторные белые мыши мало подходящие хозяева для неполовозрелых *I. pacificus*, на них питалось лишь 12–33% клещей этого вида, тогда как *I. scapularis* — 77–83%.

Активность нападения на животных у обоих видов при этом не различалась [Richter et al., 1996]. Однако имеются данные и об отсутствии у неполовозрелых *I. pacificus* пищевых предпоч-

тений между белыми мышами и сцинками (*Eutamias* spp.) при лабораторных кормлениях, в отличие от *I. scapularis*, которые более успешно питывались на мышах [James et al., 1990].

В Восточном полушарии наиболее велика роль в прокормлении неполовозрелых фаз основных переносчиков *I. ricinus* и *I. persulcatus* различных видов лесных и серых полевков, мышей (*Apodemus*), некоторых бурозубок, главным образом, обыкновенной (*S. araneus*). Значение отдельных представителей этих родов на разных территориях неодинаково и определяется, как правило, их распространением и численностью.

В европейских странах основными прокормителями личинок и нимф *I. ricinus* являются обычно лесная и желтогорлая мыши (*A. sylvaticus*, *A. flavicolis*), рыжая полевка (*C. glareolus*), выделяющиеся среди других видов высоким уровнем численности и заклещевленности, и несколько реже — обыкновенная бурозубка [Gern, 1994; Talleklint, Jaenson et al., 1993; Talleklint et al. 1994 и др.]. В европейской части России, где помимо *I. ricinus* встречается *I. persulcatus*, роль лесной мыши обычно падает, ведущее значение имеет рыжая полевка — наиболее многочисленный и доминирующий вид среди всех грызунов лесной зоны. В Сибири и на Дальнем Востоке основными прокормителями неполовозрелых *I. persulcatus* служат красная и красно-серая полевки (*C. rutilus* и *C. rufocanus*), восточно-азиатская лесная мышь (*A. speciosus*); изредка в пригородах, в редколесьях среди сельскохозяйственных земель на первое место может выходить полевая мышь (*A. agrarius*).

Довольно существенную роль в прокормлении личинок *I. persulcatus* играет обыкновенная бурозубка. Так, например, в стационаре на юге Красноярского края по данным абсолютных учетов в 1959–1962 гг. из 14 видов прокормителей неполовозрелых фаз *I. persulcatus* наиболее многочисленными обыкновенная бурозубка и красная полевка прокармливали около 50% личинок и нимф, в отдельные годы до 70–80% [Васильева с соавт., 1968]. Роль рыжей и красно-серой полевков, а также полевки-экономки (*M. oeconomus*), несмотря на довольно высокое обилие клещей на них, была значительно меньше из-за более низкой численности. Мыши (*A. speciosus*, *A. agrarius*) существенного значения в прокормлении клещей на территории стационара в этот период не имели из-за низких уровней численности и заклещевленности. В хвойно-широколиственных лесах Центрального и Восточного Сихотэ-Алиня пораженность личинками *I. persulcatus* их основных прокормителей *C. rutilus*, *C. rufocanus* и *A. speciosus* составляет 40–100%, а индексы обилия достигают 8,6–14,8. Наиболее велики эти показатели у красной полевки [Болотин, 1991]. Следует отметить, что на бурозубках прокармливаются, главным образом, ли-

чинки. Нимфы встречаются на них реже и в меньшем количестве, чем на грызунах. Соотношение личинок и нимф *I.persulcatus*, питающихся на бурозубках, составляет в среднем 20:1, на мышах — 9:1 [Лабзин, 1985]. Значение бурозубок в прокормлении клещей особенно велико в годы депрессии численности грызунов или на территориях, где последние встречаются редко или вообще отсутствуют, например, на участках, подвергшихся значительному антропогенному воздействию [Григорьева, 1996; Talleklint, Jaenson et al., 1993; Talleklint et al., 1994]. В период пика численности клещей пораженность основных прокормителей может достигать 100%, но большое количество клещей на одном животном отмечается редко, основная часть популяций хозяев обычно заклещевлена слабо [Балашов, 1996]. Как правило, наиболее интенсивно поражены клещами взрослые самцы, более крупные и подвижные по сравнению с другими половыми и возрастными группами. Значение отдельных видов в разные годы может варьировать в связи со свойственным мелким млекопитающим циклическим колебаниям численности с длительностью цикла в 3–5 лет. В период депрессии численность по сравнению с пиком падает в 100 и более раз.

Крысы серая и черная (*Rattus norvegicus*, *R.rattus*) нетипичны в природных очагах БЛ. Однако широкое распространение их, особенно серой крысы, (почти по всему свету) и синантропный образ жизни обуславливают их важную роль как прокормителей переносчиков БЛ в ряде мест, где фауна млекопитающих обеднена, например, в некоторых изолированных островных очагах БЛ или в зеленых зонах многих городов Европы и США [Smith et al., 1993; Duffy et al., 1994; Matuschka et al., 1994, 1996, 1997].

Млекопитающие среднего размера — грызуны, насекомоядные, зайцеобразные, мелкие хищники, сумчатые — играют заметную роль в прокормлении переносчиков БЛ. Наиболее распространенные из них — белки (*Sciurus*) и бурундуки (*Tamias*) — прокармливают неполовозрелые фазы, главным образом нимф. Так, например, соотношение питающихся на бурундуках (*T.sibiricus*) и белках (*S.vulgaris*) личинок и нимф *I.persulcatus* в среднем составляет 1:5 или 1:6 [Лабзин, 1985].

Взрослые клещи встречаются на белках и бурундуках относительно регулярно, но обычно в небольшом количестве. Значение этих животных в прокормлении популяций переносчиков может быть весьма существенно, особенно в прокормлении нимф. Считается, что в условиях влажного климата лесных местностей Англии роль белок (*S.carolinensis*) в прокормлении нимф *I.ricinus* более велика, чем в континентальной Европе [Nuttall et al., 1994; Craine et al., 1995; Randolph et al., 1996]. Авторы объясняют это тем, что из-за высокой влажности нимфы

вынуждены подниматься по растительности выше яруса передвижения мелких грызунов.

Белки являются там не только основными прокормителями нимф, но весной играют ведущую роль и как хозяева личинок. Они прокармливают в 6 раз больше личинок, чем мыши, и почти в 50 раз больше, чем рыжие полевки; на белках питались и взрослые клещи. Сходная картина отмечается в других частях нозоареала БЛ. В России в некоторых районах белки и бурундуки играли важную, иногда решающую роль в прокормлении популяций *I.persulcatus*, главным образом нимф, в других — роль их была сравнительно невелика, во много раз меньше, чем у мелких млекопитающих [Лабзин, 1985]. Например, в Приморском крае высокая пораженность личинками и нимфами *I.persulcatus*, характерная для белок и бурундуков, определяет их заметную роль в прокормлении популяций *I.persulcatus*, несмотря на довольно низкую численность (во много раз ниже численности грызунов) [Болотин, 1991]. В штатах Висконсин и Иллинойс (США) бурундуки (*T.striatus*) занимают второе место как хозяева неполовозрелых фаз *I.scapularis* после белоногих хомячков, особенно велика их роль в прокормлении нимф [Godsey et al., 1987; Slajchert et al., 1997].

Особое место среди средних млекопитающих занимают ежи (*Erinaceus europeus* и др.) и ряд представителей зайцеобразных. Это одни из немногих животных, на которых в большом количестве питаются все активные фазы переносчиков. Их значение в прокормлении популяций клещей возрастает благодаря широкому распространению и относительно стабильной численности, хотя и не столь высокой, как у мелких млекопитающих. У зайцеобразных численность подвержена значительным годовым колебаниям, но существенно меньшим, чем у грызунов, за счет большей продолжительности циклов (10–12 лет). Соотношение личинок, нимф и взрослых *I.persulcatus* на ежах в среднем — 4:10:1, причем одновременно на одном животном может встречаться до 200–300 клещей [Лабзин, 1985]. По данным Болотина [1991] на Дальнем Востоке один еж прокармливает столько личинок *I.persulcatus*, сколько 60 особей фоновых видов грызунов, отловленных на той же территории в те же сроки, а в прокормлении нимф один еж равен почти 800 грызунам. Известны случаи, когда ежи при высокой численности заменяли в качестве прокормителей половозрелых клещей крупных млекопитающих [Лабзин, 1985]. Сходные данные по интенсивному поражению ежей имеются и для *I.ricinus* [Gray et al., 1994; Gern et al., 1996].

Соотношение нимф и взрослых *I.persulcatus* на зайце-беляке (*Lepus timidus*) — 1:2,5; личинки отмечаются нерегулярно, хотя в некоторых местностях в большом количестве. На одном зайце могут одновременно питаться до нескольких

сотен неполовозрелых и до сотни взрослых особей *I.persulcatus*. К примеру, в предгорьях Восточного Саяна значение одного зайца в прокормлении взрослых клещей может быть приравнено к таковому 5–6 голов крупного рогатого скота [Лабзин, 1985]. Особенно велика роль зайцев в лесостепных районах. В европейских странах благодаря охраняемым мероприятиям численность зайцев и, соответственно, значение их в прокормлении клещей заметно возросли. Обилие личинок *I.ricinus* на зайцах (*L.timidus*, *L.europaeus*) в очаге БЛ в окрестностях Стокгольма в Швеции в 2–20, а нимф — в 15–1000 раз превышало обилие их на мелких млекопитающих. В целом зайцы прокармливали на обследуемой территории в 1991–1992 гг. существенную часть популяции переносчика — 28% личинок, 64% нимф, 42% самок и 57% самцов [Talleklint, Jaenson, 1993; Talleklint et al., 1994]. Известны популяции *I.ricinus* на островах в Балтийском море, единственными прокормителями которых служат зайцы [Jaenson et al., 1996].

Зайцеобразные Северной Америки — флоридский кролик (*Sylvilagus floridanus*), кролик Бахмана (*S.bachmani*) и др., в отличие от евразийских видов, слабо связаны с основными переносчиками БЛ. Однако они широко распространены и интенсивно участвуют во второстепенных энзоотических циклах, являясь основными прокормителями *I.dentatus* и *I.neotomae*, редко нападающих на людей [Telford et al., 1989; Lane et al., 1991].

Роль, аналогичную евразийским зайцам, в Западном полушарии, возможно, играют опоссум (*Didelphis virginiana*) и енот (*Procyon lotor*), на которых прокармливаются все активные фазы *I.scapularis*. Так, например, при регулярном отлове в течение года на стационаре в штате Нью-Йорк 8 видов средних млекопитающих 56% всех собранных с них личинок, 44% нимф и 86% взрослых *I.scapularis* паразитировало на опоссуме и 25% личинок, 40% нимф, 11% половозрелых клещей — на еноте [Fish et al., 1989]. Хотя енот встречался чаще, чем опоссум, последний был сильнее поражен клещами, обилие неполовозрелых фаз *I.scapularis* на нем было в 3–10, взрослых клещей — 14–28 раз выше, чем на еноте, скупсе (*Mephitis mephitis*) и серой белке (*S.carolinensis*) — наиболее многочисленных из остальных 7 видов (рассчитано нами по данным, приведенным в статье). Нимфы *I.scapularis* были обнаружены также на лесном сурке (*Marmota monax*), серой лисице (*Urocyon cinereoargenteus*), но эти виды на территории стационара были редки и вряд ли имели значение в прокормлении клещей. Следует отметить, что кроме *I.scapularis* на животных там в большом количестве встречались *I.cookei* и *D.variabilis*, не относящиеся к основным переносчикам, а на флоридском кролике паразитировал только *I.dentatus*.

Значение средних млекопитающих как прокормителей переносчиков БЛ существенно повышается в годы депрессии численности грызунов и насекомых. Многие средние млекопитающие более приспособлены к антропогенным изменениям среды и могут играть ведущую роль в прокормлении клещей в пригородах или городских парках [Matuschka et al., 1996; Gern et al., 1997].

На крупных млекопитающих — хищниках (койот, волк, медведь, лиса, рысь и др.) — питаются, в основном, взрослые клещи, нередко в большом количестве. В Западном полушарии они сравнительно редко обитают в эндемичных по БЛ районах и, соответственно, значение их в прокормлении популяций переносчиков там вряд ли велико [Lane et al., 1991 и др.]. В Восточном полушарии многие хищники, такие как бурый медведь (*Ursus arctos*) или рысь (*Felis lynx*), встречаются в значительной части ареала *I.persulcatus* и, вероятно, принимают участие в прокормлении [Лабзин, 1985].

Дикие парнокопытные — различные виды оленей, козули, лани, лоси — играют важную роль в прокормлении половозрелой фазы всех основных переносчиков. Для *I.scapularis* и *I.ricinus* отмечено паразитирование на копытных не только взрослых особей, но и неполовозрелых [Telford et al., 1988; Gray et al., 1992; Jaenson et al., 1992 и др.]. Нимфы *I.persulcatus*, напротив, встречаются на копытных редко и в небольшом количестве, а личинки на них, как правило, не питаются вообще [Лабзин, 1985]. В Западном полушарии установлена прямая зависимость между распространением и численностью копытных, с одной стороны, и распространением и численностью клещей, с другой [Lane et al., 1991; Spielman, 1994 и др.]. Например, в штате Нью-Йорк на участках, где белохвостые олени (*Odocoileus virginianus*) отсутствовали, численность нимф *I.scapularis* составила 7%, а личинок — 2% от численности их на тех участках, где олени обитали [Duffy et al., 1994]. Отмечаемое в последние десятилетия в США расширение ареала *I.scapularis* — основного переносчика возбудителя БЛ — напрямую связано с увеличением распространения белохвостого оленя при ликвидации пахотных земель и восстановлении лесов. Аналогичная ситуация наблюдается в Швеции.

Увеличение численности популяции благородного оленя *Cervus elaphus* (с середины прошлого века к настоящему времени более чем в 500 раз) в значительной степени обусловило рост численности и распространения *I.ricinus* в ряде районов этой страны [Gustafson, 1994]. Снижение численности копытных путем отстрела или полная изоляция при огораживании территорий, на которых они обитают, ведут к падению численности популяций переносчиков [Gray et al., 1992; Daniels et al., 1993;

мешиванию особей в популяциях переносчиков и во многом определяет пространственную структуру последних и ареала в целом. Занос нимф птицами на территории ранее свободные от клещей играет ведущую роль в образовании новых популяций как независимых, способных к самостоятельному воспроизводству, так и полузависимых и зависимых, существование которых возможно только при регулярном заносе [Беклемишев, 1960; Наумов, 1985в]. Примером популяций, образовавшихся только благодаря заносу клещей птицами, являются популяции *I.ricinus* в заповеднике Аскания-Нова и на острове Бирючий в Азовском море [Наумов, 1985в]. При антропогенных изменениях ландшафта такие популяции нередко возникают в непосредственной близости от жилищ человека. Млекопитающие также участвуют в этих процессах, хотя и в меньшей степени, чем птицы. Особенно велика их роль в рассеивании взрослых клещей, т.к. основные прокормители последних — млекопитающие средних и крупных размеров имеют большие индивидуальные участки — от нескольких гектаров (еж, заяц) до нескольких квадратных километров (лось, медведь).

ВИДЫ СПИРОХЕТ

Прежде чем говорить о роли позвоночных в эпизоотологии БЛ следует остановиться на материалах по видам спирохет и приуроченности их к различным группам позвоночных. Первоначально после выделения и описания возбудителя БЛ — *Borrelia burgdorferi* считалось, что этот вид является единственным на всем протяжении нозоареала инфекции, затем он был разделен на 3 вида — *B.burgdorferi* s. str., *B.garinii* и *B.afzelii*. В дальнейшем среди штаммов, выделенных в очагах БЛ из клещей и их прокормителей в Западном и Восточном полушариях, был выявлен еще ряд видов — *B.japonica*, *B.valaisiana* (VS116), *B.lusitaniae* (PotiB2) и др., но их распространение, особенности экологии и патогенность для человека изучены недостаточно [Васильева, Наумов, 1996; Postic et al., 1997].

Ввиду необходимости применения для идентификации видов спирохет сложных и не всегда доступных молекулярно-генетических методов большая часть авторов при изучении роли позвоночных-прокормителей клещей в очагах БЛ обозначает выявленных спирохет как *B.burgdorferi* s.l. без разделения на виды. В тех случаях, когда идентификация видов проводилась, рассматриваются, главным образом, 3 наиболее изученных, широко распространенных и патогенных для человека вида — *B.burgdorferi* s.str., *B.garinii* (два типа: 247^r и NT29) и *B.afzelii*, но таких данных сравнительно немного.

В Америке известен лишь один из этих видов — *B.burgdorferi* s.str. В Евразии известны все 3 вида, но *B.burgdorferi* s.str. отмечается лишь в Европе в пределах ареала *I.ricinus*, причем

обычно реже, чем *B.garinii* и *B.afzelii*. Среди многочисленных исследованных изолятов из Азии (основной переносчик *I.persulcatus*) этот вид не обнаружен [Masuzawa et al., 1997; Postic et al., 1997]. Однако недавно *B.burgdorferi* s.str. был впервые идентифицирован в Азии (в Китае) [Zhang et al., 1997]. Отмечаются различия в распространении разных вариантов вида *B.garinii*. Тип NT29 встречается лишь в пределах ареала *I.persulcatus* и отсутствует в Западной и Центральной Европе, тип 20047^r связан как с *I.persulcatus*, так и с *I.ricinus* [Postic et al., 1997].

В последние годы стали появляться публикации по другим евразийским возбудителям БЛ, главным образом, по *B.japonica*, более редко — по *B.valaisiana* и *B.lusitaniae* [Postic et al., 1997; Kurtenbach, Sewell et al., 1998 и др.]. В большинстве случаев животные заражены каким-либо одним видом, но возможно заражение 2–3 и даже большим количеством видов, учитывая и малоизученные виды [Khanakah et al., 1996 и др.]. Косвенным свидетельством зараженности животных одновременно несколькими видами спирохет является довольно высокая доля среди голодных клещей, в том числе нимф, особей, инфицированных смесью видов спирохет. Так как эта доля во много раз превышает процент трансвариальной передачи, есть основания считать, что скорее всего все виды спирохет получены ими при единственном питании на одном животном.

Отмечается определенная приуроченность *B.afzelii* к мелким млекопитающим, тогда как *B.garinii* свойственна значительная генетическая и иммуннологическая гетерогенность, обусловившая адаптацию его и к млекопитающим, и к птицам [Nakao et al., 1994]. Однако более тесные связи этого вида с птицами отмечаются достаточно регулярно. Основная часть изолятов из птиц или клещей с них относится к *B.garinii*, хотя *B.afzelii* также может встречаться. Адаптация *B.garinii* к птицам, имеющим более высокую температуру тела, чем грызуны, подтверждается тем, что оптимальная температура культивирования этого вида выше, чем у других видов боррелий [Wendelin et al., 1994].

Выявлены тесные связи с птицами одного из новых видов спирохет — *B.valaisiana* [Humair, Postic et al., 1998; Kurtenbach, Peacey et al., 1998]. Приуроченность разных видов спирохет к различным таксономическим группам хозяев подтверждается недавними исследованиями воздействия на спирохет сывороток животных неконтактировавших ранее с клещами, но являющихся их возможными хозяевами в природе (фазаны, несколько видов грызунов, зайцы, дикие и домашние копытные) [Kurtenbach, Sewell et al., 1998].

B.garinii и *B.valaisiana* оставались живыми при инкубации (22 часа) лишь в сыворотке фазанов, в остальных они погибали. В отно-

шении *B.afzelii*, напротив, четко проявлялся боррелицидный эффект сыворотки фазанов. Сыворотки грызунов для них были безопасны. Данные по *B.burgdorferi* s.str. говорят об отсутствии столь четко выраженных предпочтений, но определенная приуроченность этого вида к рыжим полевкам, сирийским хомячкам, серым белкам (отсутствие боррелицидного эффекта) по сравнению с фазанами, лесными и белыми мышами все же отмечена (гибель 16–68% спирохет). Реакция сывороток других исследованных животных в отношении разных видов спирохет была сходной. Предполагается, что благодаря приуроченности разных видов спирохет к определенным группам хозяев, позвоночные являются своеобразным биологическим фильтром, отбирающим виды спирохет, соответствующие данному хозяину [Humair, Gern, 1998].

В Англии и Ирландии в изолятах из разных фаз *I.ricinus* и их хозяев — как птиц, так и млекопитающих, нередко доминировали *B.garinii*. *B.afzelii* в некоторых районах не обнаружены, хотя вообще выделение их в Англии зарегистрировано [Kurtenbach, Peasey et al., 1998]. *B.garinii* преобладали в изолятах из *I.ricinus* в южной Бельгии (53%), довольно часто встречались *B.burgdorferi* s.str. (38%), *B.afzelii* составляли всего 9% [Misonne et al., 1998]. В центральной Европе в изолятах, полученных из мелких млекопитающих и питавшихся на них клещей, в большинстве случаев преобладали *B.afzelii*. В Австрии этот вид составлял 54,4% штаммов из желтогорлой мыши и обыкновенной полевки (*M.arvalis*), тогда как *B.garinii* — 4,4%, *B.burgdorferi* s.str. — 4,4%, смесь *B.afzelii* и *B.burgdorferi* s.str. — 13%* [Khanakah et al., 1996]. В Швейцарии лишь *B.afzelii* был выделен из проб ушей и внутренних органов лесной и желтогорлой мышей и рыжей полевки. Этот же вид доминировал в изолятах из голодных клещей, собранных с растительности (14 из 24). Наличие в изолятах из клещей на той же территории и других видов спирохет дало возможность предположить, что их резервуарами служат другие виды позвоночных, в частности птицы [Humair et al., 1995; Humair, Postic et al., 1998]. При исследовании штаммов, выделенных в Швейцарии из кожи белок (*S.vulgaris*) и паразитировавших на них *I.ricinus*, были идентифицированы только *B.burgdorferi* s.str. и *B.afzelii* [Humair, Gern, 1998]. *B.garinii* обнаружен в личинках и нимфах *I.ricinus*, снятых с птиц в Чехии [Hubalek et al., 1996]. Возможно, что степень приуроченности различна в разных географических зонах. В Скандинавии *B.garinii* преобладали в изолятах из *I.ricinus* с мигрирующих птиц, прилетевших с юга и юго-востока. В изолятах из клещей птиц, прилетевших с юго-запада, видовой состав был более гетерогенный [Olsen et al., 1995].

*остальные изоляты — неидентифицированные виды

В России по немногочисленным известным данным в изолятах из грызунов преобладают *B.garinii*. Так, в Пермской области из 62 изолятов из различных грызунов, среди которых преобладали рыжие полевки и полевки-экономки, 39 принадлежало *B.garinii*, 13 — *B.afzelii*, 10 — смеси этих видов [Postic et al., 1997]. В разных районах Дальнего Востока *B.garinii* составлял 78,3–92,6% (в среднем 86,5%) штаммов из красно-серой полевки, мыши *A.peninsulae* и взрослые *I.persulcatus* и лишь 7,4–17,4% (в среднем 12,7%) — *B.afzelii** [Masuzawa et al., 1997].

Данные по Японии разноречивы. Согласно одним, там, как и в России, *B.garinii* преобладали не только в изолятах из птиц, но и в изолятах из грызунов и клещей, *B.afzelii* встречались редко даже в изолятах из грызунов [Nakao et al., 1996]. По другим данным в Японии, как и в европейских странах, отмечается более четкая связь *B.afzelii* с грызунами, а *B.garinii* — с птицами. Так, например, в Японии на о-ве Хоккайдо 60% изолятов из питавшихся на птицах личинок *I.persulcatus* принадлежит *B.garinii*.

Среди изолятов из клещей, снятых на тех же участках с грызунов, этот вид отсутствовал, но был *B.afzelii* [Nakao et al., 1994]. *B.garinii* выделен там же из органов птиц [Mijamoto et al., 1996]. В центральной и западной Японии *B.garinii*, в отличие от *B.afzelii*, были очень редки среди выделенных из разных видов мышей штаммов спирохет, так же редко отмечались у мышей антитела к этому виду [Ishiguro et al., 1995].

РОЛЬ ПОЗВОНОЧНЫХ В ЭПИЗООТОЛОГИИ БЛ

В зарубежной литературе по эпизоотологии БЛ понятие “резервуар” довольно часто употребляется со словами “компетентность”, “компетентный”. “Reservoir competence” — способность вида хозяина служить резервуаром спирохет или “competent reservoir” — вид, обладающий способностью служить резервуаром [Gern, Estrada-Pena et al., 1998]. В целом эти понятия недостаточно информативны и нуждаются во введении таких общепринятых в эпизоотологии других инфекций характеристик как “восприимчивость” и “чувствительность” [Kogenberg, 1994]. При оценке роли отдельных видов животных как резервуаров возбудителей БЛ в большинстве случаев речь идет об установлении факта заражения или о проценте зараженных особей. Значительно реже приводятся количественные характеристики отдельных параметров эпизоотического процесса. Разработана формула, позволяющая сравнивать участие отдельных видов животных в прокармливание зараженных клещей (потенциальный резервуар, R_s) в очагах БЛ:

$$R_s = I_s L_s D_s / \sum_s (I_s L_s D_s),$$

где I_s — инфективность данного вида хозяина (доля зараженных среди личинок/нимф,

питавшихся на всех исследованных особях этого вида), L_s — обилие личинок/нимф на этом хозяине, D_s — численность его на данной территории [Mather, Wilson et al., 1989]. Сумма значений потенциальных резервуаров разных видов в очаге равна единице.

Позднее для оценки передачи возбудителя БЛ в очаге предложен еще ряд показателей [Randolph et al., 1995, 1996]. Это, во-первых, продолжительность периода до получения хозяином первого инфицирующего укуса, рассчитываемая на основе данных по обилию и зараженности клещей, паразитирующих на нем. Во-вторых, продолжительность периода, в течение которого животное может заражать питающихся на нем клещей; показатель определяется исходя из продолжительности жизни исследуемого вида, смертности, длительности латентного периода. В-третьих, число инфицирующих укусов, полученных хозяином в течение жизни, и число клещей, которое он может заразить в течение жизни. При этом учитываются коэффициенты 1) передачи возбудителя от клеща к хозяину и 2) инфективности хозяина по отношению к питающимся на нем клещам (доли заразившихся особей). Несмотря на ограниченность этих характеристик с их помощью удалось получить ряд интересных выводов, например, по роли белок в очагах БЛ в лесной части Англии [Randolph et al., 1995, 1996]. Разработанные к настоящему времени показатели являются лишь первыми шагами в количественных исследованиях крайне сложного многофакторного эпизоотического процесса БЛ и не получили еще широкого применения.

Приведенные в литературе данные по зараженности боррелиями разных прокормителей трудно сопоставимы, т.к. разные авторы пользуются разными критериями и методами. Зараженность оценивали по выявлению спирохет в крови, в коже, во внутренних органах, по наличию антител, обнаружению спирохет в питающихся на них в природных условиях клещах или при помощи ксенодиагностики — по заражению накормленных на них в эксперименте личинок или нимф из лабораторной культуры. При этом применяли методы с различной чувствительностью: от темнопольной микроскопии и культивирования до полимеразной цепной реакции (ПЦР). В качестве антигена при серологических исследованиях брали как целую микробную клетку, так и отдельные поверхностные протеины. В последние годы для выявления животных — резервуаров боррелий предложено определение видовой принадлежности хозяев голодных зараженных клещей, на которых они питались в предыдущей фазе [Kirstein et al., 1996; Gern, Estrada-Pena et al., 1998]. По непереваренным остаткам пищи, сохранившимся у нимф, даже спустя 165 дней

после линьки (200 дней после питания) при помощи ПЦР удалось определять хозяев личинок, которые и послужили, очевидно, источниками заражения [Kirstein et al., 1996]. Сравнение разных методов показало, что наиболее чувствительным и надежным является ксенодиагностика при проверке зараженности питающихся клещей при помощи ПЦР [Kurtenbach, Carey et al., 1998]. В то же время отмечается, что результаты ПЦР в ряде случаев могут не совсем точно отражать экологическую ситуацию, т.к. определяют ДНК не только живых, но и мертвых боррелий [Gern et al., 1997]. Различия в уровнях зараженности, приводимых разными авторами, в какой-то степени могут быть связаны с различиями в возможностях используемых ими методов. Так, при исследовании мелких млекопитающих в Австрии при помощи культивирования штаммы спирохет выделены из органов 2,1–3,9% животных, ПЦР показала наличие ДНК спирохет у 34,1% особей, в том числе у 100% *A.sylvaticus* [Khanakah et al., 1994].

Зараженность возбудителями БЛ установлена у большинства позвоночных — прокормителей переносчиков [Anderson, 1991]. Основными резервуарами спирохет по всем перечисленным выше показателям общепризнанно считаются мелкие млекопитающие.

В Северной Америке в очагах с переносчиком *I.scapularis* по своему значению как резервуаров возбудителя резко выделяются основные прокормители этих клещей — белоногие хомячки. Для них характерна наиболее высокая зараженность, в середине лета достигающая 60–90%, число сероположительных особей близко к 100% [Anderson, 1991; Hofmeister et al., 1995 и др.]. Низкая зараженность отмечается редко и обычно связана с какими-либо неблагоприятными условиями, например, со спорадическим распространением переносчика. Так, на побережье озера Эри (Канада), в очаге с изолированной популяцией *I.scapularis*, возможно, поддерживаемой за счет заноса клещей мигрирующими птицами, зараженность белоногих хомячков составляла менее 10% (спирохеты выделены из внутренних органов 10 из 116 животных) при максимальной доле сероположительных особей в разные годы в 29–56% [Barker et al., 1992]. Однако авторы не исключают и более низкую чувствительность используемых ими методов по сравнению с другими исследователями.

Белоногие хомячки являются основными источниками заражения популяций переносчика. Так, например, среди инфицированных неполовозрелых *I.scapularis*, собранных с грызунов в очаге БЛ в штате Нью-Йорк, 99% питалось на белоногих хомячках и лишь 1% — на остальных видах [Bosler et al., 1984]. Установлена прямая зависимость между распространением и численностью белоногих хомячков,

с одной стороны, и численностью и зараженностью основного переносчика *I. scapularis*, с другой. В компьютерной модели циркуляции боррелий в очагах инфективности *P. leucopus* на основе литературных данных была принята за 0,7, а всех остальных возможных резервуаров в сумме — за 0,3 [Mount et al., 1997].

Доказана возможность участия в циркуляции возбудителя оленьего хомячка (*P. maniculatus*), полевков (*C. gapperi*, *M. pennsylvanicus* и ряда других видов) [Mather, Wilson et al., 1989; Rand et al., 1993; Vey et al., 1995 и др.]. Однако сколько-нибудь существенное значение они могут иметь лишь в отсутствие или при депрессии численности белоногого хомячка, но и в этих случаях зараженность популяций переносчика, как правило, ниже, чем при высокой численности *P. leucopus*. Так, например, в изолированном очаге БЛ на острове у побережья штата Мэн, где популяция *I. scapularis* существует, главным образом, за счет оленьего хомячка, зараженность голодных активных нимф составляла 8%, взрослых клещей — 31%, тогда как в очаге на материковой части этого штата, где обитает *P. leucopus*, численность клещей была значительно выше, а зараженность составляла 25 и 69% соответственно. Зараженность нимф, питавшихся на фазе личинки в природных условиях на оленьих хомячках, составляла 5%, питавшихся на белоногих хомячках — 38%. При этом зараженность обоих прокормителей была сходной: спирохеты выделены из ушей одного из четырех оленьих хомячков и двух из девяти белоногих хомячков [Rand et al., 1993]. В очаге БЛ в Массачусетсе (США) путем ксенодиагностики выявлена зараженность 90% *P. leucopus* и всего 5,5% *M. pennsylvanicus*, кроме того полевки уступали хомячкам по численности, пораженности клещами и инфективности [Mather, Wilson et al., 1989]. В штате Нью-Йорк на 4 из 5 обследованных участков роль *M. pennsylvanicus* в циркуляции спирохет была ничтожной из-за низкой численности (4% от всех отловленных мелких млекопитающих), зато на 5-м участке эти полевки были единственными прокормителями клещей и резервуаром спирохет: 62% снятых с них личинок *I. scapularis* были заражены [Markowski et al., 1998]. В эксперименте полевки со всех 5 участков воспринимали спирохет и сохраняли инфицирующую способность в течение 9 недель (срок наблюдений). На юго-востоке США (Флорида), где *P. leucopus* отсутствует, резервуаром возбудителя БЛ может быть хлопковый хомяк, или хлопковая крыса (*Sigmodon hispidus*). Экспериментально доказана способность этих животных воспринимать, сохранять спирохет не менее 3 недель и служить источником заражения для питающихся на них клещей [Burgdorfer et al., 1987]. Спирохеты выделены из ушей и внутренних органов зверьков из природы [Oliver et al., 1995]. Однако

зараженность нимф *I. scapularis* не превышала там 4,2%, взрослых клещей — 8,1%, тогда как на северо-востоке, где *P. leucopus* является основным резервуаром спирохет, зараженность того же переносчика составляла 21,5–22,8% и 37,5–39,5% соответственно [Mount et al., 1997].

Довольно высокий уровень зараженности (37%) установлен у короткохвостой бурозубки (*Blarina brevicauda*) в штате Массачусетс (ксенодиагностика). На 11 из 14 заклещевленных бурозубок из этого очага обнаружены зараженные клещи. Однако, несмотря на способность служить источником заражения и довольно высокую численность, участие их в циркуляции возбудителя вряд ли велико из-за слабой заклещевленности [Telford et al., 1990]. В Коннектикуте было инфицировано до 89% (в среднем 70%) снятых с этих бурозубок личинок *I. scapularis* [Anderson et al., 1984]. Спирохеты выделены из органов бурозубок *S. frontalis*, *S. fumeus* и *S. hoyi*, но уровень зараженности их существенно ниже, чем белоногого хомячка [Padgett et al., 1996].

Как уже говорилось выше, роль мелких млекопитающих в прокормлении другого североамериканского переносчика БЛ — клеща *I. pacificus* невелика. Хотя мелкие млекопитающие являются основными резервуарами в очагах с этим переносчиком, уровень зараженности их обычно низок: спирохеты выделены из ушей 7,1–22,2% хомячков *P. maniculatus*, *P. boylii*, *P. truei* [Peavey et al., 1997]. Резервуарами могут служить также высоко зараженные темноногий хомяк (*Neotoma fuscipes*) и калифорнийский кенгуровый прыгун, или кенгуровая крыса (*Dipodomys californicus*) (85,7 и 78,6% соответственно), но в эксперименте при питании на них заразилось меньше клещей, чем на хомячках [Brown et al., 1996 и др.].

В Восточном полушарии основными резервуарами являются различные виды мышей, лесных и реже серых полевков. Судя как по обнаружению антител у животных, так по выделению спирохет из них или из питавшихся на них клещей, наиболее высока зараженность первых двух родов — от 15 до 30–59%, иногда до 80–100%; зараженность серых полевков обычно несколько ниже — до 17–33% [Горелова с соавт., 1996; Gorelova et al., 1995; De Boer et al., 1993; Humair et al., 1993a; Khanakah et al., 1994 и др.]. На огромной территории Евразии значение разных видов этих грызунов как основных резервуаров спирохет меняется в зависимости от их распространения и численности. В западной и центральной Европе (переносчик *I. ricinus*) основными резервуарами считаются наиболее интенсивно зараженные лесная и желтогорлая мыши и рыжая полевка [De Boer et al., 1993; Talleklint, Jaenson et al., 1993; Randolph et al., 1996 и др.]. В очаге БЛ в Швейцарии зараженность лесных мышей составляла 43,6 и 37,2%,

желтогорлых — 20 и 44,4%, рыжих полевков — 25,3 и 20,5% (первая цифра — процент животных, с которых сняты зараженные личинки *I. ricinus*, питавшиеся на них в природе, вторая — процент животных, при питании на которых в эксперименте заразились личинки из культуры) [Humair et al., 1993a]. При этом на основной части Европы ведущую роль в поддержании очагов, по-видимому, играет рыжая полевка из-за более высокой численности. В Дании, несмотря на то, что процент серопозитивных мышей выше, чем полевков (*A. sylvaticus* — 42,1%, *A. flavicollis* — 27,9%, *Mus musculus* — 100%, *M. agrestis* — 32,7%, *C. glareolus* — 17,4%), численность серопозитивных полевков в 1,6 раза больше, чем мышей [Frandsen et al., 1995]. Аналогичные данные приводятся по полевой мышши. В пригороде Берлина среди этих мышей наиболее велик процент зараженных особей, однако менее зараженные, но более многочисленные и широко распространенные виды — желтогорлая мышь и рыжая полевка как резервуар спирохет имеют в 2–3 раза большее значение [Matuschka, Fischer et al., 1992]. В очаге БЛ в Швеции, зараженность личинок *I. ricinus*, питавшихся на рыжих полевках, лесной и желтогорлой мышах, была сходна (33,5–38,7%), а обилие их на мышах даже несколько выше, однако доля рыжей полевки в прокармливание зараженных личинок исследуемой популяции существенно превышала долю мышей (в среднем за 2 года в 2–6 раз) благодаря разнице в численности [Talleklint et al., 1994]. В разные годы соотношение варьирует, различия могут отсутствовать или быть очень большими.

На востоке Европы (переносчики *I. ricinus* и *I. persulcatus*) и в западной Сибири (переносчик *I. persulcatus*) ведущую роль в поддержании очагов БЛ играет доминирующий вид — рыжая полевка [Gorelova et al., 1995 и др.]. В центральной и восточной Сибири и на Дальнем Востоке (переносчик *I. persulcatus*) эта роль, очевидно, принадлежит многочисленным и довольно высоко зараженным красно-серой и красной полевкам, а в Японии — мыши *A. speciosus* [Горелова с соавт., 1994, 1996; Gorelova et al., 1995; Nakao et al., 1993; Sato et al., 1996]. Серые полевки, как уже говорилось, обычно заражены ниже лесных, но в некоторых местностях соотношение может быть обратным. Так, в Иркутской области спирохеты были выделены из 33,3% полевков-экономок (*M. oeconomus*), из 15,8–22,8% красных и красно-серых полевков [Матущенко с соавт., 1996].

Бурозубки, как и в Америке, также могут служить резервуарами спирохет. В обсуждаемом выше очаге БЛ в Швеции обыкновенная бурозубка прокармливала более половины зараженных личинок (49–62% в разные годы, в среднем 51%) [Talleklint et al., 1994]. У этого вида отмечались максимальные показатели численности,

по остальным показателям он не отличался от полевки и мышей. Однако авторы не исключают, что на годы исследований приходилась депрессия численности грызунов, ибо в другие годы в том же районе численность бурозубок была на том же уровне, а грызунов — в несколько раз выше. Значительные колебания зараженности бурозубок отмечены в Новгородской области на северо-западе России: уровень боррелиемии у них за 3 последовательных года наблюдений составлял 44,9%, 0 и 0,9% [Григорьева, 1996; Григорьева и др., 1998]. При этом зараженность снятых с них неполовозрелых фаз *I. persulcatus* все годы составляла 100%, *I. trianguliceps* — 94–100%, имаго *I. persulcatus*, собранных с растительности, — 97,1%. Однако следует отметить, что столь высокие показатели инфицированности клещей и боррелиемии прокормителей (44,9%) резко выделяются среди массива аналогичных данных, приведенных в литературе как по Западному, так и по Восточному полушариям (доля зараженных клещей, снятых с зараженных животных, обычно значительно ниже и почти никогда не достигает 100%; спирохеты в крови удается обнаружить крайне редко даже у видов резервуаров возбудителя при заведомом заражении). К сожалению, авторы не проводят сравнения с другими регионами и не объясняют причин таких различий. Роль бурозубок в циркуляции возбудителя особенно велика в годы депрессии численности грызунов — основных резервуаров спирохет. Кроме того в некоторых регионах, например, в пределах ареала *I. trianguliceps*, они участвуют не только в основном энзоотическом цикле с переносчиком *I. persulcatus*, но и в дополнительном, являясь основными прокормителями *I. trianguliceps*. Этот клещ, хотя и не нападает на человека, но имея общих с *I. persulcatus* прокормителей и, очевидно, являясь переносчиком тех же видов спирохет, способствует поддержанию и циркуляции инфекции в природе. Несколько иная картина отмечалась в Японии. Высокая зараженность *S. unguiculatus* спирохетами установлена на о. Хоккайдо. Спирохеты выделены из тканей ушей 9 из 12 бурозубок (75%) и лишь у 13 из 45 мышей *A. speciosus* (29%) [Nakao et al., 1993]. Но в этом случае бурозубки были заражены, очевидно, иным, чем мыши, видом спирохет. На них, в отличие от *A. speciosus*, преобладали личинки и нимфы *I. ovatus* и выделенный из них и клещей штамм был идентичен эталонному штамму из взрослых *I. ovatus* (непатогенный для человека *B. japonica*).

Серая и черные крысы в тех очагах, где они участвуют в прокармлении переносчиков или даже являются основными прокормителями, заражены боррелиями, равно как паразитирующие на них клещи (до 60%) [Smith et al., 1993]. Известны изолированные очаги БЛ на островах или в зеленых зонах городов, в кото-

рых крысы являются основными резервуарами спирохет [Smith et al., 1993; Duffy et al., 1994; Matuschka et al., 1994, 1996, 1997]. При изучении такого очага в одном из городских парков в центральной Европе выявлено, что наиболее многочисленными прокормителями *I. ricinus* там являются серые крысы и желтогорлые мыши, но роль крыс в поддержании очага была явно выше, т.к. они более сильно поражены клещами *I. ricinus*, особенно нимфами и чаще заражены спирохетами [Matuschka et al., 1996]. Способность крыс воспринимать спирохет при питании на них инфицированных *I. ricinus* и затем служить источником заражения для питающихся на них клещей подтверждена экспериментально [Matuschka et al., 1997]. Значение крыс, особенно серой, как резервуаров спирохет во многом обусловлено их широким распространением и синантропным образом жизни. В связанных с крысами очагах БЛ в зеленых зонах городов численность клещей и, соответственно, риск заражения обычно ниже, чем там, где имеются традиционные прокормители и резервуары спирохет, но благодаря интенсивному посещению людьми этих мест количество контактов их с зараженными клещами может быть велико.

Из большинства средних млекопитающих-прокормителей переносчиков БЛ (белки, бурундуки, ежи, енот, опоссум, различные зайцеобразные и др.), выделены боррелии или показана возможность экспериментального заражения [Anderson, 1991; Lane et al., 1991 и др.], но роль их в поддержании очагов выяснена недостаточно полно. Вероятность заражения у средних млекопитающих значительно выше, чем у мелких, т.к. они прокармливают, главным образом, нимф, а некоторые — и взрослых клещей, кроме того продолжительность жизни их значительно больше. Так, при изучении очага БЛ в Англии было подсчитано, что вероятность получить инфицирующий укус у серой белки (*S. carolinensis*) в 5 раз больше, чем у лесной мыши, и в 37 раз больше, чем у рыжей полевки [Randolph et al., 1996]. Несмотря на это зараженность белок в указанном выше очаге в Англии значительно ниже, чем у лесных мышей (3,6 и 19% соответственно). Тем не менее показано, что в лесных районах Англии белка является одним из важнейших резервуаров спирохет и играет заметную роль в циркуляции возбудителя из-за существенного участия в прокармлении переносчика [Nuttall et al., 1994; Randolph et al., 1996]. Белки из этих очагов в лабораторных условиях сохраняли инфицирующую способность по крайней мере 11 недель (срок наблюдений), выделенный штамм идентифицирован как *B. afzelii* [Craine et al., 1997]. В Швейцарии спирохеты выявлены в коже 4 из 6

обыкновенных белок (*S. vulgaris*) [Humair, Gern, 1998]. Процент зараженных особей среди личинок *I. ricinus*, питавшихся на этих белках, был значительно выше, чем среди голодных личинок, собранных с растительности (64 и 0-3% соответственно), что подтверждает данные о способности белок служить источником заражения для клещей. Представляют интерес различия в видовом составе штаммов боррелий, выделенных (1) из кожи белок, (2) из питающихся на них клещей и (3) из голодных активных клещей с растительности. В первой группе штаммов отмечалось лишь 2 вида — *B. burgdorferi* s.str. и *B. afzelii*, во второй — кроме этих видов имелся *B. garinii*, а в третьей — прибавлялся еще *B. valaisiana*. При этом резко падала доля *B. burgdorferi* s.str.: в первой группе — 13 из 15 изолятов и 1 смесь видов, во второй — 31 из 90, в третьей — 5 из 29. Предполагается, что в исследованном районе Швейцарии белки являются резервуаром лишь *B. burgdorferi* s.str. и *B. afzelii*.

Антитела обнаружены у белок *S. carolinensis* в Северной Америке [Godsey et al., 1987]. Очевидно белки повсеместно играют существенную роль в поддержании очагов БЛ, а широкое распространение белок в пригородах и городских парках увеличивает риск заражения людей.

Высокая восприимчивость бурундуков к спирохетам доказана экспериментально. Все 11 подопытных *T. striatus* заразились при введении им по 10^5 спирохет из штаммов, выделенных от *I. scapularis* и белоногих хомячков из гиперэндемичной зоны (штат Нью-Йорк) [McLean et al., 1993]. Спирохет отмечали в течение 2–5 дней в крови и в течение всего срока наблюдений (около 4 месяцев) — в коже уха и во внутренних органах. Весь этот период бурундуки были инфективны для питающихся на них личинок. В очагах БЛ бурундуки заражены достаточно высоко. Так, в Иллинойсе (США) в августе процент зараженных бурундуков (биопсия уха) был такой же как у белоногих хомячков, а в июне–июле — даже выше [Slajchert et al., 1997]. В Массачусетсе было заражено 75% бурундуков (ксенодиагностика) — немногим меньше, чем белоногих хомячков (90%), и значительно больше, чем *M. pennsylvanicus* (5.5%) [Mather, Wilson et al., 1989]. В Висконсине доля сероположительных особей среди бурундуков была даже немного выше, чем среди белохвостых хомячков (5 из 104 и 8 из 371 соответственно при титре 1:64*) [Godsey et al., 1987]. В штате Мэн зараженность личинок *I. scapularis*, снятых с бурундуков (70%), заметно превышала зараженность личинок с белоногих хомячков и птиц (50 и 25–30% соответственно) [Rand et al., 1998]. Однако экспериментально было по-

*Использованы приведенные в статье данные при равных титрах 1:64. В самой статье указан больший процент сероположительных хомячков (16%) по сравнению с бурундуками (5%), но для первых учитывается титр 1:8, а для вторых — 1:64.

казано, что уровень инфективности у бурундуков заметно ниже, чем у хомячков. При кормлении личинок *I.scapularis* на инфицированных бурундуках заразилось от 6 до 50% особей (в среднем 19,8%), тогда как на белоногих хомячках — от 6 до 100% (в среднем 46,3%) [Mather, Wilson et al., 1989]. Учитывая к тому же более низкую численность бурундуков по сравнению с белоногими хомячками трудно согласиться с предположением Слэйчерта с соавторами [Slajchert et al., 1997], о том что бурундуки являются основным источником заражения для нимф и в несколько меньшей степени — для личинок. Бурундуки несомненно играют существенную роль в очагах БЛ, но, судя по большей части приведенных в литературе материалов, явно меньшую, чем белоногие хомячки. По Евразии подобных данных по бурундукам не имеется, но и там соотношение ролей их и основных резервуаров (мышей и рыжих полевков), очевидно, сходное.

Еноты, скунсы, опоссумы принимают участие в циркуляции возбудителя БЛ, но роль их в очагах в литературе освещена слабо. Процент зараженных особей среди личинок *I.scapularis*, снятых со скунсов и енотов, был ниже, чем среди личинок с белоногих хомячков, в одном и том же очаге в штате Нью-Йорк (5–14 и 40% соответственно). Сходное соотношение отмечается при кормлении на этих животных личинок в экспериментальных условиях [Fish et al., 1990]. У 26% енотов в штате Каролина в крови обнаружены спирохеты [Quellette et al., 1997]. В эндемичных районах США до 79% енотов были сероположительны [Magnaelli et al., 1991]. По другим данным в штате Висконсин антитела не обнаружены ни у енотов, ни у опоссумов, но имелись у бурундуков, белок и белоногих хомячков [Godsey et al., 1987].

Сведений по ежам сравнительно немного, но все авторы отмечают их важную роль в циркуляции спирохет. Так в Ирландии, где ежи обильно поражены личинками и нимфами *I.ricinus*, большая часть питавшихся на них в природе клещей была заражена и при следующем питании в лаборатории заразила полевков [Gray et al., 1994]. В Швейцарии *I.ricinus* и специфический паразит ежей *I.hexagonus* (также являющийся переносчиком боррелий) паразитировали на всех исследованных ежах в пригородной зоне, а *I.hexagonus* — даже в черте города. Спирохеты обнаружены в клещах, питавшихся на 12 из 13 ежей в естественных условиях, личинки обоих видов заразились при питании в лаборатории на всех 13 ежах. Из ежей выделены все 3 патогенных для человека евразийских вида боррелий — *B.burgdorferi* s.str., *B.afzelii*, *B.garinii* [Gern et al., 1996, 1997]. Хотя *I.hexagonus* не нападает на человека, значение этих клещей и их основных хозяев ежей для циркуляции возбудителей БЛ в городских зонах Европы

достаточно велико, особенно учитывая восприимчивость к спирохетам домашних животных [Gern et al., 1996, 1997].

Представители отряда зайцеобразных также служат резервуарами спирохет. Однако конкретных данных по этому вопросу в литературе мало. Хотя вероятность получения инфицирующего укуса у зайцев *L.timidus* и *L.europaes* значительно выше, чем у мелких млекопитающих, благодаря высокому обилию на них нимф и взрослых *I.ricinus*, роль их в циркуляции спирохет гораздо меньше. Так, например, в очаге БЛ в пригороде Стокгольма (Швеция) процент зараженных особей среди снятых с обоих видов зайцев личинок *I.ricinus* был ниже, чем среди личинок с грызунов и насекомоядных (14,9–16,7 и 33,5–59,8% соответственно). Хотя зайцы прокармливали там значительную часть популяции *I.ricinus* (около трети личинок и более половины нимф и взрослых клещей), лишь менее 10% зараженных личинок питалось на них, в то время как на мелких млекопитающих — более 90% [Talleklint, Jaenson, 1993; Talleklint et al., 1994]. Всего 3% сероположительных особей выявлено среди зайцев в Хорватии, тогда как среди косуль — 23% [Golubic et al., 1995]. Экспериментально показано, что сыворотка зайцев *L.timidus* обладает обусловленным компонентом боррелицидным эффектом в отношении всех основных видов возбудителей БЛ [Kurtenbach, Sewell et al., 1998]. Тем не менее, учитывая широкое распространение и высокую численность зайцев, возросшую во многих странах за последние годы, можно предположить, что значение их в поддержании очагов достаточно велико, не говоря об изолированных очагах БЛ на островах в Балтийском море, где *L.timidus* является единственным прокормителем всех активных фаз *I.ricinus* и резервуаром спирохет. Зараженные личинки были сняты с 9 из 11 исследованных зайцев, а уровень зараженности нимф на этих островах (по сборам с растительности) был такой же как на других близлежащих территориях с разнообразной фауной млекопитающих [Jaenson et al., 1996].

В Западном полушарии ситуация несколько иная. Зайцеобразные, как уже говорилось, широко распространены в Северной Америке, но связаны, главным образом, с второстепенными переносчиками — *I.dentatus*, *I.neotomae*. В таких очагах кролики являются основными прокормителями переносчиков и резервуарами спирохет, и, соответственно, зараженность их очень высока. Например, у 90% *S.floridanus* в штате Нью-Йорк обнаружены антитела, спирохеты выделены из почек кроликов и из снятых с них личинок и нимф *I.dentatus* [Anderson et al., 1989; Telford et al., 1989]. Но это так называемые “замаскированные” очаги, т.к. переносчик *I.dentatus* редко нападает на человека. Связи *B.burgdorferi* с клещами, паразитирующими исклю-

чительно на кроликах, дают основания предполагать наличие очагов в зонах, где заболевания человека не зарегистрированы. В Калифорнии антитела обнаружены у 67–100% *S.bachmani* и у 73–90% *L.californicus*, у 4% отмечалась спирохетемия [Lane et al., 1991; Lane, Regnery, 1989]. В южном Техасе антитела обнаружены почти у 30% *L.californicus* и *S.audubonii* [Burgess et al., 1989]. Способность зайцеобразных служить резервуарами спирохет позволяет использовать некоторых из них, например, новозеландского кролика, в качестве лабораторной модели при изучении взаимоотношений хозяев с переносчиками и возбудителями БЛ.

Среди крупных млекопитающих наиболее велика в очагах БЛ роль диких парнокопытных, она далеко неоднозначна и многие аспекты ее остаются неясными. Вероятность получения инфицирующего укуса у этих прокормителей взрослых клещей всех основных переносчиков очень велика. Клинические признаки БЛ у копытных в эндемичных зонах не зарегистрированы, но антитела к боррелиям у них отмечаются регулярно. В США антитела к боррелиям выявлены у 38,5% чернохвостых оленей (*O.hemionus*), у 24% ланей, у 5,9% оленей аксисов (*C.axis*) [Lane et al., 1986]. Максимальное количество серопозитивных особей (до 88%) отмечается среди белохвостых оленей, но оно резко падает (до 2–5%) там, где численность основного переносчика *I.scapularis* низкая. Связь между процентом сероположительных белохвостых оленей, с одной стороны, и численностью и зараженностью клещей, с другой, настолько четкая, что предлагается использовать серологический анализ этих копытных как чувствительный метод оценки эпидопасности исследуемой территории [Bosler et al., 1984; Gill et al., 1994].

Наличие спирохет у копытных установить удавалось гораздо реже. В природных условиях часть исследователей не смогла выявить спирохет у белохвостых оленей даже при высоком обилии клещей на них в том числе зараженных [Gill et al., 1992 и др.]. По другим данным боррелии обнаружены в крови 32,4% белохвостых оленей [Bosler et al., 1983, 1984], 27% чернохвостых оленей, 50–56% ланей и аксисов [Lane et al., 1986]. При лабораторном заражении белохвостых и чернохвостых оленей спирохеты выделены из крови, кожи и внутренних органов [Oliver et al., 1992; Lane et al., 1994]. Экспериментально установлено, что белохвостые олени, хотя бы в течение нескольких недель после инфицирования могут служить источником боррелий для питающихся на них *I.scapularis* [Oliver et al., 1992]. Однако процент заразившихся особей был довольно низок (11–27% личинок и 0–3,3% нимф, в среднем 9%), несмотря на очень высокую дозу спирохет, введенную оленю — 2×10^7 , очевидно, значительно превышающую возможную в природе.

Зараженные клещи встречаются на копытных в эндемичных зонах, но нерегулярно и в небольшом количестве. Спирахеты были выделены лишь из 1% нимф *I.scapularis*, перелинявших из многочисленных личинок, питавшихся на белохвостых оленях в природных условиях, что значительно ниже зараженности голодных активных нимф в той же местности (23%), но вполне соответствует уровню трансовариальной передачи [Telford et al., 1988]. В целом, по данным ряда авторов, зараженность разных фаз *I.scapularis*, снятых с белохвостого оленя в различных районах США, колебалась от 0 до 28%, чаще в пределах 5–10% [Bosler et al., 1984; Amerasinghe et al., 1992].

Данных о зараженности диких копытных в Восточном полушарии гораздо меньше. Антитела к боррелиям в Европе выявлены у 12–52% копытных: косули (*C.capreolus*), лани (*Dama dama*), благородного оленя (*C.elaphus*), зубра (*Bison bonasus*) [Webster et al., 1994; Golubic et al., 1995; Rijpkema et al., 1996; Sinski et al., 1996], в Японии — у 75% пятнистых оленей (*C.nippon*) и у 23% сероу (*Capricornis crispus*) [Isogai et al., 1991; Sugiyama et al., 1998]. Спирахеты обнаружены в коже пятнистых оленей [Kimura et al., 1995].

Для всех основных переносчиков БЛ повсеместно за очень редким исключением характерно, что процент инфицированных среди клещей, питавшихся на копытных, ниже, чем среди голодных клещей на растительности или питавшихся на других животных, например, на мелких млекопитающих. Так, в Швеции среди большого количества паразитирующих на косулях и лосях всех активных фаз *I.ricinus* зараженные особи не обнаружены, хотя инфицированность личинок и нимф, снятых с мелких млекопитающих, достигала 62%, а нимф и взрослых, собранных с растительности, — 9% [Jaenson et al., 1992; Talleklint et al., 1994].

Неоднократно отмечалась более низкая зараженность самцов и самок *I.scapularis*, питавшихся на белохвостых оленях, по сравнению с голодными клещами с растительности (в 2–3 и даже в 100 раз) [Bosler et al., 1984; Amerasinghe et al., 1992; Lacombe et al., 1993; Mather et al., 1992; Sonenshine et al., 1995]. Эти различия авторы объясняют рядом причин: от методических ошибок из-за трудности обнаружения спирохет у сытых клещей [Москвитина с соавт., 1995; Lacombe et al., 1993] до меньшей активности нападения на хозяев зараженных особей по сравнению с незараженными [Mather et al., 1992]. Одной из рассматриваемых причин является боррелицидная активность сыворотки оленей [Lacombe et al., 1993]. В эксперименте обусловленный компонентом боррелицидный эффект сыворотки благородного оленя (*C.elaphus*), неконтактировавшего ранее с клещами, в отношении всех основных возбудителей БЛ был заметно выше, чем у

других исследованных животных, возможных хозяев возбудителей и переносчиков этой инфекции [Kurtenbach, Sewell., 1998]. Спирохет обнаруживали в крови оленей и в снятых с них клещах лишь при низких титрах антител (1:64 и ниже), при более высоких титрах (1:128 и 1:256) спирохет выявить не удалось [Bosler et al., 1984]. В то же время известны данные, показывающие отсутствие зависимости между иммунным статусом косуль и наличием спирохет в собранных с них клещах [Rijpkema et al., 1996]. Предполагается, что питание на копытных из-за происходящей при этом потери возбудителя ранее зараженными клещами может вести к снижению уровня зараженности популяции переносчика [Matuschka et al., 1993]. При сравнении зараженности *I. ricinus* в различных районах Ирландии отмечена обратная корреляция с обилием копытных. В огороженных местах обитания ланей уровень зараженности самцов, самок и нимф *I. ricinus* был значительно ниже, чем на участках, где лани отсутствовали (0–5 и 8–19% соответственно) [Gray et al., 1992]. При снижении численности копытных обычно отмечается снижение численности клещей при увеличении их зараженности. Однако при сильном снижении численности копытных и клещей, зараженность последних быстро падает до нуля [Mount et al., 1997]. Высокая численность оленей при низкой численности грызунов вынуждает неполовозрелых клещей питаться на оленях и их зараженность падает при росте численности [Talleklint et al., 1996]. Однако имеются и противоположные данные. Так, в Оклахоме спирохеты не были обнаружены в голодных *I. scapularis* с растительности, но их удалось выявить в снятых с белохвостого оленя полусытых *I. scapularis* и *D. albipictus*, правда путем пассирования на чувствительных животных. Попытка выделить спирохет из этих клещей при помощи культивирования дала отрицательный результат, но при введении части материала 20 белоногим хомячкам лабораторной линии 3 зверька заразились [Kosan et al., 1992].

Тем не менее большинство приведенных в литературе данных свидетельствует о том, что дикие копытные не имеют серьезного значения как резервуары спирохет. Однако высокая численность копытных как прокормителей взрослых клещей — основных переносчиков БЛ является одним из определяющих факторов существования очагов и заражения людей. Особенно четко это проявляется в отношении белохвостого оленя и клеща *I. scapularis* [Lane et al., 1991; Daniels et al., 1993; Spielman, 1994]. Более того, рост заболеваемости БЛ и расширение распространения этой инфекции в Европе и Америке в последние десятилетия связывают с восстановлением лесов, увеличением ареала и численности копытных [Spielman et al., 1984; Lane et al., 1991; Jaenson et al., 1992; Gustafson,

1994; Spielman, 1994]. Напротив, снижение численности копытных, как уже говорилось, ведет к падению численности переносчиков. Хотя уровень зараженности последних при этом не меняется или даже несколько увеличивается, общее число зараженных особей падает и, соответственно, уменьшается эпидемиологическая опасность территории. Предлагается даже использовать огораживание мест обитания копытных в качестве зоофилактики как средство защиты населения от БЛ.

Очень сходна роль домашних непарно- и парнокопытных. Однако, в отличие от диких копытных, среди домашних широко распространены случаи заболевания БЛ, например, артриты коров и лошадей [Burgess, Gendron-Fitzpatrick et al., 1987; Bernard et al., 1990; Isogai et al., 1992]. Антитела к боррелиям выявлены повсеместно в эндемичных зонах как у больных, так и у внешне здоровых животных. В Висконсине (США) сероположительные коровы обнаружены в 66% стад, в отдельных стадах было до 15% и более таких коров (в среднем 7%) [Ji et al., 1994]. В Японии на о. Хоккайдо отмечалось до 23% коров с антителами [Isogai et al., 1992]. В эндемичных районах США 6–14% лошадей были сероположительными, в высокоэндемичных — до 80% [Cohen et al., 1988; Bernard et al., 1990; Magnarelli et al., 1997]. В Бретани (Франция) антитела выявлены у 23,7–74% верховых лошадей [Doby et al., 1987]. В эндемичной зоне в Болгарии антитела обнаружены у 45,5% коз и у 22,4% овец [Angelov et al., 1996].

Спирохеты выделены из мозга лошадей, крови и печени коров, причем даже в неэндемичной зоне [Burgess, Gendron-Fitzpatrick et al., 1987; Burgess, Mattison et al., 1987; Burgess et al., 1993]. Данных о выделении спирохет из клещей, снятых со скота, не имеется. По сравнению с лесными участками, где скот исключен как прокормитель, численность клещей на пастбищах обычно выше, а зараженность ниже, к тому же зараженные особи встречаются, как правило, лишь по краям пастбищ [Gray et al., 1995]. Установлено, что овцы могут играть ведущую роль в циркуляции спирохет при отсутствии других подходящих прокормителей клещей. На возвышенных поросших вереском лугах северо-западной Англии, где овцы прокармливают практически всех нимф и взрослых *I. ricinus* и подавляющее большинство личинок, зараженность голодных клещей достигает 20% [Ogden et al., 1997]. Предполагается, что клещи получают спирохет при совместном питании на одном участке тела овцы большого количества зараженных и незараженных особей, где возникает локальная инфекция. Особенно интенсивен этот процесс, очевидно, в период максимальной численности клещей в мае и сентябре.

Роль крупных хищников как резервуаров возбудителей БЛ практически неизвестна. Име-

ются отдельные данные, показывающие восприимчивость некоторых видов к спирохетам, как в природе, так и в лабораторных условиях и способность заражать питающихся на них клещей. У молодых волков (*Canis lupus*) после лабораторного инфицирования обнаружены спирохеты во внутренних органах и антитела, что свидетельствует о возможном заражении их в естественных условиях; у диких волков антитела были обнаружены в одном случае из 78 [Kazmierczak et al., 1988]. В качестве носителя спирохет зарегистрирован черный медведь (*Ursus americanus*) [Anderson, 1991]. Спирохеты и антитела к ним выявлены у койотов (*C. latrans*), доля серопозитивных среди них в Техасе (США) составляла 53% [Anderson, 1991; Lane et al., 1991]. В Японии спирохеты выделены из клещей *I. persulcatus*, снятых с лис (*Vulpes vulpes*) из природы, и из кожи и внутренних органов самих лис [Isogai et al., 1994].

В связи с выявлением очагов БЛ и зараженных клещей в непосредственной близости от жилищ человека — в парковых зонах городов и в пригородах — особую актуальность приобретает вопрос об участии в циркуляции спирохет домашних собак и кошек. К сожалению, данные по этим животным относятся, главным образом, к Западному полушарию. Восприимчивость к спирохетам у собак достаточно высока. В лабораторных условиях заболело до 100% собак, на которых питались зараженные клещи [Bosler et al., 1992; Appel et al., 1993]. Известны многочисленные случаи заболевания (преимущественно артритами) собак, покусанных клещами из природы [Appel et al., 1993]. Серопозитивные собаки не только с клиническими признаками, но и внешне здоровые встречаются в эндемичных зонах повсеместно, процент их колеблется от 4–6 до 70–100 [Burgess, 1986; Magnarelli, Anderson, Schreier, 1990; Falco et al., 1993; Magnarelli et al., 1997]. Спирохет регулярно выделяют из кожи и внутренних органов, реже из крови и мочи собак, зараженных как в природе, так и в лаборатории [Burgess, 1986; Bosler et al., 1992; Cerry et al., 1994], а также из клещей, напавших на собак в природных условиях и из накормленных на зараженных собаках в эксперименте [Mather et al., 1994].

В Восточном полушарии исследования собак начались недавно. ДНК спирохет обнаружена в моче собак в Германии, почти у всех таких собак отмечались клинические проявления болезни — цистит, простатит [Bauerfeind et al., 1998]. 27% клещей *I. ricinus*, снятых с собак в ветеринарных клиниках Германии, было заражено [Beichel et al., 1996]. Нет оснований считать, что роль собак в очагах БЛ в Восточном и Западном полушариях будет различна.

Собаки, очевидно, могут служить резервуаром спирохет, а так как они участвуют в прокормлении клещей и в заносе их на садовые

участки, лужайки вблизи домов, в городские парки, они существенно увеличивают опасность заражения человека. С увеличением урбанизации среды роль собак как резервуара спирохет все более возрастает. Очень велико значение собак как индикаторов риска заболевания людей. Собаки в большей степени, чем люди, контактируют с клещами и, соответственно, у них больше возможность заражения. Число сероположительных собак (на 100 тысяч) во много раз превышает число больных людей (на 100 тысяч), но так как уровни этих показателей меняются, как правило, синхронно, выявление сероположительных собак считается чувствительным, удобным и доступным способом оценки потенциальной опасности территории [Lindenmayer et al., 1991; Falco et al., 1993].

Роль домашних кошек в очагах БЛ изучена гораздо слабее. Известно, что в эндемичных зонах до 33% кошек сероположительны, спирохеты выделены из снятых с них клещей [Magnarelli, Anderson, Levine, 1990; Beichel et al., 1996]. Учитывая возможность орального заражения животных [Burgess, 1989] не исключено заражение кошек при поедании инфицированных крыс и мышей. Предполагается, что кошки в очагах БЛ увеличивают риск заражения своих владельцев [Lane et al., 1991]. Домашних кошек предлагают в качестве модели для изучения патогенеза БЛ и испытания вакцины, т.к. клиническая картина и гистопатология у кошек и людей сходны [Gibson et al., 1995].

Возбудители БЛ — единственные из известных боррелий, инфицирующих как млекопитающих, так и птиц. Повсеместно в очагах БЛ зараженные клещи обнаружены на большинстве видов птиц — прокормителей клещей, главным образом, воробьиных. По данным разных авторов, как в Западном, так и в Восточном полушариях заражено 10–20%, реже до 30% питающихся на таких птицах клещей [Anderson et al., 1984, 1990; Magnarelli et al., 1992; Humair et al., 1993b, 1996; Rand et al., 1998; Smith et al., 1996 и др.]. Исключением являются очаги БЛ в Калифорнии, где роль птиц в прокормлении переносчика *I. pacificus* и, соответственно, в циркуляции боррелий очень мала [Lane et al., 1991]. Зараженные клещи, снятые с птиц, при следующем после линьки питании способны инфицировать лабораторных животных [Anderson et al., 1990].

Выделены штаммы спирохет из крови, кожи, печени различных видов славков, дроздов, воробьев, фазанов из природы [Anderson et al., 1984; Humair et al., 1996; Miyamoto et al., 1996; Graine et al., 1997 и др.]. У значительно большего числа видов обнаружены антитела к возбудителям БЛ [Anderson, 1991]. В эксперименте доказана способность воспринимать, длительно сохранять спирохет и служить источником заражения для питающихся на них клещей у

фазана *P.colchicus* (Англия) [Kurtenbach, Carey et al., 1998] и у виргинской куропатки *Colinus virginianus* (США) [Bishop et al., 1994]. Спирохеты в крови у них обнаруживались в течение 2–3 недель после инфицирования, при этом не отмечалось каких-либо клинических проявлений и гистопатологических изменений внутренних органов. При питании на экспериментально зараженных фазанах заразилось от 8 до 60% личинок *I.ricinus*, инфективность сохранялась по крайней мере в течение 3 месяцев [Kurtenbach, Carey et al., 1998]. Экспериментально выявлена восприимчивость к боррелиям диких уток (*Anas platyrhynchos*), не контактирующих в природе с клещами. Спирохет вводили внутривенно и через рот. У всех уток возбудитель затем выделен из внутренних органов, из содержимого клоаки, у некоторых — из крови; у всех обнаружены антитела [Burgess, 1989]. При экспериментальном заражении канареек (*Serinus canaria*) спирохеты обнаружены в крови, в печени и других внутренних органах, в фекалиях. Все птицы были сероположительны, отмечались слабые клинические признаки (диарея) [Olsen et al., 1996].

Предполагается, что клещи могут заражаться не только при кратковременной спирохетемии птиц, но и при совместном питании зараженных и незараженных особей на неинфицированном хозяине [Stafford et al., 1995]. При многолетнем исследовании очага БЛ в юго-восточном Коннектикуте (США), было выявлено, что зараженность личинок *I.scapularis* высока (17,1–19,5%) преимущественно на тех видах птиц, на которых одновременно питается большое количество нимф, например, на крапивнике (*Thryothorus ludovicianus*), вороньем дрозде (*Quiscalus quiscula*). На тех видах, на которых нимфы малочисленны, зараженность личинок невелика, например, на желтогорлой славке (*Seiurus aurocapillus*) — 1,6%. Однако на некоторых видах птиц, явно имеющих значение как резервуары спирохет, высокая зараженность личинок регистрируется даже при низком обилии нимф, например, на крапивнике домовом (*Troglodytes eadon*) она равна 14,9%. Напротив, на американском большом дрозде (*Hylocichla mustellina*), на американском пересмешнике (*Dumetella carolinensis*) зараженность личинок всегда низкая или вообще отсутствует, несмотря на обилие нимф. В целом зараженность личинок, питавшихся на многих видах птиц в этом очаге, превышала зараженность личинок, снятых с белого хомячка (7,4%) [Stafford et al., 1995]. Однако такое соотношение встречается редко. Обычно в природе доля инфицированных особей среди клещей, снятых с птиц, ниже, чем среди клещей, питавшихся на мелких млекопитающих [Anderson et al., 1984; Ran et al., 1998]. Так, в другом очаге БЛ в Коннектикуте при одинаковой поражен-

ности личинками и нимфами *I.scapularis* белого хомячка и массовых видов птиц — болотного воробья (*Melospiza georgiana*), земляной славки (*Geothlypis trichas*), американского пересмешника — зараженность клещей, питавшихся на птицах, составляла 7–19%, питавшихся на хомячке — 25–29% [Anderson et al., 1984].

Противоречивые данные получены по роли в циркуляции боррелий таких массовых прокормителей клещей, как американский пересмешник и черный дрозд (*Turdus merula*). В указанном выше очаге в Коннектикуте из крови пересмешника выделена спирохета, а среди питавшихся на нем *I.scapularis* отмечались зараженные особи, хотя реже, чем среди клещей, снятых с воробья и славки [Anderson et al., 1984]. В другом очаге на острове у побережья штата Массачусетс в клещах с пересмешника спирохет не обнаружено при очень высокой зараженности клещей с белого хомячка. При кормлении клещей из лабораторной культуры на отловленных там же пересмешниках заражения также не произошло [Mather, Telford et al., 1989]. В штате Мэн за 8 лет наблюдений на пересмешниках не обнаружено зараженных личинок *I.scapularis*, процент зараженных особей среди снятых с них нимф был значительно ниже, чем среди голодных нимф, собранных с растительности (5,7 и 24% соответственно) [Rand et al., 1998]. Отсутствие спирохет в клещах с пересмешника отмечалось и другими авторами [Stafford et al., 1995]. Возможно, спирохеты не выявлены из-за недостаточного большого объема исследованного материала. Однако не исключено, что клещи могут терять спирохет при питании на пересмешнике.

В Восточном полушарии черный дрозд (*T.merula*), по одним данным, не может служить резервуаром возбудителя БЛ и даже снижает зараженность популяций клещей в природе [Matuschka, Spielman, 1992]. Зараженные клещи при питании на этих птицах в эксперименте не только не могли заразить их, но и сами теряли спирохет. Не удалось обнаружить инфицированных особей среди клещей, снятых с дроздов из природы, при высокой зараженности клещей, собранных с мышей. По другим данным, черный дрозд является полноценным резервуаром спирохет. В Чехии *B.garinii* обнаружены в клещах, снятых с 3 из 8 обследованных черных дроздов, причем количество спирохет в этих клещах было намного больше, чем в клещах с других видов птиц [Hubalek et al., 1996]. В Швейцарии из 9 отловленных дроздов 7 оказались зараженными (пробы кожи, ксенодиагностика) [Humair et al., 1996; Humair, Postic et al., 1998]. Все 3 исследованных при помощи ксенодиагностики дрозда послужили источником заражения для личинок *I.ricinus* (заразилось от 5 до 50% особей, в среднем 39%), причем

спирохеты из кожи были выделены лишь у одного. Характерно, что в коже птиц обнаружены только *B. valaisiana* и *B. garinii* примерно в равном соотношении, тогда как в клещах резко преобладали *B. valaisiana* (86%), значительно реже (по 12%) встречались *B. garinii* и *B. afzelii* (превышение 100% в сумме за счет случаев смешанной инфекции). *B. burgdorferi* s.str. при этом не были выявлены вообще, но встречались в клещах, собранных с растительности [Humair, Postic et al., 1998]. Полученные данные еще раз подтверждают приуроченность *B. garinii* и *B. valaisiana* к птицам и, соответственно, существенное участие птиц, особенно такого многочисленного и широко распространенного прокормителя, как черный дрозд, в циркуляции этих спирохет. Не исключено, что различия в материалах разных авторов связаны с видовыми особенностями спирохет и, возможно, будут сняты при повсеместной идентификации видов.

Известно, что при высокой численности некоторые виды птиц могут иметь весьма существенное значение как резервуары боррелий и прокормители переносчика, например, фазаны в ряде районов Англии, где их плотность достигает 50 особей на га [Nuttall et al., 1994; Randolph et al., 1996; Kurtenbach, Carey et al., 1998]. Идентификация видов спирохет позволила выявить ряд интересных закономерностей в одном из таких очагов на юго-востоке Англии [Kurtenbach, Peasey et al., 1998]. В исследованном очаге доминировали *B. garinii*, несколько реже встречались *B. valaisiana* и очень редко — *B. burgdorferi* s.str. *B. afzelii* не были обнаружены. Несмотря на то, что там отмечались довольно высокие численность и зараженность рыжих полевок (одного из основных резервуаров спирохет в других очагах), было показано, что роль их в циркуляции возбудителей очень мала. Это связано с тем, что рыжие полевки, хотя и заражались *B. garinii*, не могли служить источником заражения этим видом спирохет. В эксперименте при кормлении личинок *I. ricinus* на партии рыжих полевок из природы (заражено 19%, главным образом *B. garinii*) заразилось лишь 1,3% особей, причем только *B. burgdorferi* s.str. Предполагается, что на обследованной территории в циркуляции доминирующих *B. garinii* и *B. valaisiana* в качестве резервуара участвуют, в основном, фазаны, тогда как грызуны — лишь в циркуляции редкого вида *B. burgdorferi* s.str.

Экспериментально показана прямо противоположная реакция сыворотки фазанов *P. colchicus* на разные виды спирохет: сильный боррелицидный эффект, обусловленный комплексом, проявляется в отношении *B. afzelii* и полностью отсутствует в отношении *B. garinii* и *B. valaisiana* [Kurtenbach, Sewell et al., 1998].

В некоторых, хотя и немногочисленных очагах, птицы являются единственными резер-

вуарами возбудителя БЛ и прокормителями переносчиков. Таковы, например, островные очаги, поддерживающиеся только за счет колониальных морских птиц, т.к. млекопитающие там не обитают вообще [Olsen et al., 1993]. Однако этим очагам свойственен и свой вид переносчика — паразит морских птиц *I. uriae*.

Таким образом, птицы могут служить резервуаром спирохет в очагах БЛ, но роль их в циркуляции возбудителей, по данным большинства авторов, существенно ниже, чем мелких млекопитающих. Наиболее важны виды — массовые прокормителями клещей. Как и у млекопитающих, имеет значение не только численность отдельных видов птиц, но и обилие клещей на них: чем выше показатели обилия, тем больше процент зараженных особей [Stafford et al., 1995]. К сожалению, очень мало сравнительных данных по способности разных групп позвоночных воспринимать, сохранять возбудителя БЛ и служить источником заражения. Вероятно, у птиц эта способность значительно ниже, чем у мелких грызунов и насекомоядных. Косвенным подтверждением является меньшая зараженность клещей, питавшихся на птицах, по сравнению с клещами, питавшимися на мелких млекопитающих в том же очаге, при более высокой доле нимф на птицах — основных источников заражения.

Участие птиц в прокормлении нимф в очагах БЛ имеет немаловажное значение и по другой причине: именно получение нимфами спирохет при питании определяет, в основном, зараженность взрослых клещей. Как показали экспериментальные исследования, высокая (70–100%) трансфазовая передача отмечается только непосредственно после питания на инфицированном животном, эффективность следующей трансфазовой передачи без дополнительного инфицирования значительно ниже — 10–30% [Васильева, Наумов, 1996; Наумов с соавт., 1998].

Особенно велика роль птиц в поддержании очагов БЛ в годы депрессии численности грызунов. Птицы благодаря высокой подвижности способствуют перемешиванию популяций возбудителей. В результате заносов птицами зараженных клещей на большие расстояния возникают новые очаги на ранее неземидичных территориях часто в непосредственной близости от жилищ человека [Schulze et al., 1986; Smith et al., 1996]. Многие из таких очагов могут существовать лишь благодаря этим заносам. Экспериментальное заражение водоплавающих птиц через рот свидетельствует о возможности транспортировки боррелий на значительные расстояния без участия переносчика [Burgess, 1989]. Вопрос о роли птиц в очагах БЛ явно требует дальнейшего изучения, причем с идентификацией видов возбудителей, учитывая неодинаковую адаптацию разных видов спирохет к различным группам хозяев.

Рептилии, по мнению большинства авторов, не могут служить резервуарами спирохет даже в тех очагах БЛ, где они являются основными прокормителями переносчиков [Andersen, 1991; Lane et al., 1991 и др.]. Более того, одной из причин низкой зараженности клеща *I.pacificus* по сравнению с другими переносчиками считается питание неполовозрелых фаз этого вида преимущественно на ящерицах *S.occidentalis*.

Сероположительные особи были выявлены в небольшом количестве как в природных условиях, так и при экспериментальном инфицировании ящериц [Lane et al., 1991; Manweiler et al., 1992]. Однако из 366 личинок, снятых с ящериц, ни одна не была заражена, из 521 нимфы — только 2 (0,4%) [Lane et al., 1991]. Спирохеты не были обнаружены в крови и тканях этих ящериц из природы, даже тех, с которых были сняты зараженные клещи; в эксперименте в большинстве случаев не удалось заразить молодых и взрослых особей ни инокуляцией спирохет, ни кормлением зараженных клещей [Manweiler et al., 1990; Lane, Loye, 1989; Lane et al., 1991]. Зараженные нимфы *I.pacificus* при питании в эксперименте на ящерицах *S.occidentalis*, как гипериммунизированных, так и серонегативных теряли спирохет. После линьки ни в одном из взрослых клещей спирохеты не были обнаружены, в отличие от контрольных, питавшихся на неиммунном кролике. Почти все спирохеты, помещенные в плазму или сыворотку крови ящериц, погибали менее, чем за один час, тогда как в плазме или сыворотке мыши они выживали в течение 72 часов. В сыворотке ящерицы, предварительно прогретой до 100°C в течение 10 мин., спирохеты также оставались живыми 72 часа. Предполагается, что кровь ящериц содержит термолабильный боррелицидный фактор, скорее всего протеин, который разрушает спирохет в средней кишке питающихся клещей [Lane et al., 1998].

В Восточном полушарии наблюдается аналогичная картина. Среди личинок *I.ricinus*, снятых с ящериц *L.agilis* в естественных условиях, не обнаружено зараженных. Не удалось заразить личинок и при экспериментальном кормлении их на ящерицах, на которых предварительно питались инфицированные нимфы. Предполагается, что зараженные клещи, питаясь на ящерицах, теряют спирохет, и ящерицы, прокармливая большое число нимф, понижают зараженность популяций переносчиков [Matuschka, Fischer et al., 1992; Matuschka et al., 1997].

Однако изредка удавалось получить противоположные результаты. Так, экспериментально установлена способность сцинка (*E.inexpectatus*) и игуаны (*Anolis carolinensis*) воспринимать спирохет при инокуляции или при укусе зараженных *I.scapularis* и сохранять инфицирующую способность по крайней мере в течение 5 недель [Levin et al., 1996]. При питании на сцинках

заразилось более 20% личинок, на отдельных особях до 34%, на игуанах — несколько меньше. Эти данные показывают возможность участия сцинков и игуан в циркуляции спирохет, но насколько она осуществляется в природе неизвестно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем сообщении из-за большого объема и многоплановости материала освещена только часть вопросов по одному из основных компонентов паразитарной системы БЛ — резервуарам возбудителя в очагах. Показан круг возможных прокормителей основных переносчиков БЛ, дана общая оценка их роли в циркуляции возбудителей и поддержании очагов, почти не касаясь взаимоотношений позвоночных и боррелий. Данные по этим вопросам, относящиеся, главным образом, к мелким млекопитающим — сезонные и годовые изменения зараженности, локализация спирохет в зараженных животных, иммунный статус, инфективная способность последних и прочее будут изложены в следующем сообщении.

Приведенные материалы свидетельствуют, что в поддержании природных очагов БЛ может принимать участие очень большое число видов млекопитающих, птиц, рептилий разных таксономических и экологических групп. Основными резервуарами общепризнанно считаются доминирующие виды мелких млекопитающих. Однако для поддержания очагов большое значение имеют не только животные — резервуары, но и ряд слабо восприимчивых или возможно невосприимчивых к спирохетам прокормителей переносчиков, таких как дикие копытные в Америке и некоторых европейских странах или ящерицы в очагах на западе США, во многом определяющие распространение, численность и, косвенно, даже уровень зараженности переносчиков.

В то же время ряд причин затрудняет точную оценку роли тех или иных групп животных в очагах БЛ. Основными, на наш взгляд, являются отсутствие при проведении большинства экологических исследований идентификации видов спирохет, несопоставимость многих приводимых сведений из-за методических различий, недостаточная разработка и редкое применение уже имеющихся сравнительных количественных показателей, отсутствие четких стандартов в характеристике зараженности и восприимчивости животных.

В этом плане кажется перспективным широкое проведение комплексных многолетних исследований модельных очагов в разных частях нозоареала БЛ с обязательной идентификацией видов возбудителей и учетом показателей и методов, отработанных при изучении природных очагов других инфекций, таких как туляремия или клещевой энцефалит.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке программы “Интеграция”, грант №2.1–362 “Медико-биологический центр: Биология возбудителя и клиника болезни Лайма”. Автор приносит глубокую благодарность за помощь в подборе литературы и подготовке материала профессору Р.Л.Наумову (ИМПИТМ им. Е.И.Марциновского), профессору И.Г.Харитоненкову, канд. биол. наук О.В.Бураковой (МГУ им. М.В.Ломоносова), канд. биол. наук О.В.Волцит (Зоологический музей МГУ), доктору И.В.Успенскому (Иерусалимский университет).

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ю.С. 1996. Место иксодовых клещей в лесных экосистемах // Паразитология. Т.30. Вып.3. С.193–204.
- Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд.Биол. Вып.2. С.41–50.
- Болотин Е.И. 1991. Особенности очагов клещевого энцефалита юга Дальнего Востока. Владивосток. 96 с.
- Васильева И.С., Наумов Р.Л. 1996. Паразитарная система болезни Лайма, состояние вопроса. Сообщение 1. Возбудители и переносчики // Асагана. Vol.4. №1–2. P.53–75.
- Васильева И.С., Никифоров Л.П. 1968. Личинки и нимфы таежного клеща и их связи с мелкими млекопитающими Кемчугского стационара // Сб. “Вопросы эпидемиол. клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге”. М. С.168–187.
- Горелова Н.Б., Белленгер Э., Постик Д. и др. 1996. Спонтанная микстзараженность грызуна боррелиями и лептоспирами // Мед. паразитол. №4. С.53. [Горелова Н.Б. и др.] Gorelova N.B., Korenberg E.I., Kovalevskii Y.V. et al. 1995. Small mammals as reservoir hosts for borrelia in Russia // Zbl. Bakteriол. Vol.282. №3. P.315–322.
- Григорьева Л.А. 1996. Землеройки как резервуар боррелий на Северо-Западе России // Паразитология. Т.30. Вып.5. С.458–460.
- Григорьева Л.А., Третьяков К.А. 1998. Особенности паразитарной системы иксодовые клещи – боррелии – мелкие млекопитающие на северо-западе России // Паразитология. Т.32. Вып.5. С.422–430.
- [Коренберг Э.И.] Korenberg E.I. 1994. Problems of epizootology, epidemiology and evolution associated with modern *Borrelia* taxonomy // Proc. 1 Int. Symp. Lyme Disease in Japan. Present Status of Lyme Disease and Biology of Lyme *Borrelia*. Japan. 1994. P.18–47.
- Коренберг Э.И. 1996. Инфекции группы Лайм боррелиоза – иксодовые клещевые боррелиозы в России // Мед. паразитол. №3. С.14–18.
- Лабзин В.В. 1985. Паразитирование на млекопитающих // Кн. “Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze”. Л. Наука. С.291–307.
- Матушенко А.А., Венедиктов В.С., Якименко В.В. и др. 1996. Распределение зараженных боррелиями клещей *Ixodes persulcatus* и мышевидных грызунов по биотопам южнотаежной зоны Омской области // Международный науч. конф. “Вирусн. риккетс. и бактериал. инфекции, переносимые клещами”. Иркутск. 1996. Тез. докл. С.80–81.
- Москвитина Г.Г., Коренберг Э.И., Спилман Э. и др. 1995. О частоте генерализованной инфекции у взрослых голодных клещей рода *Ixodes* в очагах боррелиозов России и США // Паразитология. Т.29. Вып.5. С.353–360.
- Наумов Р.Л. 1985а. Паразитирование на птицах // Кн. “Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze”. Л. Наука. С.278–291.
- Наумов Р.Л. 1985б. Паразитирование на амфибиях и рептилиях // Кн. “Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze”. Л. Наука. С.277–278.
- Наумов Р.Л. 1985в. Перенос таежного клеща хозяевами // Кн. “Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze”. Л. Наука. С.307–312.
- Наумов Р.Л., Васильева И.С., Гугова В.П., Ершова А.С. 1998. Размножение возбудителей болезни Лайма *Borrelia burgdorferi* в клещах *Ixodes persulcatus* // Паразитология. Т.32. Вып.5. С.412–421.
- Amerasinghe F.P., Breisch N.L., Azad A.F. et al. 1992. Distribution, density, and Lyme disease spirochete infection in *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) on white-tailed deer in Maryland // J. Med. Entomol. Vol.29. №1. P.54–61.
- Anderson J.F. 1991. Epizootology of Lyme borreliosis // Scand. J. Infect. Dis. Suppl. Vol.77. P.23–34.
- Anderson J.F., Magnarelli L.A. 1984. Avian and mammalian hosts for spirochete infected ticks and insects in a Lyme Disease focus in Connecticut // Yale J. Biol. Med. Vol.57. P.627–641.
- Anderson J.F., Magnarelli L.A., LeFebvre R.B. et al. 1989. Antigenically variable *Borrelia burgdorferi* isolated from cottontail rabbit and *Ixodes dentatus* in rural and urban areas // J. Clin. Microbiol. Vol.27. №1. P.13–20.
- Anderson J.F., Magnarelli L.A., Stafford III, K.C. 1990. Bird-feeding ticks transstadially transmit *Borrelia burgdorferi* that infect Syrian hamsters // J. Wildl. Dis. Vol.26. №1. P.1–10.
- Angelov L.L., Arnaudov D.A., Rakadjieva T.A. et al. 1996. Epidemiology of *Dermacentor marginatus*-borne Lyme borreliosis // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.110.
- Appel M.J., Allan S., Jacobson R.H. et al. 1993. Experimental Lyme disease in dogs produces arthritis and persistent infection // J. Infect. Dis. Vol.167. №3. P.651–654.
- Barker I.K., Surgeoner G.A., Artsob H. et al. 1992. Distribution of the Lyme disease vector, *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) and isolation of *Borrelia burgdorferi* in Ontario, Canada // J. Med. Entomol. Vol.29. №6. P.1011–1022.
- Bauerfeind R., Kreis U., Weiss R. et al. 1998. Detection of *Borrelia burgdorferi* in urine specimens from dogs by a nested polymerase chain reaction // Zbl. Bakteriол. Vol.287. №4. P.347–361.
- Bernard W.V., Cohen D., Bosler E. et al. 1990. Serologic survey for *Borrelia burgdorferi* antibody in horses referred to a mid-Atlantic veterinary teaching hospital // J. Am. Vet. Med. Assoc. Vol.196. №8. P.1255–1258.
- Beichel E., Petney T.N., Hassler D. et al. 1996. Tick infestation patterns and prevalence of *Borrelia burgdorferi* in ticks collected at a veterinary clinic in Germany // Veterinary Parasitol. V.65. P. 147–155.

- Bey R.F., Loken K.I., Wu C.C. et al. 1995. Experimental infection of the red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) with *Borrelia burgdorferi* // J. Wildl. Dis. Vol.31. №3. P.428–431.
- Bishop K.L., Khan M.I., Nielsen S.W. 1994. Experimental infection of northern bobwhite quail with *Borrelia burgdorferi* // J. Wildl. Dis. Vol.30. №4. P.506–513.
- Bosler E.M., Coleman J.L., Benach J.L. 1983. Natural distribution of the *Ixodes dammini* // Science. Vol.220. №4594. P.321–322.
- Bosler E.M., Ormiston B., Coleman J.L. et al. 1984. Prevalence of the Lyme disease spirochete in populations of white-tailed deer and white-footed mice // Yale J. Biol. Med. Vol.57. P.651–659.
- Brown R.N., Lane R.S. 1996. Reservoir competence of four chaparral-dwelling rodents for *Borrelia burgdorferi* in California // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.54. №1. P.84–91.
- Burgdorfer W., Gage K.L. 1987. Susceptibility of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) to the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*) // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.37. №3. P.624–628.
- Burgess E.C. 1986. Experimental inoculation of dogs with *Borrelia burgdorferi* // Zbl. Bakteriologie, Mikrobiologie und Hygiene. Vol.263. №1–2. P.49–54.
- Burgess E.C. 1989. Experimental inoculation of mallard ducks (*Anas platyrhynchos platyrhynchos*) with *Borrelia burgdorferi* // J. Wildl. Dis. Vol.25. №1. P.99–102.
- Burgess E.S., Gendron-Fitzpatrick A., Wright W.O. 1987. Arthritis and systemic disease caused by *Borrelia burgdorferi* infection in a cow // J. Am. Vet. Med. Assoc. Vol.191. №11. P.1468–1470.
- Burgess E.C., Mattison M. Encephalitis associated with *Borrelia burgdorferi* infection in a horse // J. Am. Vet. Med. Assoc. Vol.191. №11. P.1457–1458.
- Burgess E.C., Walchal M.D., Cleven T.D. 1993. *Borrelia burgdorferi* infection in dairy cows, rodents, and birds from four Wisconsin dairy farms // Vet. Microbiol. Vol.35. №1–2. P.61–77.
- Burgess E.C., Windberg L.A. 1989. *Borrelia* sp. infection in coyotes, black-tailed jack rabbits and desert cottontails in Southern Texas // J. Wildl. Dis. Vol.25. №1. P.47–51.
- Cerry D., Farina R., Andreani E. et al. 1994. Experimental infection of dogs with *Borrelia burgdorferi* // Res. Vet. Sci. Vol.57. №2. P.256–258.
- Cohen D., Bosler E.M., Bernard W. et al. 1988. Epidemiologic studies of Lyme disease in horses and their public health significance // Ann. N.Y. Acad. Sci. Vol.539. P.244–257.
- Craine N.G., Nuttall P.A., Marriot A.C. et al. 1997. Role of grey squirrels and pheasants in the transmission of *Borrelia burgdorferi* sensu lato, the Lyme disease spirochaete, in the U.K. // Folia Parasitologica. Vol.44. №2. P.155–160.
- Craine N.G., Randolph S.E., Nuttall P.A. 1995. Seasonal variation of the role of grey squirrels as hosts of *Ixodes ricinus*, the tick vector of the Lyme disease spirochaete, in a British woodland // Folia Parasitologica. Vol.42. №1. P.73–80.
- Daniels T.J., Fish D., Schwartz I. 1993. Reduced abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and Lyme disease risk by deer exclusion // J. Med. Entomol. Vol.30. №6. P.1043–1049.
- De Boer R., Hovius K.E., Nohlmans M.K. et al. 1993. The woodmice (*Apodemus sylvaticus*) as a reservoir of tick-transmitted spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) in the Netherlands // Zentralbl. Bakt. Vol.279. №3. P.404–416.
- Deblinger R.D., Wilson M.L., Rimmer D.W. et al. 1993. Reduced abundance of immature *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) following incremental removal of deer // J. Med. Entomol. Vol.30. №1. P.144–150.
- Doby J.M., Chevrier S., Couatarmanac'h A. 1987. Spirochetose a tiques par *Borrelia burgdorferi* chez le cheval en Bretagne. Resultats d'une enquete serologique portant sur 400 chevaux // Bull. Soc. fr. parasitol. Vol.5. №2. P.285–298.
- Duffy D.S., Campbell S.R., Clark D. et al. 1994. *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) deer tick mesoscale populations in natural areas: effects of deer, area and location // J. Med. Entomol. Vol.31. №1. P.152–158.
- Falco R.C., Smith H.A., Fish D. et al. 1993. The distribution of canine exposure to *Borrelia burgdorferi* in a Lyme disease endemic area // Am. J. Publ. Health. Vol.83. №9. P.1305–1310.
- Fish D., Daniels T.J. 1990. The role of medium-sized mammals as reservoirs of *Borrelia burgdorferi* in southern New York // J. Wildl. Dis. Vol.26. №3. P.339–345.
- Fish D., Dowler R. 1989. Host associations of ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing medium-sized mammals in a Lyme disease endemic area of southern New York // J. Med. Entomol. Vol.26. №3. P.200–209.
- Frandsen F., Bresciani J., Hansen H.G. 1995. Prevalence of antibodies to *Borrelia burgdorferi* in Danish rodents // APMIS. Vol.103. №4. P.247–253.
- Gern L. 1994. Certainty and uncertainty about ecology, epidemiology and control of Lyme borreliosis // VI Int. Conf. Lyme Borreliosis. Bologna. Italy. 1994. Proceedings. P.199–204.
- Gern L., Estrada-Pena A., Frandsen F. et al. 1998. European reservoir hosts of *Borrelia burgdorferi* sensu lato // Zent. bl. Bakteriologie. V.287. P.196–204.
- Gern L., Rouvinez E., Toutoungi L.N. 1996. Transmission cycles of *Borrelia burgdorferi* in the european hedgehog (*Erinaceus europaeus*) and in *Ixodes ricinus* and/or *I.hexagonus* // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.38.
- Gern L., Rouvinez E., Toutoungi L.N. et al. 1997. Transmission cycles of *Borrelia burgdorferi* sensu lato involving *Ixodes ricinus* and/or *I.hexagonus* ticks and european hedgehog, *Erinaceus europaeus* in suburban and urban areas in Switzerland // Folia Parasitologica. Vol.44. №4. P.309–314.
- Gibson M.D., Omran M.T., Young C.R. 1995. Experimental feline Lyme borreliosis as a model for testing *Borrelia burgdorferi* vaccine // Adv. Exp. Med. Biol. Vol.383. P.73–82.
- Gill J.S., McLean R., Johnson R.C. 1992. Characterization of the antibody response of white-tailed deer to *Borrelia burgdorferi* // V Int. Conf. Lyme Borreliosis. Arlington. Virginia. U.S.A. 1992. Program and Abstracts.
- Gill J.S., McLean R.G., Shriner R.B. et al. 1994. Serologic surveillance for the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*, in Minnesota by using white-tailed deer as sentinel animals // J. Clin. Microbiol. Vol.32. №2. P.444–451.
- Godsey M.S., Amundson T.E., Burgess E.C. et al. 1987. Lyme disease ecology in Wisconsin: distribution and host preferences of *Ixodes dammini*, and prevalence of antibody to *Borrelia burgdorferi* in

- small mammals // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* Vol.37. №1. P.180–187.
- Golubic D., Rijpkema S., Kvakana J. et al. 1995. Serological evidence for Lyme borreliosis in northwest Croatia // *Vet. Arhiv.* Vol.65. №4. P.127–133.
- Gray J.S., Kahl O., Janetzki C. et al. 1992. Studies on the ecology of Lyme disease in deer forest in county Galway, Ireland // *J. Med. Entomol.* Vol.29. №6. P.915–920.
- Gray J.S., Kahl O., Janetzki-Mittman C. et al. 1994. Acquisition of *Borrelia burgdorferi* by *Ixodes ricinus* ticks fed on the european hedgehog, *Erinaceus europaeus* // *Exp. Appl. Acarol.* Vol.18. №8. P.485–491.
- Gray J.S., Kahl O., Janetzki C. et al. 1995. The spatial distribution of *Borrelia burgdorferi*-infected *Ixodes ricinus* in Connemara region of County Galway Ireland // *Exp. Appl. Acarol.* Vol.19. №3. P.163–172.
- Gustafson R. 1994. Epidemiological studies of Lyme borreliosis and tick-borne encephalitis // *Scand. J. Infect. Dis. Suppl.* Vol.92. P.1–63.
- Hofmeister E.K., Childs J.E. 1995. Ear biopsy location influences detection of *Borrelia burgdorferi* by PCR, but not by culture in natural infected *Peromyscus leucopus* // *J. Wildl. Dis.* Vol.31. №3. P.345–351.
- Hubalek Z., Anderson J.F., Halouzka J. et al. 1996. *Borrelia* in immature *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) ticks parasitizing birds in the Czech Republic // *J. Med. Entomol.* Vol.33. №5. P.766–771.
- Humair P.-F., Gern L. 1998. Relationship between *Borrelia burgdorferi* sensu lato species, red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and *Ixodes ricinus* in enzootic areas in Switzerland // *Acta Tropica.* Vol.69. №3. P.213–227.
- Humair P.-F., Peter O., Wallich R. et al. 1995. Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland // *J. Med. Entomol.* Vol.32. №4. P.433–438.
- Humair P.-F., Postic D., Wallich R. et al. 1998. An avian reservoir (*Turdus merula*) of the Lyme borreliosis spirochetes // *Zbl. Bakteriol.* Vol.287. №4. P.521–538.
- Humair P.-F., Turrian N., Aeschlimann A. et al. 1993a. *Borrelia burgdorferi* in a focus of Lyme borreliosis: epizootiologic contribution of small mammals // *Folia Parasitol.* Vol.40. №1. P.65–70.
- Humair P.-F., Turrain N., Aeschlimann A. et al. 1993b. *Ixodes ricinus* immatures on birds in a focus of Lyme borreliosis // *Folia Parasitol.* Vol.40. №3. P.237–242.
- Humair P.-F., Wallich R., Gern L. 1996. Reservoir competence of black birds (*Turdus merula*) for the Lyme disease spirochetes // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.41.
- Ishiguro F., Takada N., Yano Y. et al. 1995. Prevalence of antibodies to *Borrelia* spirochetes among wild small rodents in central and western Japan // *Microbiol. Immunol.* Vol.39. №6. P.419–424.
- Isogai E., Isogai H., Kawabata H. et al. 1994. Lyme disease spirochetes in a wild fox (*Vulpes vulpes schrencki*) and in ticks // *J. Wildl. Dis.* Vol.30. №3. P.439–444.
- Isogai E., Isogai H., Masuzawa T. et al. 1991. Serological survey for Lyme disease in sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) // *Microbiol. Immunol.* Vol.35. №9. P.695–703.
- Isogai H., Isogai E., Masuzawa T. et al. 1992. Seroepidemiological survey for antibody to *Borrelia burgdorferi* in cows // *Microbiol. Immunol.* Vol.36. №10. P.1829–1839.
- Jaenson T. G., Talleklint L. 1992. Incompetence of roe deer as reservoirs of the Lyme borreliosis spirochete // *J. Med. Entomol.* Vol.29. №5. P.813–817.
- Jaenson T.G., Talleklint L. 1996. Lyme borreliosis spirochetes in *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) and the varying hare on isolating islands in the Baltic Sea // *J. Med. Entomol.* Vol.33. №3. P.339–343.
- James A.M., Oliver J.H. 1990. Feeding and host preference of immature *Ixodes dammini*, *I. scapularis* and *I. pacificus* (Acari: Ixodidae) // *J. Med. Entomol.* Vol.27. №3. P.324–330.
- Ji B., Collins M.T. 1994. Seroepidemiologic survey of *Borrelia burgdorferi* exposure of dairy cattle in Wisconsin // *Am. J. Vet. Res.* Vol.55. №9. P.1228–1231.
- Kazmierczak J.J., Burgess E.C., Amundson T.E. 1988. Susceptibility of the gray wolf (*Canis lupus*) to infection with the Lyme disease agent, *Borrelia burgdorferi* // *J. Wildl. Dis.* Vol.24. №3. P.522–527.
- Keirans J.E., Hutcheson H.J., Durden L.A. et al. 1996. Redescription of all active stages, distribution, hosts, geographical variation, and medical and veterinary importance // *J. Med. Entomol.* Vol.33. №3. P.297–318.
- Khanakah G., Kmety T., Radda A. et al. 1994. Micro-mammals as reservoirs of *Borrelia burgdorferi* in Austria // VI Int. Conf. Lyme Borreliosis. Bologna. Italy. 1994. Program and Abstracts.
- Khanakah G., Stanek G., Radda A. et al. 1996. Seasonal variations in the detection of *Borrelia burgdorferi* sensu lato by culture and PCR in reservoirs of a Lyme borreliosis focus in Austria // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.338.
- Kimura K., Isogai E., Isogai H. et al. 1995. Detection of Lyme disease spirochetes in the skin of naturally infected wild sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) by PCR // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.61. №4. P.1641–1642.
- Kirstein F., Gray J.S. 1996. A molecular marker for the identification of zoonotic reservoirs of Lyme Borreliosis by analysis of the blood meal in its European vector *Ixodes ricinus* // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.62. №11. P.4060–4065.
- Kocan A.A., Mukolwe S.W., Murphy G.L. et al. 1992. Isolation of *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae) from *Ixodes scapularis* and *Dermacentor albipictus* ticks (Acari: Ixodidae) in Oklahoma // *J. Med. Entomol.* Vol.29. №4. P.630–633.
- Kurtenbach K., Carey D., Hoodless A.N. et al. 1998. Competence of pheasants as reservoirs for Lyme disease spirochetes // *J. Med. Entomol.* Vol.35. №1. P.77–81.
- Kurtenbach K., Peacey M., Rijpkema S.G. et al. 1998. Differential transmission of the genospecies of *Borrelia burgdorferi* sensu lato by game birds and small rodents in England // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.64. №4. P.1169–1174.
- Kurtenbach K., Sewell H.S., Ogden N.H. et al. 1998. Serum complement sensitivity as a key factor in Lyme disease ecology // *Infect. Immun.* Vol.66. №3. P.1248–1251.
- Lacombe E., Rand P.W., Smith R.P. 1993. Disparity of *Borrelia burgdorferi* infection rates of adults *Ixodes dammini* on deer and vegetation // *J. Infect. Dis.* Vol.167. №5. P.1236–1238.
- Lane R.S. 1990. Susceptibility of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) to the Lyme borreliosis spirochete (*Borrelia burgdorferi*) // *Am. J. Trop. Med.* Vol.42. №1. P.75–82.

- Lane R.S., Berger D.M., Casher L.E. et al. 1994. Experimental infection of columbian black-tailed deer with Lyme disease spirochete // J. Wildl. Dis. Vol.30. №1. P.20–28.
- Lane R.S., Burgdorfer W. 1986. Potential role of native and exotic deer and their associated ticks (Acari: Ixodidae) in the ecology of Lyme disease in California, USA // Zbl. Bakteriolog., Mikrobiol. und Hyg. Vol.A263. №1–2. P.55–64.
- Lane R.S., Kleinjan J.E., Schoeler G.B. 1995. Diel activity of nymphal *Dermacentor occidentalis* and *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) in relation to meteorological factors and host activity periods // J. Med. Entomol. Vol.32. №3. P.290–299.
- Lane R.S., Loye J.E. 1989. Lyme disease in California: interrelationship of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae), the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) and *Borrelia burgdorferi* // J. Med. Entomol. Vol.26. №4. P.272–278.
- Lane R.S., Piesman J., Burgdorfer W. 1991. Lyme borreliosis: relation of its causative agent to its vectors and hosts in North America and Europe // Annu. Rev. Entomol. Vol.36. P.587–609.
- Lane R.S., Quistad G.B. 1998. Borreliacidal factor in the blood of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) // J. Parasitol. Vol.84. №1. P.29–34.
- Lane R.S., Regnery D.S. 1989. Lagomorphs as sentinels for surveillance of borreliosis in the far western United States // J. Wildl. Dis. Vol.25. №2. P.189–193.
- Levin M., Levine J.F., Yang S. et al. 1996. Reservoir competence of the southeastern five-lined skink (*Eumeces inexpectatus*) and the green anole (*Anolis carolinensis*) for *Borrelia burgdorferi* // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.54. №1. P.92–97.
- Lindenmayer J.M., Marshall D., Onderdonk A.B. 1991. Dogs as sentinels for Lyme disease in Massachusetts // Am. J. Publ. Health. Vol.81. №11. P.1448–1455.
- Magnarelli L.A., Anderson J.F., Levine H.R. et al. 1990. Tick parasitism and antibodies to *Borrelia burgdorferi* in cats // J. Am. Vet. Med. Assoc. Vol.197. №1. P.63–66.
- Magnarelli L.A., Anderson J.F., Schreier A.B. 1990. Persistence of antibodies to *Borrelia burgdorferi* in dogs of New York and Connecticut // J. Am. Vet. Med. Assoc. Vol.196. №7. P.1064–1068.
- Magnarelli L.A., Anderson J.F., Stafford III, K.C. et al. 1997. Antibodies to multiple tick-borne pathogens of babesiosis, ehrlichiosis, and Lyme borreliosis in white footed mice // J. Wildl. Dis. Vol.33. №3. P.466–473.
- Magnarelli L.A., Flavell R.A., Padula S.J. et al. 1997. Serologic diagnosis of canine and equine borreliosis: use of recombinant antigens in enzyme-linked immunosorbent assays // J. Clin. Microbiol. Vol.35. №1. P.169–173.
- Magnarelli L.A., Oliver J.H., Hutcheson H.J. et al. 1991. Antibodies to *Borrelia burgdorferi* in deer and raccoons // J. Wildl. Dis. Vol.27. №4. P.562–568.
- Magnarelli L.A., Stafford III, K.C., Bladen V.C. 1992. *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) feeding on birds in Lyme, Connecticut, USA // Can. J. Zool. Vol.70. №12. P.2322–2325.
- Manweiler S.A., Lane R.S., Block W.M. et al. 1990. Survey of birds and lizards for ixodid ticks (Acari) and spirochetal infection in Northern California // J. Med. Entomol. Vol.27. №6. P.1011–1015.
- Manweiler S.A., Lane R.S., Tempelis C.H. 1992. The western fence lizard *Sceloporus occidentalis*: evidence of field exposure to *Borrelia burgdorferi* in relation to infestation by *Ixodes pacificus* // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.47. №3. P.328–336.
- Markowski D., Ginsberg H.S., Hyland K.E. 1998. Reservoir competence of the meadow vole (Rodentia: Cricetidae) for the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* // J. Med. Entomol. Vol.35. №5. P.804–808.
- Masuzawa T., Iwaki A., Sato Y. et al. 1997. Genetic diversity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato isolated in Far Eastern Russia // Microbiol. Immunol. Vol.41. №8. P.595–606.
- Mather T.N., Fish D., Coughlin R.T. 1994. Competence of dogs as reservoirs for Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) // J. Amer. Vet. Med. Assoc. Vol.205. №2. P.186–188.
- Mather T.N., Hu R., Hyland K.E. 1992. Reduced rates of spirochetal prevalence in host attached vs. host-seeking deer ticks (*Ixodes dammini*) // V Int. Conf. Lyme Borreliosis. Arlington. Virginia. U.S.A. 1992. Program and Abstracts. P.A49.
- Mather T.N., Telford III, S.R., MacLachlan A.B. et al. 1989. Incompetence of catbirds as reservoirs for the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*) // J. Parasitol. Vol.75. №1. P.66–69.
- Mather T.N., Wilson M.L., Moore S.I. et al. 1989. Comparing the relative potential of rodents as reservoirs for the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*) // Am. J. Epidemiol. Vol.130. №1. P.143–150.
- Matuschka F.R., Eiffert H., Ohlenbusch A. et al. 1994. Transmission of the agent of Lyme disease on a subtropical island // Trop. Med. Parasitol. Vol.45. №1. P.39–44.
- Matuschka F.R., Endelops S., Richter D. et al. 1996. Risk of urban Lyme disease enhanced by the presence of rats // J. Infect. Dis. Vol.174. №5. P.1108–1111.
- Matuschka F.R., Endelops S., Richter D. et al. 1997. Competence of urban rats as a reservoir hosts for Lyme disease spirochetes // J. Med. Entomol. Vol.34. №4. P.489–493.
- Matuschka F.R., Fischer P., Heiler M. et al. 1992. Capacity of European animals as reservoir hosts for the Lyme disease spirochete // J. Infect. Dis. Vol.165. P.479–483.
- Matuschka F.R., Heiler M., Eiffert H. et al. 1993. Diversionary role of hoofed game in the transmission of Lyme disease spirochetes // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.48. №5. P.693–699.
- Matuschka F.R., Spielman A. 1992. Loss of Lyme disease spirochetes from *Ixodes ricinus* ticks feeding on European blackbirds // Exp. Parasitol. Vol.74. №2. P.151–158.
- McLean R.G., Ubico S.R., Cooksey L.M. 1993. Experimental infection of the eastern chipmunk with the Lyme disease spirochete // J. Wildl. Dis. Vol.29. №4. P.527–532.
- Misonne M.C., Van Impe G., Hoet P.P. 1998. Genetic heterogeneity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks collected in Belgium // J. Clin. Microbiol. Vol.36. №11. P.3352–3354.
- Miyamoto K., Sato Y., Sato F. 1996. Isolation of *Borrelia burgdorferi* sensu lato from migratory birds, *Turdus chrysolans* at Nemuro, Hokkaido // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.79.
- Mount G.A., Haile D.G., Daniels E. 1997. Simulation of blacklegged tick (Acari: Ixodidae) population dynamics and transmission of *Borrelia burgdorferi* // J. Med. Entomol. Vol.34. №4. P.461–484.
- Nakao M., Miyamoto K. 1993. Long-tailed shrew, *Sorex unguiculatus*, as a potential reservoir of the spiro-

- chetes transmitted by *Ixodes ovatus* in Hokkaido, Japan // Jap. J. Sanit. Zool. Vol.44. №3. P.237–245.
- Nakao M., Miyamoto K., Fukunaga M. 1994. Lyme disease spirochetes in Japan: enzootic transmission cycles in birds, rodents, and *Ixodes persulcatus* ticks // J. Infect. Dis. Vol.170. №4. P.878–882.
- Nakao M., Uchikawa K., Dewa H. 1996. Distribution of *Borrelia* species associated with Lyme disease in the subalpine forests of Nagano prefecture, Japan // Microbiol. Immunol. Vol.40. P.307–311.
- Nuttall P.A., Randolph S.E., Carey D. et al. 1994. Ecological diversity of *Borrelia burgdorferi* in the United Kingdom // VI Int. Conf. Lyme Borreliosis. Bologna. Italy. 1994. Program and Abstracts.
- Ogden N.H., Nuttall P.A., Randolph S.E. 1997. Natural Lyme disease cycles maintained via sheep by co-feeding ticks // Parasitol. Vol.115. №6. P.591–599.
- Oliver J.H., Chandler F.W., James A.M. et al. 1995. Natural occurrence and characterization of the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* in cotton rats (*Sigmodon hispidus*) from Georgia and Florida // J. Parasitol. Vol.81. №1. P.30–36.
- Oliver J.H., Salknecht D., Chandler F.W. et al. 1992. Detection of *Borrelia burgdorferi* in laboratory-reared *Ixodes dammini* fed on experimentally inoculated white-tailed deer // J. Med. Entomol. Vol.29. №6. P.980–984.
- Olsen B., Gylfe A., Bergstrom S. 1996. Canary finches (*Serinus canaria*) as an avian infection model for Lyme borreliosis // Microbial Pathogen. Vol.20. №6. P.319–324.
- Olsen B., Jaenson T.G., Bergstrom S. 1995. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato-infected ticks on a migrating birds // Appl. Environ. Microbiol. Vol.61. №8. P.3082–3087.
- Padgett P.J., Bamford L., Gallas T. 1996. Determination of the infection rate of small mammals by *Borrelia burgdorferi* using the polymerase chain reaction // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.88.
- Peavey C.A., Lane R.S., Kleijian J.E. 1997. Role of small mammals in the ecology of *Borrelia burgdorferi* in a peri-urban park in north coastal California // Exp. Appl. Acarol. Vol.21. №8. P.569–584.
- Postic D., Korenberg E., Gorelova N. et al. 1997. *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Russia and neighbouring countries: high incidence of mixed isolates // Res. Microbiol. Vol.148. P.691–702.
- Quellette J., Apperson C.S., Howard P. et al. 1997. Tick-raccoon associations and the potential for Lyme disease spirochete transmission in the coastal plain of North Carolina // J. Wildl. Dis. Vol.33. №1. P.28–39.
- Rand P.W., Lacombe E.H., Smith R.P. et al. 1993. Competence of *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Cricetidae) as a reservoir host for *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae) in the wild // J. Med. Entomol. Vol.30. №3. P.614–618.
- Rand P.W., Lacombe E.H., Smith R.P. et al. 1998. Participation of birds (Aves) in the emergence of Lyme disease in Southern Maine // J. Med. Entomol. Vol.35. №3. P.270–276.
- Randolph S.E., Craine N. 1995. General framework for comparative quantitative studies on a transmission of tick-borne diseases using Lyme borreliosis in Europe as an example // J. Med. Entomol. Vol.32. №6. P.765–777.
- Randolph S.E., Craine N.G., Nuttall P.A. 1996. The relative importance of mice, voles, squirrels and pheasants as a maintenance hosts for *Borrelia burgdorferi* in British woodlands // Acarology IX: Proceedings. P.495–499.
- Richter P., Kimsey R., Madigan J.E. et al. 1996. Compatibility of two species of *Ixodes* ticks with murid hosts and its effect on transmission of Lyme disease spirochaetes // Med. Vet. Entomol. Vol.10. №3. P.291–294.
- Rijpkema S., Verbeek N., Schellekens J. et al. 1996. *Ixodes ricinus* ticks collected from Dutch roe deer contain *Borrelia* spirochetes, predominantly represented by *B.afzelii* // VII Int. Congr. Lyme Borreliosis. San Francisco. California. 1996. Abstracts. P.11.
- Schulze T.L., Shisler J.K., Bosler E.M. et al. 1986. Evolution of a focus of Lyme disease // Zbl. Bakteriol., Mikrobiol. und Hyg. Vol.A263. №1–2. P.65–71.
- Sinski E., Gill J., Rijpkema S. 1996. Prevalence of antibodies to *Borrelia burgdorferi* in European bison (*Bison bonasus*) from Bialowieza Primeval Forest // Roczn. Akad. Med. Białymst. Vol.41. №1. P.111–116.
- Slajchert T., Kitron U.D., Jones C.J. et al. 1997. Role of the eastern chipmunk (*Tamias striatus*) in the epizootology of Lyme borreliosis in northwestern Illinois, U.S.A. // J. Wildl. Dis. Vol.33. №1. P.40–46.
- Smith R.P., Rand P.W., Lacombe E.H. et al. 1993. Norway rats as reservoir hosts for Lyme disease spirochetes on Monhegan Island, Maine // J. Infect. Dis. Vol.168. №3. P.687–691.
- Smith R.P., Rand P.W., Lacombe E.H. et al. 1996. Role of bird migration in the long-distance dispersal of *Ixodes dammini*, the vector of Lyme disease // J. Infect. Dis. Vol.174. №1. P.221–224.
- Sonenshine D.E., Ratzlaff R.E., Troyer J. et al. 1995. *Borrelia burgdorferi* in eastern Virginia: comparison between a coastal and inland locality // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.53. №2. P.123–133.
- Spielman A. 1994. The emergence of Lyme disease and human babesiosis in a changing environment // Ann. N.Y. Acad. Sci. Vol.740. P.146–156.
- Spielman A., Levine J.F., Wilson M.L. 1984. Vectorial capacity of north american *Ixodes* ticks // Yale J. Biol. Med. Vol.57. №4. P.507–513.
- Stafford III, K.C., Bladen V.C., Magnarelli L.A. 1995. Ticks (Acari: Ixodidae) infesting wild birds (Aves) and white-footed mice in Lyme, CT // J. Med. Entomol. Vol.32. №4. P.453–466.
- Sugiyama Y., Minamoto N., Kinjo T. 1998. Serological surveillance of Lyme borreliosis in wild Japanese serows (*Capricornis crispus*) // J. Vet. Med. Sci. Vol.60. №6. P.745–747.
- Talleklint L., Jaenson T.G. 1993. Maintenance by hares of european *Borrelia burgdorferi* in ecosystems without rodents // J. Med. Entomol. Vol.30. №1. P.273–276.
- Talleklint L., Jaenson T.G. 1994. Transmission of *Borrelia burgdorferi* sensu lato from mammal reservoirs to the primary vector of Lyme borreliosis *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in Sweden // J. Med. Entomol. Vol.31. №6. P.880–886.
- Talleklint L., Jaenson G.T. 1996. Relationship between *Ixodes ricinus* density and prevalence of infection with *Borrelia*-like spirochetes and density of infected ticks // J. Med. Entomol. Vol.33. №5. P.805–811.
- Talleklint L., Jaenson G.T., Mather T.N. 1993. Seasonal variation in the capacity of the bank vole to infect larval ticks (Acari: Ixodidae) with the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi* // J. Med. Entomol. Vol.30. №4. P.812–815.

- Telford III, S.R., Mather T.N., Adler G.H. et al. 1990. Short-tailed shrews as reservoirs of the agents of Lyme disease and human babesiosis // *J. Parasitol.* Vol.76. №5. P.681–683.
- Telford III, S.R., Mather T.N., Moore S.I. et al. 1988. Incompetence of deer as reservoirs of the Lyme disease spirochete // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* Vol.39. №1. P.105–109.
- Telford III, S.R., Spielman A. 1989. Enzootic transmission of the agent of Lyme disease in rabbits // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* Vol.41. №4. P.482–490.
- Webster P., Frandsen F. 1994. Prevalence of antibodies to *Borrelia burgdorferi* in Danish deer // *APMIS.* Vol.102. №4. P.287–290.
- Wendelin I., Gasser R., Reisinger E.C. 1994. Temperature sensitivity of *Borrelia burgdorferi* genotypes — a possible reason for distinct clinical manifestation of Lyme borreliosis? // VI Int. Conf. Lyme Borreliosis. Bologna. Italy. 1994. Program and Abstracts.
- Zhang Z.F., Wan K.L., Zhang J.S. 1997. [Studies on epidemiology and etiology of Lyme disease in China] // *Chung Hua Liu Hsing Ping Hsueh Tsa Chih.* Vol.18. №1. P.8–11. [in Chinese]