



ЭКОЛОГИЯ

УДК 591.533(253)

Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев

ЭКТОЦЕНОЗЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ*

В статье даны результаты исследований, которые показывают, что в лесопарковой зоне крупного города зараженность мелких млекопитающих эктопаразитами выше, чем в лесу, внутри городской застройки, а также в локалитетах, где проводилась акарицидная обработка.

Ключевые слова: *мелкие млекопитающие, полевки, мыши, бурозубки, эктопаразиты, урбанизированные территории.*

N.F. Chernousova, O.V. Tolkachyov

ECTOCENOSES OF THE SMALL MAMMALS OF THE URBANIZED TERRITORIES OF THE FOREST ZONE

The article gives the results of the research which show that in a parkland zone of a city infection rate of small mammals by the ectoparasites is higher than in a forest inside the city building area and also in the local zones where acaricide treatment was made.

Key words: *small mammals, vole, mice, shrews, ectoparasites, urbanized territories.*

Введение. Воздействие города на природные сообщества изменяет скорость и направление их

* Работа выполнена при поддержке РФФИ Урал проект № 07-04-96118. Авторы выражают **благодарность** сотруднику Омского НИИ природноочаговых инфекций, канд. биол. наук **Н.П. Винарской** за помощь в определении членистоногих-эктопаразитов и анализе материала сборов 2008 г.

эволюции, что является адаптацией к урбаногенным нарушениям естественной среды. Нами и рядом других исследователей неоднократно было показано, что в природных экосистемах, подвергающихся воздействию урбанизации, происходит изменение видового состава и динамики численности мелких млекопитающих. Появление в сосновых лесах, ставших лесопарковой зоной города, несвойственных им видов-гемисинантропов, является показателем заметной антропогенной нарушенности и обеспечивает поддержание численности мелких млекопитающих в лесопарковой зоне на более высоком уровне, чем в естественных сосновых лесах региона [1–3].

Существование природных очагов трансмиссивных болезней обусловливается рядом биотических и абиотических факторов, или компонентов. Под воздействием людей возможен эффект, когда природный очаг не исчезает, а превращается в антропоургический, связанный своим существованием с поселениями или деятельностью человека [4–5]. Внутри города и его лесопарковой зоне могут создаваться благоприятные условия для существования антропоургических очагов ряда инфекций. Жители даже крупных городов в той или иной степени контактируют с мелкими млекопитающими и таким образом потенциально могут инфицироваться. Следовательно, изучение влияния условий урбаногенной среды на структуру паразитоценозов грызунов и бурозубок необходимо для оценки роли мелких млекопитающих в поддержании природно-очаговых инфекций в городской черте.

Материалы и методы исследований. Исследования проводились в 2007–2008 гг. в лесопарках г. Екатеринбурга (крупного промышленного центра Среднего Урала), расположенных в разных направлениях розы ветров: в северо-восточной (Калиновский лесопарк), северо-западной (Шувакишский лесопарк), юго-западной (Юго-Западный лесопарк) и юго-восточной (парк Лесоводов России) частях города и в черте городской застройки: Центральном парке культуры и отдыха (ЦПКиО) и на закрытой территории дендрария Ботанического сада УрО РАН. Эта часть дендрария полностью лишена рекреационной нагрузки, но расположена внутри городской застройки и поэтому испытывает техногенное воздействие. В качестве контрольного участка мы выбрали естественное лесное насаждение в 50 км на юго-восток от г. Екатеринбурга (56°36'04"с.ш.; 61°03'25"в.д.).

Для отлова мелких млекопитающих использовали стандартный зоологический метод ловушко-линий (по три линии в каждом локалитете). Первые линии располагали в наиболее антропогенно измененных частях лесопарков, остальные линии – в менее нарушенных местах.

Были отловлены и обследованы представители отрядов грызунов (**Rodentia** Bowdich, 1821): *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* (Pallas, 1811), *A. agrarius* (Pallas, 1771), *Microtus arvalis* (Pallas, 1778), *M. agrestis* (Linnaeus, 1761), *M. oeconomus* (Pallas, 1776), *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), *C. rutilus* (Pallas, 1779) и насекомоядных (**Insectivora** Bowdich, 1821): *S. araneus* (Linnaeus, 1758), *S. minutus* (Linnaeus, 1766) и *S. caecutiens* (Laxmann, 1788).

Для анализа эктоценозов мелких млекопитающих каждого зверька помещали в индивидуальные мешки, сделанные из плотной ткани, во избежание миграции эктопаразитов с тел животных и перемещения их на трупы несвойственных им хозяев. В лабораторных условиях зверьков очесывали. Собранных членистоногих фиксировали 96%-м этиловым спиртом для последующей обработки.

В 2007 г. мы провели предварительную оценку (без идентификации до видов) количества представителей класса **Arachnida**: гамазовых и иксодовых клещей и надкласса **Insecta**: блох и вшей на мелких млекопитающих исследуемых нами локалитетов.

В 2008 г. определение осуществили до родов и видов. Эктопаразитов обрабатывали в соответствии со стандартной методикой [6]. Видовую принадлежность членистоногих определяли под микроскопом "Микмед-2".

Подавляющее большинство собранных членистоногих, за исключением вшей (*Anoplura*), было определено до вида с помощью специальных пособий [7–8] – для *Gamasina*; [9–10] – для *Siphonaptera* и *Anoplura*; [11] – для *Ixodina*. Представители подотряда Uropodina были исключены из расчетов, так как они не ведут паразитического образа жизни и случайно оказываются на шерсти хозяев, обычно пребывая в подстилке. Для оценки относительного обилия эктопаразитов рассчитали один из наиболее часто используемых в паразитологии индексов для количественной оценки паразито-хозяинных связей – индекс обилия [12]. Статистические расчеты проводились с помощью программных пакетов Microsoft Excel for Windows, Statistica 6.0 и Past 181.

Результаты исследований и их обсуждение. Первый этап работы – середина лета (июль) 2007 г. Мы оценивали количество представителей класса *Arachnida*: гамазовых (*Gamasidae* Leach, 1815) и иксодовых (*Ixodidae* Murray, 1877) клещей, а также вшей (*Anoplura*) и блох (*Siphonaptera*), на грызунах и землеройках без определения до видов.

I. Класс *Arachnida*, представленный *Gamasidae* и *Ixodidae*
 Относительная численность клещей на мелких млекопитающих

Относительная численность клещей на мелких млекопитающих сообществ лесопарков была значительно выше, чем на животных внутри города и естественного лесного насаждения. Кластерный анализ с применением евклидовых дистанций выявил наибольшую близость по рассматриваемому признаку между Шувакишским лесопарком и парком Лесоводов России, а также между контролем, ЦПКиО и дендрарием (рис.1).

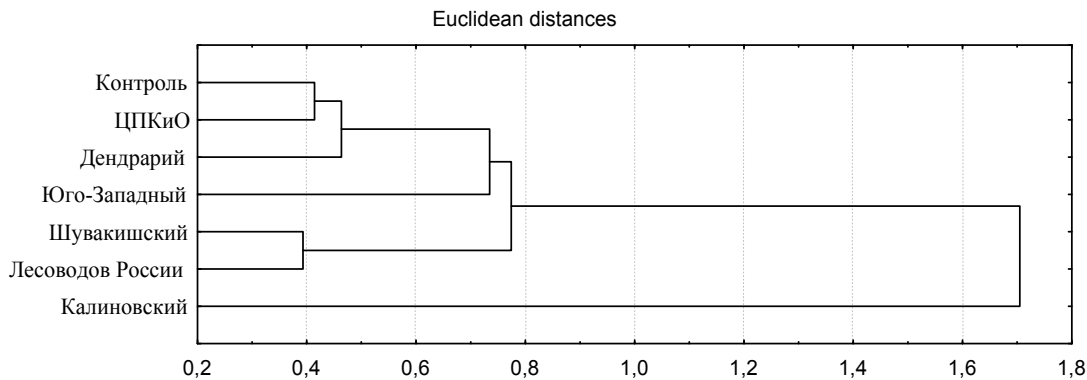


Рис. 1. Дендрограмма сходства относительной численности клещей на мелких млекопитающих зеленых зон города и естественного лесного насаждения

Самая высокая относительная численность клещей в пересчете на одно животное (рис.2,а) наблюдалась в Калиновском лесопарке, значимо отличавшемся ($p < 0,005$) по этому показателю от всех остальных локалитетов. Близки к достоверным были различия между Шувакишским лесопарком и дендрарием ($p = 0,09$), и контролем ($p = 0,08$). В Юго-Западном, Шувакишском лесопарках и парке Лесоводов России относительная численность клещей на животных практически не различалась. Минимальное количество арахнид на млекопитающих отмечено в контроле, дендрарии и ЦПКиО. Несмотря на то, что ЦПКиО в его юго-восточной части отделен от парка Лесоводов России только автомагистралью, этого оказалось достаточно, чтобы в этих локалитетах сформировалась не только разная структура сообществ мелких млекопитающих и их динамика (как было показано нами ранее [2–3]), но и различный эктопаразитарный комплекс. Низкая численность клещей на животных в ЦПКиО – это, скорее всего, результат акарицидной обработки, проводимой в нем несколько раз в течение лета. В дендрарии, который является небольшим закрытым участком леса внутри города, и где отсутствуют крупные млекопитающие, видимо нет достаточных условий для прокормления большого количества клещей и поддержания высокой численности их популяций.

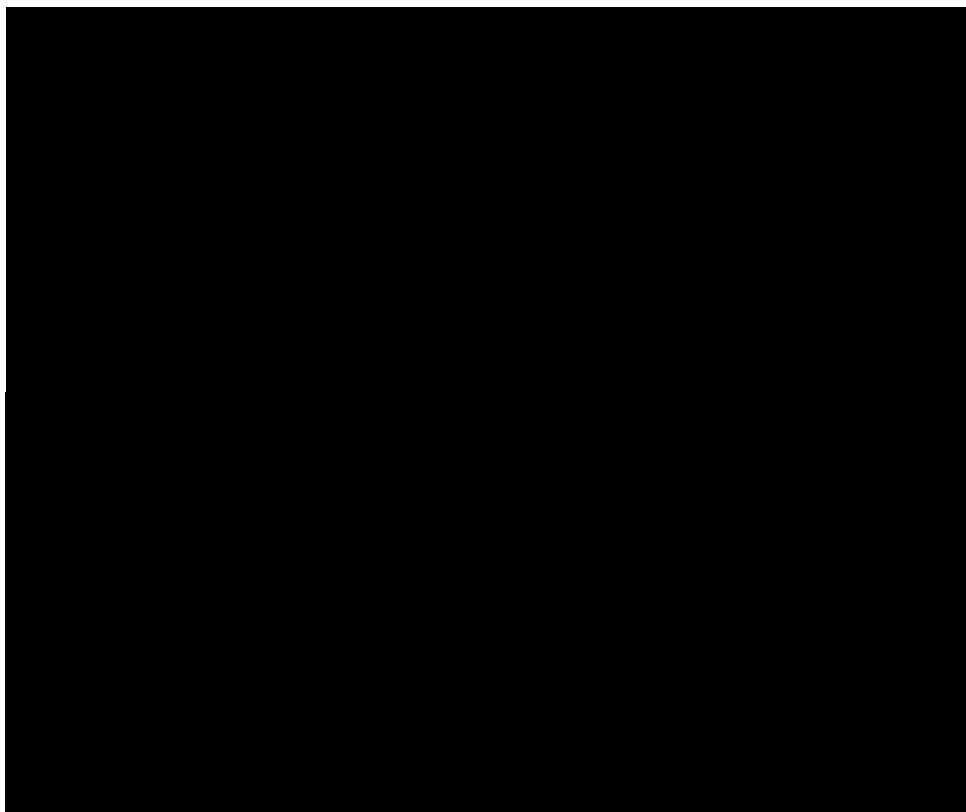


Рис. 2. Относительная (в пересчете на одно животное) численность клещей на животных разных локалитетов (а) и распределение клещей по семействам мелких млекопитающих (б) сообществ лесных массивов разной урбаногенной нарушенности

При анализе распределения клещей на животных **раздельно по семействам** мелких млекопитающих мы выявили, что, как и для объединенных выборок, для всех семейств максимальная численность гамазовых и иксодовых клещей отмечена на зверьках из Калиновского лесопарка (рис.2,б).

1) **Полевки** (подсем. *Arvicolinae*). Контрольный участок, ЦПКиО и парк Лесоводов России не различались по интенсивности заражения зверьков. Она была минимальной среди всех обследованных локалитетов. Полевки из Шувакишского и Юго-Западного лесопарков несли сходное и заметно меньшее относительное количество арахнид, чем в Калиновском лесопарке.

2) **Мыши** рода *Apodemus* (сем. *Muridae*). Летом 2007 г. на контрольном участке мышей отловлено не было, но они входили в состав и составляли значительную часть всех сообществ мелких млекопитающих городской черты. По интенсивности зараженности мышей арахнидами городские локалитеты можно разделить на две группы: одна – это Юго-Западный лесопарк, ЦПКиО и дендрарий, где на животных обитало примерно одинаковое количество клещей. Другая – Калиновский, Шувакишский лесопарки и парк Лесоводов России, где клещей на мышах обнаружено в два с лишним раза больше, чем на животных из локалитетов первой группы.

3) **Бурозубки** (сем. *Soricidae*). Совсем иную картину мы наблюдали у насекомоядных, представленных на обследованных нами участках 2–3 видами бурозубок. На фоне высокой зараженности **Gamasidae** и **Ixodidae** бурозубок из Калиновского лесопарка на **Sorex** из других локалитетов обнаружено значимо неразличающееся невысокое относительное число клещей (рис. 2,б).

II. Надкласс *Insecta*, представленный *Anoplura* и *Siphonaptera* Относительная численность блох и вшей на мелких млекопитающих

По насекомым-эктопаразитам мелких млекопитающих картина оказалась иной, чем по клещам. Значимых различий между всеми локалитетами по этому признаку обнаружено не было, хотя на животных из дендрария и естественного лесного насаждения блох и вшей было несколько меньше, чем на животных в лесопарках. Животные из лесопарков имели на себе в среднем примерно одинаковое относительное число насекомых (рис. 3,а).

При анализе распределения блох и вшей на животных **раздельно по семействам** мелких млекопитающих мы обнаружили бóльший разброс данных для разных локалитетов, чем по клещам.

1) **Полевки**. Количество насекомых-паразитов у полевок на всех рассматриваемых участках было примерно одинаковым с небольшим преобладанием у микротин из Юго-Западного лесопарка и парка Лесоводов России (рис. 3,б).

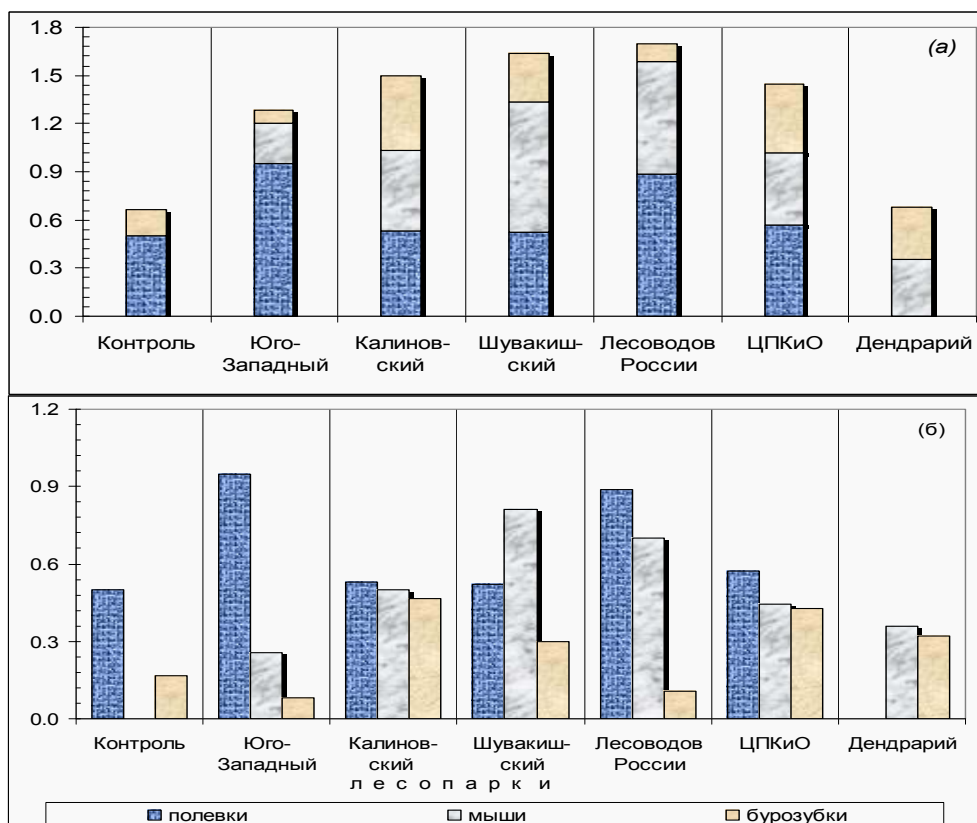


Рис. 3. Относительное (в пересчете на одно животное) количество блох и вшей на животных разных локалитетов (а) и распределение блох и вшей по семействам мелких млекопитающих (б) сообществ лесных массивов разной урбаногенной нарушенности

2) Мыши рода *Apodemus*. Как уже указывалось, мыши были отловлены только в городской черте. Меньше всего насекомых обитало на животных из Юго-Западного лесопарка, больше всего – из Шувакишского и Лесоводов России, а у мышей из остальных мест исследования относительная численность блох и вшей была примерно одинаковой (рис. 3,б).

3) Бурозубки. На бурозубках обнаружено меньше насекомых, чем на представителях двух других семейств мелких млекопитающих (рис. 3,б). Минимальное количество блох и вшей найдено на бурозубках из Юго-Западного лесопарка, парка Лесоводов России и контроля. Бурозубки из Калиновского, Шувакишского лесопарков, ЦПКиО и дендрария практически не различались по этому показателю.

Таким образом, мы обнаружили, что млекопитающие лесопарковой зоны города, за исключением тех мест, где проводится неоднократная акарицидная обработка в течение лета, заражены эктопаразитами в большей степени, чем зверьки в естественном лесном насаждении. В городской черте создаются дополнительные условия для поддержания очагов ряда эпизоотий из-за высокой численности видов рода *Apodemus*.

В 2008 г. общее количество собранного материала составило 2047 экз. членистоногих, собранных с 414 отловленных в середине лета зверьков, принадлежащих к отрядам *Insectivora* и *Rodentia*.

Обнаруженные эктопаразиты относятся к четырем таксономическим группам, наиболее часто и в массовых количествах встречающихся на мелких млекопитающих [13]. Это вши (*Anoplura*), блохи (*Siphonaptera*), гамазовые клещи (*Gamasidae*) и иксодовые клещи (*Ixodidae*).

На мелких млекопитающих г. Екатеринбурга и его окрестностей по абсолютной численности преобладают гамазовые клещи, на долю которых приходится 906 экз., или 47,7% (табл. 1). Наименьшую долю в сборах составляют иксодовые клещи – 158 экз., или 8,3%.

В целом насекомоядные заражены эктопаразитами значительно в меньшей степени, чем грызуны (табл. 2), что не является неожиданным результатом. Меньшая зараженность насекомоядных по сравнению с грызунами характерна практически для всех природных сообществ [13].

Таблица 1

Абсолютная численность эктопаразитов различных таксонов, экз.

Отряд хозяев	Таксономическая группа эктопаразитов			
	<i>Anoplura</i>	<i>Siphonaptera</i>	<i>Gamasidae</i>	<i>Ixodidae</i>
<i>Insectivora</i>	24	61	146	23
<i>Rodentia</i>	642	108	760	135
Всего, экз.	666	169	906	158

Наибольшее видовое богатство членистоногих обнаружено на рыжей полевке и малой лесной мыши, на которых отмечено 34 и 27 видов клещей и насекомых соответственно. Возможно эти данные в некоторой степени являются результатом массовости видов *A. uralensis* и *C. glareolus* в сборах 2008 г. Вероятно, при увеличении числа добытых грызунов других видов их паразитофауна окажется более богатой. Эктоценозы землероек рода *Sorex* сравнительно бедны видами и малочисленны.

Анализ распределения таксонов паразитов по отдельным гостальным видам позволяет заключить, что у эктопаразитов существуют видовые предпочтения в выборе хозяина. Так, важнейшим прокормителем личиночных стадий таежного клеща (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1934) в лесопарковой зоне г. Екатеринбурга является *C. rutilus*, хотя она и немногочисленна в наших сборах, на красной полевке отмечена максимальная абсолютная численность личинок и нимф *I. persulcatus*. Вши оказались также чрезвычайно неравномерно распределенными по видам мелких млекопитающих. Они в основном сконцентрированы на немногих массовых видах и полностью отсутствуют, к примеру, на полевке-экономке и полевой мыши. Сравнительно малочисленны вши на землеройках.

Для оценки относительного обилия эктопаразитов мы вычислили один из наиболее часто используемых в паразитологии индексов для количественной оценки паразито-хозяинных связей – индекс обилия (Богданов, 1990) (табл. 2).

Таблица 2

Значения индекса обилия для отдельных таксонов эктопаразитов мелких млекопитающих

Отряд хозяев	Таксономическая группа эктопаразитов			
	<i>Anoplura</i>	<i>Siphonaptera</i>	<i>Gamasidae</i>	<i>Ixodidae</i>
<i>Insectivora</i>	0,22	0,56	1,34	0,21
<i>Rodentia</i>	2,10	0,35	2,49	0,44
Суммарный индекс обилия	1,61	0,41	2,64	0,38

Самые высокие значения индексов обилия были получены для гамазовых клещей. Очевидно, что различные группы эктопаразитических членистоногих по-разному эксплуатируют различные таксономические группы хозяев. Так, для иксодовых клещей не характерна ярко выраженная избирательность и эти членистоногие примерно одинаково обильны и на насекомоядных и на грызунах. В высокой степени избирательными являются гамазовые клещи и вши, которые гораздо более обильны на грызунах, чем на насекомоядных. У блох эта зависимость выражена в несколько меньшей степени (табл. 2).

Общее количество видов членистоногих, собранных с мелких млекопитающих, составило 52. Наиболее разнообразно представлены гамазовые клещи (39 видов), наименьшее видовое богатство зафиксировано для *Ixodidae* – 2 вида, причем один из них *I. apronophorus* Birula, 1895 встречен лишь единожды – на обыкновенной бурозубке в Юго-Западном лесопарке. Блохи представлены в исследованных сборах 11-ю видами. Самыми массовыми видами оказались полигостальные паразиты, способные прокармливаться на значительном числе видов-хозяев. К этой группе относятся *Hirstionyssus isabellinus* Schluger, 1948 из гамазовых клещей и *Ctenophthalmus wagneri* из блох, а также таежный клещ. Последний вид представлен в наших сборах исключительно неполовозрелыми стадиями – личинками и нимфами.

Все виды членистоногих, встречающиеся в контроле, обнаружены и в городе. Однако в лесопарках Екатеринбурга на мелких млекопитающих выявлено довольно много видов, которых нет на млекопитающих в естественном лесном насаждении (табл. 3).

С паразитологической точки зрения сообщество членистоногих, связанных с мелкими млекопитающими в обследованной местности, явно неоднородно. В нем сосуществуют как облигатные паразитические виды, гематофагия для которых является основным способом питания (все вши, иксодовые клещи, блохи и часть *Gamasidae*), так и виды, использующие мелких млекопитающих при форезии, а также никодиолы, которые попадают на тела мелких млекопитающих случайно. К видам последних двух групп принадлежат гамазовые клещи родов *Parasitus*, *Poecilochirus*, *Cyrtolaelaps*, *Hypoaspis*, *Macrocheles* и др. В целом доля таких непаразитических видов гамазид составила 23 вида (59% от всех видов *Gamasidae*). В подавляющем большинстве случаев такие виды клещей представлены на мелких млекопитающих расселяющимися стадиями, то есть нимфами первого и второго возрастов, тогда как половозрелые особи сравнительно редки в очесах. Безусловно, что эпидемиологическое значение этих клещей ничтожно, так как они не участвуют в циркуляции возбудителей природно-очаговых болезней.

Таблица 3

Виды членистоногих, встречающиеся только в городской черте

<i>Siphonaptera</i>	<i>Gamasidae</i>	<i>Ixodidae</i>
---------------------	------------------	-----------------

<i>Ctenophthalmus arvalis</i> *	<i>Ameroseius lanatus</i>	<i>Ixodes apronophorus</i> *
<i>C. congeneroides</i> *	<i>Androlaelaps glasgowi</i> *	
<i>Doratopsylla birulai</i> *	<i>Euryparasitus medius</i>	
<i>Histicopsylla talpae</i> *	<i>Eu. emarginatus</i>	
	<i>Haemogamasus horridus</i> *	
	<i>Hirstionyssus liponyssoides</i> *	
	<i>Hi. apodemi</i> *	
	<i>Hypoaspis hesellhausi</i>	
	<i>Iphidosoma fimetarium</i>	
	<i>Laelaps agilis</i> *	
	<i>L. pavlovskiy</i> *	
	<i>Parasitus kraepelini</i>	
	<i>P. lapponicus</i>	
	<i>P. nordi</i>	
	<i>P. tichomirovi</i>	
	<i>Pergamasus crassipes</i>	
	<i>Proctolaelaps pygmaeus</i>	

* Виды-гематофаги, которых можно считать потенциально опасными.

При сравнительной оценке фаун эктопаразитов мелких млекопитающих разных локалитетов оказалось, что наименьшее видовое разнообразие эктоценозов отмечено внутри городской застройки – дендрарии и Центральном парке культуры и отдыха (табл. 4). Низкое обилие клещей в ЦПКиО, как и в 2007 г., по-видимому, результат акарицидной обработки, проводимой в нем несколько раз в течение лета. На грызунах и бурозубках, отловленных в 2008 г. в дендрарии, отсутствовали блохи (хотя нельзя не учитывать того, что там была собрана наименьшая из всех локалитетов выборка зверьков-хозяев). В лесопарках видовое богатство членистоногих было сопоставимо с тем, которое мы обнаружили в естественном лесном насаждении (контроль) или превышало его, как в Калиновском и Шувакишском лесопарках, что также согласуется с результатами предыдущего года. Однако индекс обилия иксодовых клещей в контроле по сравнению с остальными местообитаниями в 2008 году был выше.

Таблица 4

Распределение сообществ членистоногих по разным местообитаниям млекопитающих-хозяев

Местообитание	n	Число видов членистоногих				Индекс обилия			
		S	G	I	Всего	A	S	G	I
Контроль	105	5	17	1	23	0,66	0,73	2,90	1,03

Парк Лесоводов России	63	3	19	1	23	1,03	0,21	0,78	0,25
ЦПКиО	50	3	12	1	16	2,50	0,18	1,28	0,48
Юго-Западный лесопарк	45	4	15	2	21	1,80	0,40	1,29	0,13
Дендрарий	30	-	8	1	9	0,10	-	0,47	0,03
Шувакишский лесопарк	56	8	25	-	34	2,50	0,46	3,52	-
Калиновский лесопарк	65	5	23	1	29	2,80	0,40	3,37	0,06

Примечание: *n* – число проанализированных мелких млекопитающих; **A** – вши (*Anoplura*); **S** – блохи (*Siphonaptera*); **G** – гамазовые клещи (*Gamasidae*); **I** – иксодовые клещи (*Ixodidae*).

Абсолютные и относительные показатели обилия членистоногих на мелких млекопитающих тоже значительно (иногда в 5–10 раз) ниже на внутригородских территориях (дендрарий, ЦПКиО), чем в естественном лесном насаждении и большинстве лесопарков. Исключением является парк Лесоводов России, где индексы обилия членистоногих, как и во внутригородских парках, низки из-за интенсивной акарицидной обработки именно в этом лесопарке. Самые высокие индексы обилия клещей в городской черте отмечены в Калиновском и Шувакишском лесопарках. Эти локалитеты оказались наиболее благоприятными для обитания членистоногих, связанных с мелкими млекопитающими.

Как известно, одни и те же виды блох и клещей могут обитать как на грызунах, так и на мелких насекомоядных [14–17], следовательно, они связаны между собой общим пулом паразитов и, таким образом, перенос инфекции с одного вида на другой создает условия для поддержания очагов. Эктопаразиты различных таксономических групп в определенном смысле также «взаимно замещают» друг друга в качестве переносчиков арбовирусных инфекций. Известны случаи выделения вирусов комплекса клещевого энцефалита (КЭ) из гамазовых клещей за пределами границ распространения пастбищных иксодид: в Татрах [18], Якутии [19], на Таймыре [20–21], на Алтае [19; 22–23]. Из чего следует, что циркуляция и резервация вирусов комплекса КЭ при участии гнездово-норных членистоногих может осуществляться и без вовлечения пастбищных иксодид. Таким образом, высокое обилие гамазовых клещей на млекопитающих лесопарковой зоны может также представлять потенциальную опасность, способствуя поддержанию очагов трансмиссивных инфекций.

Заключение. Итак, подтвердились предварительные результаты: млекопитающие лесопарковой зоны города заражены эктопаразитами в большей степени, чем зверьки в естественном лесном насаждении. Внутри городской застройки (дендрарий и ЦПКиО) и одном лесопарке вследствие проводимой в них акарицидной обработки обилие большинства эндопаразитов ниже. Установлено, что в городской черте встречается гораздо больше членистоногих видов-гематофагов, чем на млекопитающих в естественном лесном насаждении.

Очевидно, что высокая зараженность эктопаразитами млекопитающих лесопарковой зоны города создает повышенную эпизоотическую опасность. Ситуация усугубляется тем, что в городской черте высокой численности достигают виды рода *Apodemus*, которые отсутствуют в естественных лесных насаждениях. В годы повсеместной депрессии численности типичных лесных видов они составляют основу сообщества мелких млекопитающих и особенно грызунов [1; 24]. Благодаря этому, в городской черте создаются дополнительные условия для существования очагов эпизоотий.

Литература

1. Черноусова, Н.Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 1. Динамика видового состава и численности грызунов / Н.Ф. Черноусова // Экология. – 2001. – №3 – С. 186–192.

2. Черноусова, Н.Ф. Динамика сообществ мелких млекопитающих урбанизированных территорий / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкач // Синантропизация растений и животных. – Иркутск, 2007. – С. 163–166.
3. Черноусова, Н.Ф. Экология мелких млекопитающих города / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев // Экология города. – Екатеринбург, 2006. – С. 57–82.
4. Павловский, Е.Н. Этюды по эволюционной паразитологии. 1. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции / Е.Н. Павловский // Зоол. журн. – 1946. – Т.25. – №. 4. – С. 19–31.
5. Павловский, Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней / Е.Н. Павловский. – М.: Наука, 1964. – 211 с.
6. Брежетова, Н.Г. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель / Н.Г. Брежетова // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – Л.: Наука, 1956. – Вып. 61. – С. 1–246.
7. Гуляров, М.С. Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata / М.С. Гуляров. – Л.: Наука, 1977. – 718 с.
8. Давыдова, М.С. Гамазовые клещи семейства Parasitidae Западной Сибири / М.С. Давыдова. – Новосибирск: Наука, 1976. – 199 с.
9. Иофф, И.Г. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов / И.Г. Иофф, О.И. Скалон. – М.: Медгиз, 1954. – 275 с.
10. Иофф, И.Г. Определитель блох Средней Азии и Казахстана / И.Г. Иофф, М.А. Микулин, О.И. Скалон. – М.: Медицина, 1965. – 370 с.
11. Филиппова, Н.А. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae / Н.А. Филиппова // Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. – Л.: Наука, 1977. – Т. 4. – Вып. 4. – 393 с.
12. Богданов, И.И. Методы расчета основных зоолого-паразитологических индексов, применяемых при работе в природных очагах инфекций: метод. рекомендации / И.И. Богданов. – Омск, 1990. – 12 с.
13. Тагильцев, А.А. Членистоногие убежищного комплекса в природных очагах арбовирусных инфекций / А.А. Тагильцев, Л.Н. Тарасевич. – Новосибирск: Наука, 1982. – 229 с.
14. Третьяков, К.А. Особенности прокормления иксодовых клещей на мелких млекопитающих в южно-таежных лесах Новгородской области: мат-лы VIII Всерос. акарологического совещания / К.А. Третьяков. – СПб., 2004. – С. 113–114.
15. Третьяков, К.А. Мелкие млекопитающие как хозяева эктопаразитов на северо-западе России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / К.А. Третьяков. – СПб.: ЗИН РАН, 2005. – 25 с.
16. Eisen, R.J. Habitat-related variation in infestation of lizards and rodents with Ixodes ticks in dense woodlands in Mendocino County, California / R.J. Eisen, L. Eisen, R.S. Lane // Exp. and Appl. Acarol. – 2004. – Vol. 33. – № 3. – P. 215–233.
17. Estebanes-Gonzalez, M. Mites and ticks associated with some small mammals in Mexico / M. Estebanes-Gonzalez, F.A. Cervantes // Int. J. Acarol. – 2005. – Vol. 31. – № 1. – P. 23–37.
18. Rosický, V. A natural focus of tick-borne encephalitis outside the main distribution area of Ixodes ricinus / V. Rosický, V. Bárdoš // Folia Parasitol. – 1966. – Vol.13. – № 2. – P. 103–112.
19. Якименко, В.В. Гамазовые клещи и арбовирусы в безиксодовых зонах Западной Сибири и Алтая: тез. докл. / В.В. Якименко, М.Г. Малькова, И.В. Кузьмин. – СПб., 1999. – С. 89–90.
20. Ареал вируса клещевого энцефалита в Сибири в связи с вопросом об эволюции его природных очагов / Г.И. Нецкий, Ф.Ф. Бусыгин, Ю.А. Шмельков [и др.] // Экология вирусов, связанных с птицами. – Минск, 1974. – С.71.
21. Изучение вируса клещевого энцефалита, выделенного из гамазодных клещей в тундре полуострова Таймыр / Ф.Ф. Бусыгин, Л.Н. Тарасевич, И.И. Богданов [и др.] // Арбовирусы. – М., 1975. – С. 117–120.
22. Вирусы комплекса клещевого энцефалита в безиксодовой зоне. Сообщение 1. Сообщества мелких млекопитающих и их эктопаразитов и нидиколов в высокогорных ландшафтах Алтая / И.И. Богданов, В.В. Якименко, Д.И. Иванов [и др.] // Природноочаговые болезни человека: сб. науч. тр. – Омск, 1996. – С. 102–110.
23. Якименко, В.В. Вирусы комплекса клещевого энцефалита в безиксодовой зоне. Сообщение 2. Циркуляция вируса клещевого энцефалита в высокогорьях Алтая / В.В. Якименко, И.И. Богданов, Д.И. Иванов // Природноочаговые болезни человека. – Омск, 1996. – С. 110–115.
24. Черноусова, Н.Ф. Влияние урбанизации на сообщества мелких млекопитающих / Н.Ф. Черноусова // Экология. – 1996. – №4. – С. 286–292.