



**UNIVERSITY
OF TURKU**

This is a self-archived – parallel-published version of an original article. This version may differ from the original in pagination and typographic details. When using please cite the original.

AUTHOR NIKO TANSKI

TITLE Puutiaisten (*Ixodes ricinus* ja *Ixodes persulcatus*) levinneisyyteen ja runsauteen vaikuttavat tekijät Suomessa

YEAR 2023

DOI <https://doi.org/10.30677/terra.116130>

VERSION Publisher's PDF

CITATION *Tanski, Niko* (2023) Puutiaisten (*Ixodes ricinus* ja *Ixodes persulcatus*) levinneisyyteen ja runsauteen vaikuttavat tekijät Suomessa (Factors influencing the distribution and abundance of ticks (*Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus*) in Finland). *Terra* 135: 1, 27–38. <https://doi.org/10.30677/terra.116130>

LICENSE CC BY 4.0

Katsauksia – Översikter

Puutiaisten (*Ixodes ricinus* ja *Ixodes persulcatus*) levinneisyyteen ja runsauteen vaikuttavat tekijät Suomessa

NIKO TANSKI
Turun yliopisto



Tanski, Niko (2023) Puutiaisten (*Ixodes ricinus* ja *Ixodes persulcatus*) levinneisyyteen ja runsauteen vaikuttavat tekijät Suomessa (Factors influencing the distribution and abundance of ticks (*Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus*) in Finland). *Terra* 135: 1, 27–38. <https://doi.org/10.30677/terra.116130>

➤ Hard ticks (Acari: Ixodidae) and tick-borne diseases are considered as a threat in several parts of Europe. In Finland, both *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* have shifted northwards in recent decades, and they have become more abundant at the same time. This is thought to be due to global climate change and its effect directly on ticks or indirectly on their host animals. This review focuses on the factors that affect both tick activity and survival, and the factors that influence the life cycle of ticks.

Both presence and availability of host animals and microclimatic conditions are factors that affect tick occurrence in any given area. For example, high temperatures or low humidity force the species to seek shelter from cooler and more humid microhabitats, as ticks are sensitive to desiccation. However, tick distribution is associated with a complex combination of environmental and climatic factors.

Key words: activity, abundance, climate change, environmental factors, ticks

Niko Tanski, Maantieteen osasto, Turun yliopisto, Vesilinnantie 5, FI-20014 Turku, Finland. E-mail: <niko.tanski@utu.fi>

Puutiaiset (Ixodidae) ovat hämähäkkieläimiin kuuluvia niveljalkaisia, jotka lukeutuvat punkkien (Acari) alaluokkaan. *Ixodes*-suvun puutiaiset käyttävät ravintonaan isäntäeläimensä verta, ja ne ovat merkittäviä taudinkantajia toimien vektorina lukuisille taudinaiheuttajille (Hillyard 1996; Parola & Raoult 2001; Dantas-Torres ym. 2012; Estrada-Peña & de la Fuente 2014; Rizzoli ym. 2014; Sormunen ym. 2016; Laaksonen ym. 2017). Suomessa merkittävimmät puutiaisvälitteiset taudit ihmisen kannalta ovat *Borrelia*-suvun bakteerien aiheuttama borreliosis sekä TBE-viruksen (tick borne encephalitis) aiheuttama puutiaisaivokuume eli puutiaisenkefaliitti. Puutiaisvälitteisiä sairauksia pidetään useissa osissa Suomea uhkana luonnossa liikkuville ihmisille ja kotieläimille (Laaksonen ym. 2017; Klemola ym. 2019).

Ixodes-suvun puutiaisten levinneisyysalue on laaja. Niitä on havaittu lähes koko Euroopassa sekä Afrikan etelä- ja pohjoisosissa (Fourie ym. 1995; Gray ym. 2009; *Ixodes ricinus*... 2022), Pohjois-Amerikan etelä-, länsi- ja itärannikolla (Oliver 1996; Khatchikian ym. 2015; Eisen ym. 2016), Keski- ja Etelä-Amerikassa (Guglielmone ym. 2006; Lopes ym. 2016) sekä Keski- ja Pohjois-Aasiasta Kiinaan ja Japaniin ulottuvalla kaistaleella (Cao ym. 2003; Vahedi-Noori ym. 2012; Zamoto-Niikura ym. 2012; Livanova ym. 2015). Lisäksi *Ixodes*-suvun puutiaisia on havaittu Australiassa (Jackson ym. 2007).

Suomessa puutiaisten levinneisyysalue kattaa lähes koko maan etelärannikolta pohjoiselle napapiirille asti, ja yksittäisiä tutkimushavaintoja on myös tämän pohjoispuolelta (Laaksonen ym. 2017). Li-

sävahvistusta asiaan on saatu kansalaistiedettä hyödyntävän, vuonna 2021 lanseeratun interaktiivisen Turun yliopiston sekä Pfizerin yhdessä kehittämän Punkkilive-palvelun (www.punkkilive.fi) kautta.

Viimeaikaiset tutkimukset osoittavat, että *Ixodes*-suvun puutiaiset ovat runsastuneet voimakkaasti Suomessa ja muualla Euroopassa (Jaenson ym. 2012a; Medlock ym. 2013; Sormunen ym. 2016). Syyksi arvellaan ilmastomuutoksen vaikutusta puutiaisiin tai näiden isäntäeläimiin (Dautel ym. 2008; Gray 2008; Materna ym. 2008; Porretta ym. 2013). Ympäristötekijöillä on oletettavasti vaikutusta sekä puutiaislajien levinneisyyteen että esiintymistiheyteen. Ilmastomuutos voi myös vaikuttaa siihen, missä vaiheessa vuosittaista aktiivisuuskautta puutiaisten eri kehitysvaiheet pyrkivät aktiivisesti etsimään isäntäeläintä ja mihin ajankohtaan aktiivisuusjakso sijoittuu (Gray 2008; Jaenson ym. 2012a, 2012b; Alkische ym. 2017). Samalla kuitenkin myös isäntäeläinkantojen vaihtelut vaikuttavat puutiaisten populaatiodynamiikkaan (Gilbert ym. 2012; Gandy ym. 2022).

Tässä katsausartikkelissa perehdytään puutiaisten levinneisyyteen ja runsauteen vaikuttaviin tekijöihin painottuen abiottisiin eli elottomien elementtien muodostamiin tekijöihin. Tutkimusalueena on Suomi, ja tarkastelun kohteena ovat Suomessa esiintyvät *Ixodes*-suvun puutiaislajit: puutiainen (*Ixodes ricinus*, Linnaeus 1758) ja siperian- eli taigapuutiainen (*Ixodes persulcatus*, Schulze 1930). Puutiaislajien levinneisyysalueiden limityminen tekee Suomesta kiinnostavan tutkimusalueen kummankin lajin tarkasteluun (Laaksonen ym. 2018). Artikkelissa tarkastellaan edellä mainittujen puutiaislajien ekologiaa ja analysoidaan, 1) mille maantieteellisille alueille lajien on raportoitu Suomessa levinneen, 2) millainen on eliöiden elinkaari ja miten nämä käyttäytyvät sekä 3) millaiset elinympäristöt suosivat lajeja. Lisäksi 4) katsauksessa pohditaan ilmastomuutoksen mahdollisia vaikutuksia puutiaisen levinneisyyteen. Edellä esitetyjä tutkimuskysymyksiä tarkastellaan kokoamalla yhteen alan kotimaista ja kansainvälistä tieteellistä keskustelua.

Puutiaisten levinneisyysalueet Suomessa

Kummankin puutiaislajin levinneisyyttä Suomessa on selvitetty laajan kansalaiskeräyksen avulla (Laaksonen ym. 2017). Myös Punkkilive-palvelu hyödyntää kansalaistiedettä, ja käyttäjien lähettämien havaintojen avulla puutiaistilannetta ja aktiivisuuskauden pituden vaihtelua voidaan seurata reaaliajassa. Lisäksi havaintoja on saatu yliopistol-

listen tutkimusasemien sekä tutkimushankkeiden intensiiviseurannan avulla (esim. Sormunen ym. 2016; Cayol ym. 2017; Klemola ym. 2019; Pakanen ym. 2020; Sormunen ym. 2020).

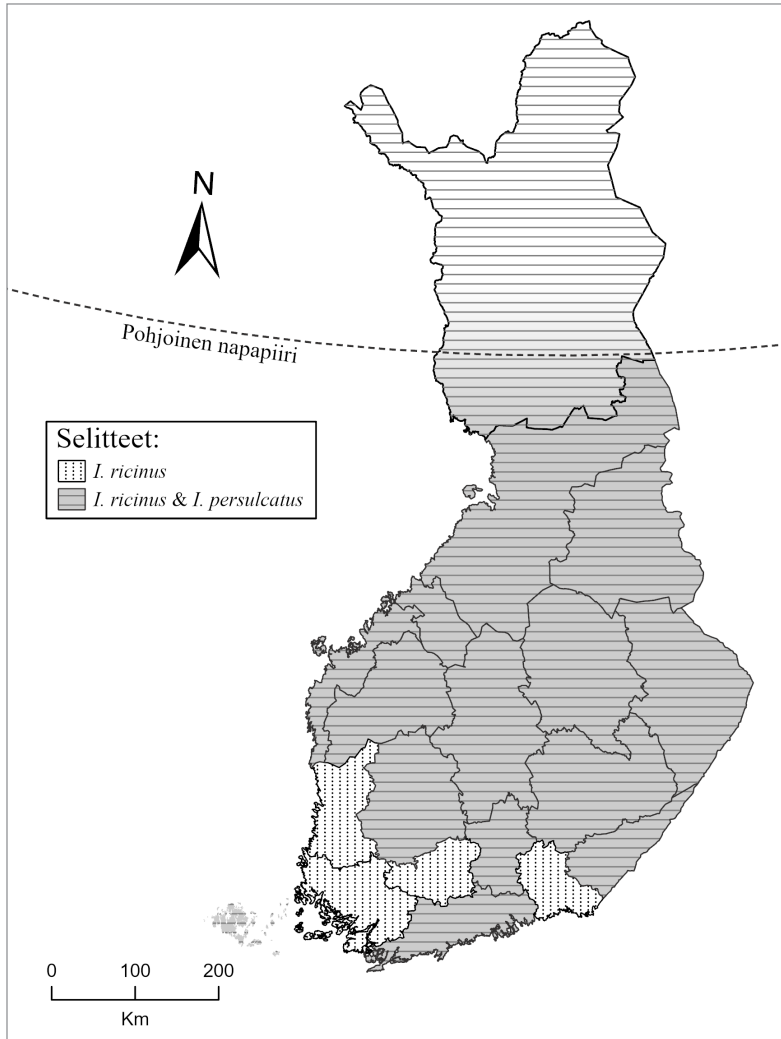
Puutiaisen levinneisyyttä tutkittiin Suomessa ensimmäistä kertaa 1960-luvulla, mutta tällöin puutiaislajeja ei välttämättä vielä erotettu toisistaan (Öhman 1961). Puutiaisen levinneisyysalue rajautuu suurin piirtein pohjoiseen napapiiriin (Laaksonen ym. 2017; *Ixodes ricinus*... 2022). Punkkilive-palveluun oli 1.11.2022 mennessä kertynyt joitakin puutiaishavaintoja myös Suomen pohjoisimman kunnan – Utsjoen – alueelta. On kuitenkin mahdollista, että Lappiin suuntautuneilla lomamatkoilla lemmikeistä löydetty puutiaisyksilöt olivat kiinnittyneet eläimiin jo ennen määränpäättä. Puutiaislajeja on myös hyvin vaikeaa erottaa toisistaan ilman mikroskooppia, ja tällöinkin erot ovat selkeimmin havaittavissa aikuisista yksilöistä (Bugmyrin ym. 2016). Reaaliaikaisessa, kansalaistiedettä hyödyntävässä seurannassa lajitunnistus ei siten toteudu, joten kyse voi olla kummasta lajista tahansa.

Ensimmäiset havainnot siperianpuutiaisista tehtiin Kokkolan saaristosta vuonna 2004 (Jääskeläinen ym. 2006). Lajin on sen jälkeen raportoitu levittäytyneen Pohjanmaan rannikolta Pirkanmaan kautta Uudellemaalle ulottuvan alueen pohjoispuolelle (Laaksonen ym. 2017; Zakhm ym. 2021; *Ixodes persulcatus*... 2022). Toistaiseksi lajin ei voida sanoa levinneen Satakunnan ja Varsinais-Suomen alueille, joita dominoivat *I. ricinus*-lajin puutiaiset (Laaksonen ym. 2017; Sormunen ym. 2020; *Ixodes persulcatus*... 2022; Uusitalo ym. 2022). Myöskään Kymenlaaksosta ei ole tehty vahvistettuja siperianpuutiaishavaintoja (Jääskeläinen ym. 2016; Laaksonen ym. 2017; Sormunen ym. 2020; *Ixodes persulcatus*... 2022; Uusitalo ym. 2022). On havaittu, että *I. ricinus* ja *I. persulcatus* voivat risteytyä, mutta tutkimusten mukaan jälkeläiset eivät pysty lisääntymään, mikä saattaa rajoittaa siperianpuutiaisen leviämistä puutiaisen elinalueille (Balashov ym. 1998).

Tutkimuksissa raportoidut, Suomea koskevat puutiaishavainnot on koottu pääpiirteissään kuvaan 1. On kuitenkin huomattava, että osittain kansalaistieteen keinoin kertyneisiin havaintoihin liittyy epävarmuutta, sillä puutiaista ja siperianpuutiaista on vaikeaa erottaa toisistaan ilman teknisiä apuvälineitä.

Kehitysvaiheet, aktiivisuuskausi sekä käyttäytyminen

Sekä puutiaisella että siperianpuutiaisella on yhtenevät kehitysvaiheet: muna-, toukka-, nymfi- ja



Kuva 1. Tutkimuksissa raportoidut puutiaishavainnot alueittain Suomessa. Lapin osalta harmaa taustaväri haalenee pohjoista kohten, koska tutkimustietoa puuttuu erityisesti *I. ricinus* -lajin levinneisyydestä pohjoisen napapiirin pohjoispuolelle. Mukailtu käyttäen lähteitä Jääskeläinen ym. (2016), Laaksonen ym. (2017), *Ixodes persulcatus...* (2022), *Ixodes ricinus...* (2022) ja Uusitalo ym. (2022).

aikuvaihe (Hillyard 1996; Sonenshine & Roe 2014). Molempien lajien kehitysvaiheiden muodonmuutokset voivat viivästyä seuraavaan vuoteen lähestyvän talven vuoksi (Grigoryeva & Stanyukovich 2016; Grigoryeva & Shatrov 2022). Kaikki puutiaisen kehitysvaiheet voivat selviytyä talven yli, kun sen sijaan siperianpuutiaisen munat ja aikuiset naaraat eivät selviydy ankarissa talviolosuhteissa (Moshkin ym. 2009). Siten talven yli selviävä aikuinen *I. ricinus* kykenee olemaan aktiivisena keskimäärin pidemmän ajanjakson kuin aikuinen *I. persulcatus* (Korenberg 2000).

Toukkavaiheesta eteenpäin puutiaiset tarvitsevat veriaterian kehittyäkseen. Aikuinen naaras munii noin 2000–3000 munaa, jotka se laskee useimmiten joko pudonneille lehille tai pintamaalle (Honzáková ym. 1975; Macko ym. 2016). Niin toukka-, nymfi-

kuin aikuisvaiheen puutiaiset voivat loisia tasaita vaihtolämpöisessä elämässä, kuten linnuissa, jyrsijöissä tai kauriissa (Eisen & Lase 2002; Amore ym. 2007; Mysterud ym. 2021). Koska erityisesti pieneläimet ovat tyypillisesti puutiaisissa esiintyvien patogeenien reservuaari-isäntiä, tutkimuksissa on havaittu, että puutiaisten patogeeniprevalenssi on laskenut toukkien aterioitua myös muilla kuin pieneläimillä (Rosà & Pugliese 2007; Mysterud ym. 2018). Toukka irrottautuu keskimäärin noin 3–5 vuorokauden kuluttua, ja muodonmuutoksen jälkeen siitä kehittyy noin kuukaudessa nymfi (Vechtova ym. 2020).

Ruotsalaistutkimusten perusteella voidaan päätellä, että hirvet (*Alces alces*), metsäkauriit (*Capreolus capreolus*), metsäjänikset (*Lepus timidus*) ja rusakot (*Lepus europaeus*) ovat aikuisten naaraiden tärkeim-

piä isäntäeläimiä todennäköisesti myös Suomessa (Jaenson ym. 1994; Jaenson & Lindgren 2011). Tarvitaan kuitenkin lisätutkimusta Suomessa esiintyvien puutiaislajien ja valkohäntäkauriin (*Odocoileus virginianus*) runsauden välisestä yhteydestä, sillä Suomi on Euroopassa Tšekin ja Serbian ohella ainoita alueita, joille kaurislaji on siirretty Pohjois-Amerikasta (Halls 1984). Muualla Euroopassa suuret isäntäeläimet, kuten hirvet ja kaurislajit, ylläpitävät puutiaispopulaatioita (Jaenson & Tälleklint 1992; Medlock ym. 2008, 2013).

Saatuun riittävästi verta nymfi pudottautuu noin 4–7 vuorokaudessa maahan ja muuntautuu aikuiseksi (Vechtova ym. 2020). Aikuiset naaraat tarvitsevat vielä yhden veriaterian lisääntymistä varten, ja myös aikuiset koiraat pyrkivät nauttimaan veriaterian etsiessään parittelukumppania ja ylläpitääkseen energiatasoaan (Josek ym. 2017). Ruokailun kesettyä noin 7–11 vuorokautta aikuinen naaras irrottautuu isäntäeläimestään ja laskee noin 4–6 viikon kuluttua munansa ryppääseen (Vechtova ym. 2020). Puutiaisten munien määrä on suoraan verrannollinen naaraan nauttiman veriaterian kokoon (Hillyard 1996). Munien kuoriutuminen voi joko tapahtua 2–7 viikossa munimisesta tai viivästyä seuraavaan vuoteen (Gray 1982; Zintl ym. 2017). Naaras kuolee munittuaan (Zintl ym. 2017).

Puutiaisen elinkaari kestää kahdesta kuuteen vuotta (Randolph 2004; Gray ym. 2016; Grigoryeva & Stanyukovich 2016) ja siperianpuutiaisen kolmesta kuuteen vuotta (Balashov 2010). Tähän vaikuttavat elinympäristön olosuhteet ja isäntäeläinten lukumäärä alueella (Balashov 2010). Vielä ei kuitenkaan ole tietoa, kuinka nopeasti puutiaislajien munista kehittyvä muniva naaras Suomen eri alueilla. On kuitenkin havaittu, että ympäristökijöistä tehoisa lämpösumma edistää monien puutiaislajien kehitysprosessia (Rand ym. 2004, Estrada-Peña ym. 2012; Tomkins ym. 2014). Sillä tarkoitetaan kasvukauden aikana vuorokauden keskilämpötilan viiden asteen ylittävää osaa (Ruosteenoja ym. 2016).

Ixodes-suvun puutiaiset viettävät suurimman osan elinkaarestaan lähellä maanpintaa aluskasvillisuuden seassa odottaen isäntäeläintä (Hillyard 1996). Puutiaiset aktivoituvat havaitessaan uloshengityksestä johtuvia ilman hiilidioksidimuutoksia, mutta ne eivät erityisesti valikoi isäntäeläintään (van Duijvendijk ym. 2017). Siperianpuutiaisen aktiivisuus on yhteydessä suhteelliseen ilmankosteuteen, lämpötilaan ja auringon säteilyyn (Alekseev & Dubinina 2000). Sen sijaan puutiaisen aktiivisuus on yhteydessä sademäärään, auringonpaisteen kestoon, suhteelliseen ilmankosteuteen sekä lämpötilaan eliölajin mikrohabitaatissa eli lähellä maanpintaa, mutta nymfiin aktiivisuuteen auringonpaisteen kestolla ei kuitenkaan havaittu olevan

yhteyttä (Schulz ym. 2014). Paikalliset lämpötilavaihtelut voivat olla huomattavia, jolloin esimerkiksi eteläisellä rinteellä saatetaan keväisin havaita jo runsaasti puutiaisia, vaikka pohjoisrinteellä voi vielä olla lunta (Hancock ym. 2011). Myös diapaussimekanismi voi vaikuttaa siihen, missä vaiheessa aktiivisuuskautta yksilöt aktivoituvat (Hancock ym. 2011). Mikäli toukat ja nymfit saavat veriateriansa alkukesällä, ne ehtivät tekemään muodonmuutoksensa samana vuonna. Mikäli ateria viivästyy loppukesään, ne menevät diapaussiin eli talvilepotilaan ja odottavat seuraavaa kevättä (Hancock ym. 2011). Siten abioottiset tekijät selittävät puutiaisen aktiivisuutta vain niiden yksilöiden osalta, jotka vielä odottavat veriateriata.

Puutiaiset saattavat olla kiinnittyneinä isäntäeläimeen useita päiviä tai aikuisvaiheessa jopa viikkoja, mikä mahdollistaa lajien levittäytymisen uusille alueille (Hillyard 1996). Suuret nisäkkäät ja linnut voivat kuljettaa puutiaisia kauas näiden elinympäristöstä (Gylfe ym. 2000; Sormunen ym. 2022). Puutiaisia voi esiintyä runsaasti myös kaupunkialueilla, joilla kantaa ylläpitävät esimerkiksi pienet nisäkkäät ja pienpedot (Junttila ym. 1999; Cayol ym. 2018; Klemola ym. 2019; Sormunen ym. 2020). Viheralueet tarjoavat suotuisia paikkoja suojautua esimerkiksi kuivuudelta.

Puutiaisen ja siperianpuutiaisen aktiivisuusjaksoissa on eroja. *I. ricinus* -lajin aktiivisuusjaksot ajoittuvat touko-kesäkuulle sekä elo-syyskuulle, jolloin olosuhteet saattavat olla sille otollisimmat (Egyed ym. 2012; Schulz ym. 2014; Sormunen ym. 2016; Cayol ym. 2017; Sormunen ym. 2020). Puutiaisen toukkien ja nymfiin lukumäärissä on havaittu selkeä huippu sekä keväällä että loppukesällä (Nilsson 1988). Samassa tutkimuksessa kuitenkin havaittiin, että nymfiin aktiivisuuskausi alkaa tyypillisesti aiemmin kuin toukkien. Aikuisilla voi olla peräti kolme aktiivisuushuippua (Nilsson 1988). Myös muissa tutkimuksissa on havaittu, että puutiaisella voi olla monihuippuinen aktiivisuusjakauma keväästä syksyyn (Schulz ym. 2014). Toisaalta joissakin habitaateissa eli elinympäristöissä aktiivisuushuippuja voi olla vain yksi (Sormunen ym. 2016).

I. persulcatus -lajilla ei yleensä havaita loppukesän aktiivisuushuippua (Korenberg 2000; Pakanen ym. 2020). Lajin aikuisten aktiivisuushuippu ajoittuu tavallisesti touko-kesäkuun vaihteeseen, ja yksilöt havaitaan jo varhain keväällä, mutta heinäkuun jälkeen siperianpuutiaisen aktiivisuus laskee (Korenberg 2000; Bormane ym. 2004).

Pohjoisten olosuhteiden vaikutusta puutiaisen aktiivisuuteen on tutkittu enemmän kuin niiden vaikutusta siperianpuutiaiseen. Puutiaisen aktiivisuuskauden tiedetään alkavan keväällä ilman läm-

pötilan noustessa noin 3–5 asteeseen ja suhteellisen ilmankosteuden saavuttaessa noin 45 prosentin rajan (Lindgren ym. 2000; Hubálek ym. 2003). Siperianpuutiainen aktivoituu aiemmin keväällä noin yhden asteen lämpötilassa (Kheisin ym. 1955). Yli 80 prosentin suhteellinen ilmankosteus lisää puutiaisen aktiivisuutta merkittävästi (Eisen & Lane 2002; Medlock ym. 2013). Toisaalta suhteellinen ilmankosteus korreloi positiivisesti lajin aikuisten ja nymfien runsauden kanssa (Sormunen ym. 2016). Vastaavasti pitkäaikainen altistus alle 75 prosentin ilmankosteudelle lisää puutiaisen kuolleisuutta huomattavasti (Stafford 1994). Puutiaisen aktiivinen kausi päättyy syksyllä vuorokauden keskilämpötilan laskiessa noin 3–5 asteeseen, minkä jälkeen ne menevät diapaussiin (Walker 2001). Puutiainen viivyyttää kehitystään horroksen kaltaisessa tilassa, kunnes olosuhteet muuttuvat sille suosiollisiksi. Yleisesti ottaen siperianpuutiaisen levinneisyysalueilla vuosittainen lämpösumma on alhaisempi, vuosittaiset sademäärät vähäisemmät, ilmankosteus matalampi ja kasvukausi lyhyempi kuin puutiaisen levinneisyysalueilla (Jaenson ym. 2016; Sirotkin & Korenberg 2018). Siten se lienee lajina sopeutunut erilaisiin olosuhteisiin kuin *I. ricinus*.

Puutiaisten runsastuminen johtuu osin siitä, ettei lajeilla juuri ole luontaisia saalistajia. Yhdysvalloissa on kuitenkin havaittu, että jotkin isäntäeläimet, kuten oravat ja pussirovat, tappavat yli 80 prosenttia niissä ruokailemaan pyrkivistä *Ixodes scapularis*-lajin yksilöistä (Keesing ym. 2009). Joidenkin muurahaisten (Formicidae), hämähäkkien (Araneae), juoksujalkaisten (Chilopoda) ja kovakuoriaisten (Coleoptera) on havaittu käyttävän puutiaisia tai siperianpuutiaisia ravintonaan, mutta tämän merkitystä puutiaispopulaatiolle pidetään vähäisenä (Samish & Alekseev 2001). Suomessa esiintyvien puutiaislajien saalistajista ja muista puutiaispopulaation runsastumista rajoittavista tekijöistä tarvitaan lisää tutkimusta. Eräs ilmeinen tekijä on kuitenkin isäntäeläinkannan harventuminen, sillä puutiaisyksilö kuolee käytettyään energianvarantonsa (Randolph ym. 2002).

Puutiaisille suotuisat elinympäristöt

Lajien *I. ricinus* ja *I. persulcatus* välillä on havaittu eroja niiden suosimien habitaattien ja olosuhteiden välillä (Uusitalo ym. 2022). Karkeasti jaotellen puutiaista suosivat eteläisen ja siperianpuutiaista pohjoisen Suomen olosuhteet (Uusitalo ym. 2022). Kummankin lajin suosimille habitaateille on yleistä joko sammal- tai karikkekerros, joka suojaa puutiaisia sekä kuivuudelta, kuumuudelta että kylmyydeltä (Alekseev & Dubinina 2000; Sormunen ym. 2016). Karikkeen alla kumpikin puutiaislaji kyke-

nee selviämään talven yli (Alekseev & Dubinina 2000; Dautel ym. 2008). Lisäksi karike ylläpitää kasvillisuuden pohjakerroksen korkeaa kosteustasoa sekä tarjoaa suojan esimerkiksi hellejakson aikana. Suomessa sekä puutiaista että siperianpuutiaista on havaittu eniten suurten vesistöjen läheisyydestä, lehtimetsistä sekä mustikkavaltaisista havumetsistä, mutta lajihavaintoja on tehty myös muista elinympäristöistä, kuten kaupunkipuistoista (Sormunen ym. 2016; Klemola ym. 2019; Pakanen ym. 2020; Sormunen ym. 2020).

Tutkimustulokset viittaavat siihen, että siperianpuutiainen kestää paremmin kylmiä olosuhteita kuin *I. ricinus* (Tokarevich ym. 2011). Tästä syystä *I. persulcatus* oletettavasti selviytyy puutiaista paremmin Pohjois-Suomessa (Laaksonen ym. 2017; Uusitalo ym. 2022). Toisaalta lumi toimii suoja-kerroksena pakkasen purevuutta vastaan. Lapissa lumikerros on yleensä paksumpi kuin Etelä-Suomessa, mikä voi edesauttaa kummankin lajin selviytymistä Pohjois-Suomessa. Vähälumiset, kylmät talvet heikentävät sekä yksilöiden että munien selviytymismahdollisuuksia talven yli, kun routa ja jää tunkeutuvat karikkeen alle maan pintakerrokseen (Medlock ym. 2013).

Puutiaiset liikkuvat pääasiassa vertikaalisesti eli pystysuuntaisesti päästäkseen tarttumaan isäntäeläimeen. Ne voivat kuitenkin hakeutua lähemmäs maanpintaa suojautuakseen liialta lämmöltä ja kuivuudelta. Puutiaisten kyky suojautua kuivumiselta vaihtelee puutiaislajin, kehitysvaiheen sekä yksilön hyvävoimaisuuden mukaan (Needham & Teel 1991). Myös sukupuolella on vaikutusta suojautumiskykyyn. Aikuiset *I. ricinus*-naaraat kestävät parhaiten olosuhdemuutoksia (Herrmann & Gern 2010). Puutiaisen selviytymiskykyyn vaikuttavat erityisesti rasvavarannot, jotka kasvavat yksilön kehitysvaiheprosessin edetessä, joten toukilla rasvavarannot ovat pienimmät (Herrmann & Gern 2010).

Puutiaisen levinneisyyteen vaikuttavat tekijät ja ilmastonmuutos

Puutiaisten runsauteen eri elinympäristöissä vaikuttavat sekä abioottiset että bioottiset eli elävien organismien muodostamat tekijät. Tässä luvussa tarkastellaan ilmastonmuutoksen vaikutusta erityisesti puutiaiseen, sillä *I. persulcatus* on jo dominoiva laji Pohjois-Suomessa (Laaksonen ym. 2017). Korkea suhteellinen ilmankosteus suosii *Ixodes*-suvun puutiaisia (esim. Gray 1998; Qviller ym. 2014). Sillä on vaikutusta sekä puutiaisten selviytymiseen että kehitykseen (Lindgren ym. 2000; Gray ym. 2009). Ilmastonmuutos saattaa muuttaa elinolosuhteita erityisesti puutiaiselle suotuisaksi,

sillä tämä viihtyy parhaiten lämpimissä ja kosteissa olosuhteissa (Walker ym. 2001; Bennet ym. 2006; Dobson & Randolph 2011; Jaenson & Lindgren 2011). Aiempaa leudommat talvet ja runsaammat sademäärät saattavat pidentää puutiaisen aktiivisuuskautensa pituutta erityisesti Etelä-Suomessa.

Ilmastonmuutoksen vaikutusta lajeihin on tutkittu esimerkiksi Ruotsissa ja Venäjällä (Tälleklint & Jaenson 1998; Tokarevich ym. 2011). Tutkimuksissa on ennustettu, että kasvukausien pidentyminen parantaa puutiaisen elinolosuhteita kaikissa Pohjoismaissa (Jaenson & Lindgren 2011). Erityisesti euroopanpähkinäpensaan (*Corylus avellana*), tervalepän (*Alnus glutinosa*) ja tammen (*Quercus robur*) levittäytyminen entistä pohjoisemmaksi lisää puutiaiselle suotuisien mikrohabitaattien määrää (Sweden facing... 2007; Jaenson & Lindgren 2011). Toisaalta aiempaa lämpimämpiin olosuhteisiin sopeutuvat kasvilajit voivat runsastuessaan muuttaa mikrohabitaatteja esimerkiksi varjoisammiksi, mikä saattaa suosia puutiaista (Ehrmann ym. 2017).

Ison-Britannian olosuhteissa on mallinnettu, että isäntäeläinten runsaus ja suotuisat elinolosuhteet yhdessä edistävät oleellisesti sekä puutiaisen selviytymistä että leviämistä uusille alueille (Dobson & Randolph 2011). Mallinnuksen yhteydessä havaittiin, että ilmaston lämpenemisellä saattaa olla puutiaismääriä lisäävä vaikutus. Lämpimämmät olosuhteet voivat lyhentää puutiaisen elinkiertoa ja siten pitkällä aikavälillä lisätä puutiaismääriä. Aiempaa useampi puutiaisyksilö saattaa näin ollen ehtiä läpikäymään useamman kuin yhden muodonmuutoksen yhden kalenterivuoden aikana. Toisaalta tutkijat havaitsivat, että viileät syksyt voivat hidastaa puutiaisen kehitystä, jolloin muodonmuutos saattaa viivästyä seuraavaan vuoteen (Dobson & Randolph 2011).

Ilmastonmuutoksen vaikutusten kattavaa arviointia varten tarvitaan kuitenkin pitkäaikaisia seurantatutkimuksia etenkin Pohjoismaiden olosuhteissa. Lienee selvää, että abioottisten ja biotisten tekijöiden syy-seurausvaikutukset puutiaisiin ovat kompleksisia. Onko jokin olosuhdetekijä tai isäntälaji toista tärkeämpi? Mitkä tekijät voivat vastaavasti rajoittaa puutiaisen levittäytymistä uusille alueille? *I. persulcatus* on luultavasti sopeutunut erilaisiin ilmasto-olosuhteisiin kuin *I. ricinus*. Puutiaisten kehitysvaiheet voivat ruokailla erikokoisilla isäntäeläimillä, mutta millaisia ovat isäntäeläinvalinnan vaikutukset lajien levinneisyyteen ja esiintymistiheyteen. Kenttätutkimuksissa on havaittu, että ainakin myyräkantojen vaihtelulla on merkitystä, ja mallinnuksessa on puolestaan todettu, että kauriskantojen vahvistumisella on selkeä yhteys puutiaishavaintomääriin (Dobson & Randolph 2011; Perez ym. 2016). On kuitenkin tar-

keää huomata, että isäntäeläinten puuttuessa edes suotuisat elinolosuhteet eivät mahdollista puutiaispopulaation vahvistumista, koska yksilön kehittyminen ja lisääntyminen edellyttävät ravinnonsaantia.

Johtopäätökset ja keskustelu

Katsaus puutiaisten levinneisyyteen ja runsauteen vaikuttaviin tekijöihin osoittaa, että muuttujien kirjo on laaja ja monipuolista lisätutkimusta tarvitaan. Koska kummallakaan tarkastellulla lajilla ei juuri ole saalistajia, paikallisiin puutiaismääriin vaikuttavat pääasiassa muut tekijät. Sekä biotilla että abioottisilla tekijöillä on vaikutusta kummankin lajin levinneisyyteen, selviytymiseen ja runsastumiseen. Vaikka tutkimuksissa on havaittu eniten puutiaisia varjoisista elinympäristöistä, on tärkeää huomata, että puutiaisen voi kohdata myös sille epäsuotuisasta ympäristöstä. Epäsuotuisat olosuhteet saattavat kuitenkin lyhentää niiden elinaikaa, mikäli elinympäristö ei tarjoa suojaa kuivuudelta ja liialta lämmöltä. Puutiaisia on tavattu esimerkiksi laiturilta, joilla puusto ei varjosta elinympäristöä ja suhteellinen ilmankosteus saattaa tuulen vaikutuksesta pudota alhaiseksi (Sormunen ym. 2016). On huomattava, että ne eivät juuri liiku itse, vaan ne siirtyvät paikasta toiseen isäntäeläinten mukana. Onkin osin sattumasta kiinni, millaiseen mikrohabitaattiin yksilö pudottautuu ja millainen on tämän selviytymismahdollisuus. Suotuisakaan elinympäristö ei hyödytä yksilöä, mikäli alueen isäntäeläinkanta on harvalukuinen.

Korkea suhteellinen ilmankosteus on erityisesti puutiaiselle lämpötilaa tärkeämpi olosuhdetekijä kasvukauden aikana (Stafford 1994; Eisen & Lane 2002). Runsaslumisina talvina kovat pakkaset eivät välttämättä heikennä puutiaisten selviytymistä talven yli, sillä lumi toimii eristeenä. Yhdysvalloissa on havaittu, että kovilla pakkasilla karikerroksen alla lämpötila pysyy jopa 15 astetta ympäristöä lämpimämpänä (Burtis ym. 2015). Edes lumikerroksen poisto ei havaintojen mukaan vaikuta *Ixodes scapularis* -lajiyksilöiden selviytymiseen. Karikerroksen paksaus kuitenkin vaihtelee habitaateittain.

Leudommat talvet sekä lisääntyvät sademäärät ovat esimerkkejä tekijöistä, jotka voivat ilmaston muuttuessa suosia puutiaista. Kasvukausien pidentyminen suosii erityisesti pitkälle syksyyn aktiivista *I. ricinus* -lajia, sillä mitä kauemmin olosuhteet suosivat aktiivisuutta, sitä enemmän yksilöllä on aikaa löytää isäntäeläin. Mikäli toukat ja nymfit saavat veriaterian alkukesällä, ne ehtivät tekemään muodonmuutoksen ja aktivoitumaan uudestaan vielä samana vuonna. Sen sijaan siperianpuutiaisen aktiivisuuden on raportoitu laskevan keskikesän

jälkeen. Toisaalta tiedetään, että rasvavarannot kasvavat muodonmuutosten myötä. Esimerkiksi nymfi pystyy odottamaan kauemmin isäntäeläintään kuin toukka, joten kehityksessään pidemmälle ehtineet yksilöt elävät pidempään ja kestävät paremmin olosuhdemuutoksia. Puutiaisten elinkierron lyheneminen voi toisaalta tarkoittaa, että aikuisten yksilöiden lukumäärä kasvaa, mikä puolestaan helpottaa parittelukumppanin löytymistä alueelta. Kaiken kaikkiaan elinkierron lyheneminen siis kiihdyttää puutiaismäärien kasvua monella tavalla. Toistaiseksi ei kuitenkaan ole käytettävissä tutkittua arviota siitä, kuinka kauan puutiaisten kehittyminen toukasta aikuiseksi keskimäärin kestää maan eri osissa. Tutkimukset eivät toisaalta anna viitteitä siitä, että puutiaismäärät olisivat vähenemässä lähitulevaisuudessa.

Katsaus havainnollistaa, että puutiaisten elinkaari tunnetaan jo kattavasti. Myös lajeille suotuisia olosuhteita on tutkittu, mutta lisätutkimusta tarvitaan puutiaisiin Suomessa vaikuttavien abioottisten ja bioottisten tekijöiden ymmärtämiseksi. Toistaiseksi ei esimerkiksi tiedetä, kuinka nopeasti puutiaiset aktivoituvat keväisin lumien sulamisen jälkeen tai kuinka suuri vaihteluväli puutiaisten aktiivisuuskasvien pituuksissa on eri alueiden välillä. Kiinnostavia kysymyksiä ovat esimerkiksi suojaavan lumipeitteen puuttumisen vaikutukset yksilöiden selviytymiseen kovilla pakkasilla ja isäntäeläinten kannanvaihteluiden vaikutukset puutiaisten levineisyyteen Suomessa.

Tulevaisuudessa olisi perusteltua kohdistaa tutkimusfokusta entistä selkeämmin spatiotemporaaliseen mallinnukseen. Näin voidaan esimerkiksi pyrkiä ennustamaan puutiaisten aktiivisuutta paikallisesti abioottisten tekijöiden perusteella, kuten on jo mallinnettu muualla Euroopassa (Porretta ym. 2013; Williams ym. 2015; Tanski 2018). Ennuste kertoisi luonnossa liikkuvalla ajantasaisesti korkean puutiaiseriskin ajankohdat, millä voitaisiin kenties vähentää puutiaisvälitteisiä infektioita Suomessa. Lisäksi ilmastomuutoksen vaikutusta puutiaisten populaatiodynamiikkaan voitaisiin jatkossa tutkia yksityiskohtaisemmin. Toistaiseksi ei esimerkiksi tiedetä, voiko *I. ricinus* kehittyä toukasta munivaksi aikuiseksi kahden kalenterivuoden aikana Suomen olosuhteissa. Lisätutkimuksella – esimerkiksi tilastollisen mallinnuksen kautta – voitaisiin syventää ymmärrystä lajin käyttäytymisestä ja siten myös edistää luonnossa liikkuvien terveysturvallisuutta.

KIRJALLISUUS

Alekseev, A. N. & Dubinina, H. V. (2000) Abiotic parameters and diel and seasonal activity of *Borrelia*-infected and uninfected *Ixodes persulcatus* (Acarina:

- Ixodidae*). *Journal of Medical Entomology* 37(1) 9–15. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-37.1.9>
- Alkhishe, A. A., Peterson, A. T. & Samy, A. M. (2017) Climate change influences on the potential geographic distribution of the disease vector tick *Ixodes ricinus*. *PLOS ONE* 12(12) e0189092. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189092>
- Amore, G., Tomassone, L., Grego, E., Ragagli, C., Bertolotti, L., Nebbia, P., Rosati, S. & Mannelli, A. (2007) *Borrelia lusitaniae* in immature *Ixodes ricinus* (Acar: Ixodidae) feeding on common wall lizards in Tuscany, central Italy. *Journal of Medical Entomology* 44(2) 303–307. <https://doi.org/10.1093/jmedent/44.2.303>
- Balashov, Y. S., Grigorieva, L. A. & Oliver, J. (1998) Reproductive isolation and interspecific hybridization of ixodid ticks of the *I. ricinus* - *I. persulcatus* group (Acarina, Ixodidae). *Entomological review* 78(4) 500–508.
- Balashov, Y. S. (2010) Significance of ixodid tick (Parasitiformes, Ixodidae) population structure for maintenance of natural foci of infection. *Biology Bulletin* 37(7) 677–683. <https://doi.org/10.1134/S1062359010070022>
- Bennet, L., Halling, A. & Berglund, J. (2006) Increased incidence of Lyme borreliosis in southern Sweden following mild winters and during warm, humid summers. *European Journal of Clinical Microbiology and Infectious Diseases* 25(7) 426–432. <https://doi.org/10.1007/s10096-006-0167-2>
- Bormane, A., Lucenko, I., Duks, A., Mavtchoutko, V., Ranka, R., Salmina, K. & Baumanis, V. (2004) Vectors of tick-borne diseases and epidemiological situation in Latvia in 1993–2002. *International Journal of Medical Microbiology* 293(37) 36–47. [https://doi.org/10.1016/S1433-1128\(04\)80007-X](https://doi.org/10.1016/S1433-1128(04)80007-X)
- Bugmyrin, S. V., Bespyatova, L. A., Korotkov, Y. S., Burenkova, L. A., Belova, O. A., Romanova, L. I., Kozlovskaya, L. I., Karganova, G. G. & Ieshko, E. P. (2013) Distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* ticks in southern Karelia (Russia). *Ticks and Tick-borne Diseases* 4(1–2) 57–62. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.07.004>
- Bugmyrin, S. V., Belova, O. A., Bespyatova, L. A., Ieshko, E. P. & Karganova, G. G. (2016) Morphological features of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* hybrids: nymphs and adults. *Experimental and Applied Acarology* 69(3) 359–369. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0036-3>
- Burtis, J. C., Ostfeld, R. S., Yavitt, J. B. & Fahey, T. J. (2015) The relationship between soil arthropods and the overwinter survival of *Ixodes scapularis* (Acar: Ixodidae) under manipulated snow cover. *Journal of Medical Entomology* 53(1) 225–229. <https://doi.org/10.1093/jme/tjv151>
- Cao, W.-C., Zhao, Q.-M., Zhang, P.-H., Yang, H., Wu, X.-M., Wen, B.-H., Zhang, X.-T. & Habbema, J.

- (2003) Prevalence of *Anaplasma phagocytophila* and *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes persulcatus* ticks from northeastern China. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 68(5) 547–550. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2003.68.547>
- Cayol, C., Koskela, E., Mappes, T., Siukkola, A. & Kallio, E. R. (2017) Temporal dynamics of the tick *Ixodes ricinus* in northern Europe: epidemiological implications. *Parasites & Vectors* 10(166). <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2112-x>
- Cayol, C., Jääskeläinen, A., Koskela, E., Kyröläinen, S., Mappes, T., Siukkola, A. & Kallio, E. R. (2018) Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. *Scientific Reports* 8(16660). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35031-0>
- Dantas-Torres, F., Chomel, B. B & Otranto, D. (2012) Ticks and tick-borne diseases: A One Health perspective. *Trends in Parasitology* 28(10) 437–446. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2012.07.003>
- Dautel, H., Dippel, C., Kämmer, D., Werkhausen, A. & Kahl, O. (2008) Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. *International Journal of Medical Microbiology* 298(Supplement 1) 50–54. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.01.010>
- Dobson, A. D. M. & Randolph, S. E. (2011) Modelling the effects of recent changes in climate, host density and acaricide treatments on population dynamics of *Ixodes ricinus* in the UK. *Journal of Applied Ecology* 48(4) 1029–1037. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02004.x>
- van Duijvendijk, G., Gort, G., Sprong, H. & Takken, W. (2017) Behavioural responses of *Ixodes ricinus* nymphs to carbon dioxide and rodent odour. *Medical and Veterinary Entomology* 31(2) 220–223. <https://doi.org/10.1111/mve.12214>
- Egyed, L., Élő, P., Sréter-Lancz, Z., Széll, Z., Balogh, Z. & Sréter, T. (2012) Seasonal activity and tick-borne pathogen infection rates of *Ixodes ricinus* ticks in Hungary. *Ticks and Tick-borne Diseases* 3(2) 90–94. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.01.002>
- Ehrmann, S., Liira, J., Gärtner, S., Hansen, K., Brunet, J., Cousins, S. A. O., Deconchat, M., Decocq, G., Frenne, P., Smedt, P., Diekmann, M., Gallet-Moron, E., Kolb, A., Lenoir, J., Lindgren, J., Naaf, T., Paal, T., Valdés, A., Verheyen, K., Wulf, M. & Scherer-Lorenzen, M. (2017) Environmental drivers of *Ixodes ricinus* abundance in forest fragments of rural European landscapes. *BCM Ecology* 17(31). <https://doi.org/10.1186/s12898-017-0141-0>
- Eisen, L. & Lane, R. S. (2002) Vectors of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. Teoksessa Gray, J., Kahl, O., Lane, R. S. & Stanek, G. (toim.) *Lyme borreliosis: biology and control*, 91–116. CABI, Wallingford. <https://doi.org/10.1134/S1062359010070022>
- Eisen, R. J., Eisen, L. & Beard, C. B. (2016) County-scale distribution of *Ixodes scapularis* and *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) in the continental United States. *Journal of Medical Entomology* 53(2) 349–386. <https://doi.org/10.1093/jme/tjv237>
- Estrada-Peña, A., Ayllón, N. & de la Fuente, J. (2012) Impact of climate trends on tick-borne pathogen transmission. *Frontiers in Physiology* 3(64) 1–11. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00064>
- Estrada-Peña, A. & de la Fuente, J. (2014) The ecology of ticks and epidemiology of tick-borne viral diseases. *Antiviral Research* 108 104–128. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2014.05.016>
- Fourie, L., Lingen, F. & Kok, D. (1995) Improvement of field sampling methods for adult Karoo paralysis ticks, *Ixodes rubicundus* (Acari: Ixodidae), through addition of host odour. *Experimental and Applied Acarology* 19(2) 93–101. <https://doi.org/10.1007/bf00052549>
- Gandy, S., Kilbride, E., Biek, R., Millins, C. & Gilbert, L. (2022) No net effect of host density on tick-borne disease hazard due to opposing roles of vector amplification and pathogen dilution. *Ecology and Evolution* 12(e9253). <https://doi.org/10.1002/ece3.9253>
- Gilbert, L., Maffey, G. L., Ramsay, S. L. & Hester, A. J. (2012) The effect of deer management on the abundance of *Ixodes ricinus* in Scotland. *Ecological Applications* 22(2) 658–667. <https://doi.org/10.1890/11-0458.1>
- Gray, J. S. (1982) The development and questing activity of *Ixodes ricinus* L. under field conditions in Ireland. *Bulletin of Entomological Research* 72(2) 263–270. <https://doi.org/10.1017/S0007485300010567>
- Gray, J. S. (1998) The ecology of ticks transmitting Lyme borreliosis. *Experimental & Applied Acarology* 22 249–258. <https://doi.org/10.1023/A:1006070416135>
- Gray, J. S. (2008) *Ixodes ricinus* seasonal activity: Implications of global warming indicated by revisiting tick and weather data. *International Journal of Medical Microbiology* 298 (Supplement 1) 19–24. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2007.09.005>
- Gray, J. S., Dautel, H., Estrada-Peña, A., Kahl, O. & Lindgren, E. (2009) Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases* 2009. <https://doi.org/10.1155/2009/593232>
- Gray, J. S., Kahl, O., Lane, R. S., Levin, M. L. & Tsao, J. I. (2016) Diapause in ticks of the medically important *Ixodes ricinus* species complex. *Ticks and Tick-borne Diseases* 7(5) 992–1003. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2016.05.006>
- Grigoryeva, L. & Stanyukovich, M. (2016) Life cycle of the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) in the North-West of Russia. *Experimental and Applied Acarology* 69(3) 347–357. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0038-1>

- Grigoryeva, L. A. & Shatrov, A. B. (2022) Life cycle of the tick *Ixodes ricinus* (L.) (Acari: Ixodidae) in the North-West of Russia. *Systematic and Applied Acarology* 27(3) 538–550. <https://doi.org/10.11158/saa.27.3.11>
- Guglielmone, A., Beati, L., Barros-Battesti, D., Labruana, M., Nava, S., Venzal, J., Mangold, A., Szabó, M., Martins, J., González-Acuña, D. & Estrada-Peña, A. (2006) Ticks (Ixodidae) on humans in South America. *Experimental and Applied Acarology* 40(2) 83–100. <https://doi.org/10.1007/s10493-006-9027-0>
- Gylfe, Å., Bergström, S., Lundström, L. & Olsen, B. (2000) Reactivation of Borrelia infection in birds. *Nature* 403 724–725. <https://doi.org/10.1038/35001663>
- Halls, L. K. (1984; toim.) *White-tailed deer: Ecology and management*. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvania.
- Hancock, P. A., Brackley, R. & Palmer, S. C. F. (2011) Modelling the effect of temperature variation on the seasonal dynamics of *Ixodes ricinus* tick populations. *International Journal for Parasitology* 41(5) 513–522. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.12.012>
- Herrmann, C. & Gern, L. (2010) Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) under challenging conditions of temperature and humidity is influenced by *Borrelia burgdorferi* sensu lato infection. *Journal of Medical Entomology* 47(6) 1196–1204. <https://doi.org/10.1603/ME10111>
- Hillyard, P. D. (1996) *Ticks of North-West Europe*. Field Studies Council, Shrewsbury.
- Honzáková, E., Olejníček, J., Černý, V., Daniel, M. & Dusbábek, F. (1975) Relationship between number of eggs deposited and body weight of engorged *Ixodes ricinus* female. *Folia Parasitologica* 22(1) 37–42. <https://folia.paru.cas.cz/pdfs/fo/1975/01/08.pdf> 27.10.2022.
- Hubálek, Z., Halouzka, J. & Juricová, Z. (2003) Host-seeking activity of ixodid ticks in relation to weather variables. *Journal of Vector Ecology* 28(2) 159–165. https://www.researchgate.net/profile/Zdenek-Hubalek-2/publication/8925636_Host-seeking_activity_of_ixodid_ticks_in_relation_to_weather_variables/links/5b238dca0f7e9b0e3748c43e/Host-seeking-activity-of-ixodid-ticks-in-relation-to-weather-variables.pdf 26.10.2022.
- Ixodes persulcatus* – current known distribution: March 2022 (2022) European Centre for Disease Prevention and Control and European Food Safety Authority. ECDC, Tukholma. https://www.ecdc.europa.eu/sites/default/files/images/Ixodes_persulcatus_2022_03.png 25.10.2022.
- Ixodes ricinus* – current known distribution: March 2022 (2022) European Centre for Disease Prevention and Control and European Food Safety Authority. ECDC, Tukholma. https://www.ecdc.europa.eu/sites/default/files/images/Ixodes_ricinus_2022_03.png 25.10.2022.
- Jackson, J., Beveridge, I., Chilton, N. B. & Andrews, R. H. (2007) Distributions of the paralysis ticks *Ixodes cornuatus* and *Ixodes holocyclus* in south-eastern Australia. *Australian Veterinary Journal* 85(10) 420–424. <https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.2007.00183.x>
- Jaenson, T. G. T. & Tälleklint, L. (1992) Incompetence of roe deer as reservoirs of the Lyme borreliosis spirochete. *Journal of Medical Entomology* 29(5) 813–817. <https://doi.org/10.1093/jmedent/29.5.813>
- Jaenson, T. G. T., Tälleklint, L., Lundqvist, L., Olsen, B., Chirico, J. & Mejlom, H. (1994) Geographical distribution, host associations, and vector roles of ticks (Acari: Ixodidae, argasidae) in Sweden. *Journal of Medical Entomology* 31(2) 240–256. <https://doi.org/10.1093/jmedent/31.2.240>
- Jaenson, T. G. T. & Lindgren, E. (2011) The range of *Ixodes ricinus* and the risk of contracting Lyme borreliosis will increase northwards when the vegetation period becomes longer. *Ticks and Tick-borne Diseases* 2(1) 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2010.10.006>
- Jaenson, T. G. T., Jaenson, D. G., Eisen, L., Petersson, E. & Lindgren, E. (2012a) Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden. *Parasites & Vectors* 5(8). <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-8>
- Jaenson, T. G. T., Hjertqvist, M., Bergstrom, T. & Lundkvist, A. (2012b) Why is tick-borne encephalitis increasing? A review of the key factors causing the increasing incidence of human TBE in Sweden. *Parasites & Vectors* 5(184). <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-184>
- Jaenson, T. G. T., Väriv, K., Fröjdman, I., Jääskeläinen, A., Rundgren, K., Versteirt, V., Estrada-Peña, A., Medlock, J. M. & Golovljova, I. (2016) First evidence of established populations of the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) in Sweden. *Parasites & Vectors* 9(377). <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1658-3>
- Josek, T., Allan, B. F. & Alleyne, M. (2017) Morphometric analysis of chemoreception organ in male and female ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 20(10) 1–6. <https://doi.org/10.1093/jme/tjx232>
- Junttila, J., Peltomaa, M., Soini, H., Marjamäki, M. & Viljanen, M. K. (1999) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus* ticks in urban recreational areas of Helsinki. *Journal of Clinical Microbiology* 37(5) 1361–1365. <https://doi.org/10.1128/jcm.37.5.1361-1365.1999>
- Jääskeläinen, A. E., Tikkaoski, T., Uzcátegui, N. Y., Alekseev, A. N., Vaheri, A. & Vapalahti, O. (2006) Siberian subtype tickborne encephalitis virus,

- Finland. *Emerging Infectious Diseases* 12(10) 1568–1571. <https://doi.org/10.3201/eid1210.060320>
- Jääskeläinen, A., Tonteri, E., Pieninkeroinen, I., Sironen, T., Voutilainen, L., Kuusi, M., Vaheri, A. & Vapalahti, O. (2016). Siberian subtype tick-borne encephalitis virus in *Ixodes ricinus* in a newly emerged focus, Finland. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 7(1) 216–223. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2015.10.013>
- Keesing, F., Brunner, J., Duerr, S., Killilea, M., LoGiudice, K., Schmidt, K., Vuong, H. & Ostfeld, R. S. (2009) Hosts as ecological traps for the vector of Lyme disease. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1675) 3911–3919. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1159>
- Khatchikian, C. E., Prusinski, M. A., Stone, M., Backenson, P. B., Wang, I.-N., Foley, E., Seifert, S. N., Levy, M. Z. & Brisson, D. (2015) Recent and rapid population growth and range expansion of the Lyme disease tick vector, *Ixodes scapularis*, in North America. *Evolution* 69(7) 1678–1689. <https://doi.org/10.1111/evo.12690>
- Kheisin, E. M., Pavlovskaya, O., Malakhova, R. P. & Rybak, V. F. (1955) Duration of the developmental cycle of *Ixodes persulcatus* under natural conditions of the Karelo-Finnish SSR. *Proceedings of the Karelo-Finnish University* 6 102–123.
- Klemola, T., Sormunen, J. J., Mojzer, J., Mäkelä, S. & Vesterinen, E. J. (2019) High tick abundance and diversity of tick-borne pathogens in a Finnish city. *Urban Ecosystems* 22(5) 817–826. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00854-w>
- Korenberg, E. I. (2000) Seasonal population dynamics of *Ixodes* ticks and tick-borne encephalitis. *Experimental and Applied Acarology* 24 665–681. <https://doi.org/10.1023/A:1010798518261>
- Laaksonen, M., Sajanti, E., Sormunen, J. J., Penttinen, R., Hänninen, J., Ruohomäki, K., Sääksjärvi, I., Vesterinen, E. J., Vuorinen, I., Hytönen, J. & Klemola, T. (2017) Crowdsourcing-based nationwide tick collection reveals the distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* and associated pathogens in Finland. *Emerging Microbes & Infections* 6(5) e31. <https://doi.org/10.1038/emi.2017.17>
- Laaksonen, M., Klemola, T., Feuth, E., Sormunen, J. J., Puisto, A., Mäkelä, S., Penttinen, R., Ruohomäki, K., Hänninen, J., Sääksjärvi, I. E., Vuorinen, I., Sprong, H. & Vesterinen, E. J. (2018) Tick-borne pathogens in Finland: Comparison of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* in sympatric and parapatric areas. *Parasites & Vectors* 11(556). <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3131-y>
- Lindgren, E., Tälleklint, L. & Polfeldt, T. (2000) Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environmental Health Perspectives* 108(2) 119–124. <https://doi.org/10.1289/ehp.00108119>
- Livanova, N., Tikunov, A., Kurilshikov, A., Livanov, S., Fomenko, N., Taranenko, D., Kvashnina, A. & Tikunova, N. (2015) Genetic diversity of *Ixodes pavlovskyi* and *I. persulcatus* (Acari: Ixodidae) from the sympatric zone in the south of Western Siberia and Kazakhstan. *Experimental and Applied Acarology* 67(3) 441–456. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9947-7>
- Lopes, M. G., May Júnior, J., Foster, R. J., Harmsen, B. J., Sanchez, E., Martins, T. F., Quigley, H., Marcili, A. & Labruna, M. B. (2016) Ticks and rickettsiae from wildlife in Belize, Central America. *Parasites & Vectors* 9(62). <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1348-1>
- Macko, J., Machava, J., Bublinec, E. & Hrk'ová, G. (2016) Soil reaction and tick abundance *Ixodes ricinus*. *Folia Oecologica* 43(2) 176–182. https://ife.sk/wp-content/uploads/2016/10/FO_v43_iss2_176to182.pdf 27.10.2022.
- Materna, J., Daniel, M., Metelka, L. & Harčarik, J. (2008) The vertical distribution, density and the development of the tick *Ixodes ricinus* in mountain areas influenced by climate changes (The Krkonoše Mts., Czech Republic). *International Journal of Medical Microbiology* 298(Supplement 1) 25–37. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.05.004>
- Medlock, J. M., Pietzsch, M. E., Rice, N. V. P., Jones, L., Kerrod, E., Avenell, D., Los, S., Ratcliffe, N., Leach, S. & Butt, T. (2008) Investigation of ecological and environmental determinants for the presence of questing *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on Gower, South Wales. *Journal of Medical Entomology* 45(2) 314–325. <https://doi.org/10.1093/jmedent/45.2.314>
- Medlock, J. M., Hansford, K. M., Bormane, A., Derdakova, M., Estrada-Peña, A., George, J.-C., Golovljova, I., Jaenson, T. G. T., Jensen, J.-K., Jensen, P. M., Kazimirova, M., Oteo, J. A., Papa, A., Pfister, K., Plantard, O., Randolph, S. E., Rizzoli, A., Santos-Silva, M. M., Sprong, H., Vial, L., Hendrickx, G., Zeller, H. & Van Bortel, W. (2013) Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasites & Vectors* 6(1). <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-1>
- Moshkin, M. P., Novikov, E. A., Tkachev, S. E. & Vlasov, V. V. (2009) Epidemiology of a tick-borne viral infection: theoretical insights and practical implications for public health. *Bioessays* 31(6) 620–628. <https://doi.org/10.1002/bies.200800196>
- Mysteryd, A., Stigum, V. M., Seland, I. V., Herland, A., Easterday, W. R., Jore, S., Østerås, O. & Viljugrein, H. (2018) Tick abundance, pathogen prevalence, and disease incidence in two contrasting regions at the northern distribution range of Europe. *Parasites & Vectors* 11(309). <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2890-9>

- Mysterud, A., Hügli, C. & Viljugrein, H. (2021) Tick infestation on medium–large-sized mammalian hosts: are all equally suitable to *Ixodes ricinus* adults? *Parasites & Vectors* 14(254). <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04775-6>
- Needham, G. & Teel, P. (1991) Off-host physiological ecology of Ixodid ticks. *Annual Review of Entomology* 36 659–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003303>
- Nilsson, A. (1988) Seasonal occurrence of *Ixodes ricinus* (Acari) in vegetation and on small mammals in southern Sweden. *Holarctic Ecology* 11(3) 161–165. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1988.tb00795.x>
- Oliver, J. H. (1996) Lyme borreliosis in the southern United States: a review. *The Journal of Parasitology* 82(6) 926–935. <https://doi.org/10.2307/3284201>
- Pakanen, V.-M., Sormunen, J. J., Sippola, E., Blomqvist, D. & Kallio, E. R. (2020) Questing abundance of adult taiga ticks *Ixodes persulcatus* and their *Borrelia* prevalence at the north-western part of their distribution. *Parasites & Vectors* 13(384). <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04259-z>
- Parola, P. & Raoult, D. (2001) Tick-borne bacterial diseases emerging in Europe. *Clinical Microbiology and Infection* 72(2) 80–83. <https://doi.org/10.1046/j.1469-0691.2001.00200.x>
- Perez, G., Bastian, S., Agoulon, A., Bouju, A., Durand, A., Faille, F., Lebert, I., Rantier, Y., Plantard, O. & Butet, A. (2016) Effect of landscape features on the relationship between *Ixodes ricinus* ticks and their small mammal hosts. *Parasites & Vectors* 9(20). <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1296-9>
- Porretta, D., Mastrantonio, V., Amendolia, S., Gaiarsa, S., Epis, S., Genchi, C., Bandi, C., Otranto, D. & Urbanelli, S. (2013) Effects of global changes on the climatic niche of the tick *Ixodes ricinus* inferred by species distribution modelling. *Parasites & Vectors* 6(1). <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-271>
- Qviller, L., Grøva, L., Viljugrein, H., Klingen, I. & Mysterud, A. (2014) Temporal pattern of questing tick *Ixodes ricinus* density at differing elevations in the coastal region of western Norway. *Parasites & Vectors* 7(179). <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-179>
- Rand, P. W., Holman, M. S., Lubelczyk, C., Lacombe, E. H., DeGaetano, A. T. & Smith, R. P. Jr. (2004) Thermal accumulation and the early development of *Ixodes scapularis*. *Journal of Vector Ecology* 29(1) 164–176.
- Randolph, S. E., Green, R. M., Hoodless, A. N. & Peacey, M. F. (2002) An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. *International Journal for Parasitology* 32(8) 979–989. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(02\)00030-9](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(02)00030-9)
- Randolph, S. E. (2004) Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology* 129(S1) S37–S65. <https://doi.org/10.1017/S0031182004004925>
- Rizzoli, A., Silaghi, C., Obiegala, A., Rudolf, I., Hubálek, Z., Földvári, G., Plantard, O., Vayssier-Taussat, M., Bonnet, S., Špitalská, E. & Kazimírová, M. (2014) *Ixodes ricinus* and its transmitted pathogens in urban and peri-urban areas in Europe: new hazards and relevance for public health. *Frontiers in Public Health* 2(251). <https://doi.org/10.3389/fpubh.2014.00251>
- Rosà, R. & Pugliese, A. (2007) Effects of tick population dynamics and host densities on the persistence of tick-borne infections. *Mathematical Biosciences* 208(1) 216–240. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2006.10.002>
- Ruosteenoja, K., Räisänen, J., Venäläinen, A., Kämäräinen, M. & Pirinen, P. (2016) Terminen kasvukausi lämpenevässä ilmastossa. *Terra* 128(1) 3–15.
- Samish, M. & Alekseev, E. (2001) Arthropods as predators of ticks (Ixodoidea). *Journal of Medical Entomology* 38(1) 1–11. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-38.1.1>
- Schulz, M., Mahling, M. & Pfister, K. (2014) Abundance and seasonal activity of questing *Ixodes ricinus* ticks in their natural habitats in southern Germany in 2011. *Journal of Vector Ecology* 39(1) 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2014.12070.x>
- Sirotkin, M. B. & Korenberg, E. I. (2018) Influence of Abiotic Factors on Different Developmental Stages of the Taiga Tick *Ixodes persulcatus* and the Sheep Tick *Ixodes ricinus*. *Entomological Review* 98(4) 496–513. <https://doi.org/10.1134/S0013873818040115>
- Sonenshine, D. E. & Roe, R. M. (2014; toim.) *Biology of ticks* (Vol. 1). 2. p. Oxford University Press, New York.
- Sormunen, J. J., Klemola, T., Vesterinen, E. J., Vuorinen, I., Hytönen, J., Hänninen, J., Ruohomäki, K., Sääksjärvi, I. E., Tonderi, E. & Penttinen, R. (2016) Assessing the abundance, seasonal questing activity, and *Borrelia* and tick-borne encephalitis virus (TBEV) prevalence of *Ixodes ricinus* ticks in a Lyme borreliosis endemic area in Southwest Finland. *Ticks and Tick-borne Diseases* 7(1) 208–215. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2015.10.011>
- Sormunen, J. J., Kulha, N., Klemola, T., Mäkelä, S., Vesilahti, E.-M. & Vesterinen, E. J. (2020) Enhanced threat of tick-borne infections within cities? Assessing public health risks due to ticks in urban green spaces in Helsinki, Finland. *Zoonoses and Public Health* 67(7) 823–839. <https://doi.org/10.1111/zph.12767>
- Sormunen, J. J., Klemola, T. & Vesterinen, E. J. (2022) Ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing migrating and local breeding birds in Finland. *Experimental and Applied Acarology* 86 145–156. <https://doi.org/10.1007/s10493-021-00679-3>
- Stafford, K. C. I. I. (1994) Survival of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) at different relative humidities. *Journal of Medical Entomology* 31(2) 310–314. <https://doi.org/10.1093/jmedent/31.2.310>

- Sweden facing climate change – threats and opportunities (2007) Swedish commission on climate and vulnerability. Swedish Government Official Reports SOU 2007:60.
- Tanski, N. (2018) Puuttiaisten esiintymistiheyden vaihteluun vaikuttavat abioottiset tekijät Seilin saarella. Pro gradu -tutkielma. Turun yliopisto, maantieteen ja geologian laitos.
- Tokarevich, N. K., Tronin, A. A., Blinova, O. V., Buzinov, R. V., Boltenkov, V. P., Yurasova, E. D. & Nurse, J. (2011) The impact of climate change on the expansion of *Ixodes persulcatus* habitat and the incidence of tick-borne encephalitis in the north of European Russia. *Global Health Action* 4(1). <https://doi.org/10.3402/gha.v4i0.8448>
- Tomkins, J. L., Aungier, J., Hazel, W. & Gilbert, L. (2014) Towards an evolutionary understanding of questing behaviour in the tick *Ixodes ricinus*. *PLOS ONE* 9(10) e110028. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110028>
- Tälleklint, L. & Jaenson, T. G. T. (1998) Increasing geographical distribution and density of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in Central and Northern Sweden. *Journal of Medical Entomology* 35(4) 521–526. <https://doi.org/10.1093/jmedent/35.4.521>
- Uusitalo, R., Siljander, M., Lindén, A., Sormunen, J. J., Aalto, J., Hendrickx, G., Kallio, E., Vajda, A., Gregow, H., Henttonen, H., Marsboom, C., Korhonen, E. M., Sironen, T., Pellikka, P. & Vapalahti, O. (2022) Predicting habitat suitability for *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* ticks in Finland. *Parasites & Vectors* 15(310). <https://doi.org/10.1186/s13071-022-05410-8>
- Vahedi-Noori, N., Rahbari, S. & Bokaei, S. (2012) The Seasonal Activity of *Ixodes ricinus* Tick in Amol, Mazandaran Province, Northern Iran. *Journal of Arthropod-Borne Diseases* 6(2) 129–135. <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3547304/pdf/jad-6-129.pdf>> 29.10.2022.
- Vechtova, P., Fussy, Z., Cegan, R., Sterba, J., Erhart, J., Benes, V. & Grubhoffer, L. (2020) Catalogue of stage-specific transcripts in *Ixodes ricinus* and their potential functions during the tick life-cycle. *Parasites & Vectors* 13(311). <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04173-4>
- Walker, A. R. (2001) Age structure of a population of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in relation to its seasonal questing. *Bulletin of entomological research* 91(1) 69–78. <https://www.researchgate.net/profile/Alan-Walker-6/publication/12102200_Age_structure_of_a_population_of_Ixodes_ricinus_Acari_Ixodidae_in_relation_to_its_seasonal_questing/links/0046352c577a6a4453000000/Age-structure-of-a-population-of-Ixodes-ricinus-Acari-Ixodidae-in-relation-to-its-seasonal-questing.pdf> 18.10.2022.
- Walker, A. R., Alberdi, M. P., Urquhart, K. A. & Rose, H. (2001) Risk factors in habitats of the tick *Ixodes ricinus* influencing human exposure to Ehrlichia phagocytophila bacteria. *Medical and Veterinary Entomology* 15(1) 40–49. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2001.00271.x>
- Williams, H. W., Cross, D. E., Crump, H. L., Drost, C. J., & Thomas, C. J. (2015) Climate suitability for European ticks: assessing species distribution models against null models and projection under AR5 climate. *Parasites & Vectors* 8(440). <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1046-4>
- Zamoto-Niikura, A., Tsuji, M., Qiang, W., Nakao, M., Hirata, H. & Ishihara, C. (2012) Detection of two zoonotic Babesia microti lineages, the Hobetsu and U.S. lineages, in two sympatric tick species, *Ixodes ovatus* and *Ixodes persulcatus*, respectively, in Japan. *Applied and Environmental Microbiology* 78(9) 3424–3430. <https://doi.org/10.1128/aem.00142-12>
- Zakham, F., Jääskeläinen, A. J., Castrén, J., Sormunen, J. J., Uusitalo, R., Smura, T., Von Troil, G., Kuivanen, S., Sironen, T. & Vapalahti, O. (2021) Molecular detection and phylogenetic analysis of Borrelia miyamotoi strains from ticks collected in the capital region of Finland. *Ticks and Tick-borne Diseases* 12(2), 101608. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2020.101608>
- Zintl, A., Moutailler, S., Stuart, P., Paredis, L., Dutraive, J., Gonzalez, E., O'Connor, J., Devillers, E., Good, B., O'Muireagain, C., De Waal, T., Morris, F. & Gray, J. (2017) Ticks and tick-borne diseases in Ireland. *Irish Veterinary Journal* 70(4) 1–10. <https://doi.org/10.1186/s13620-017-0084-y>
- Öhman, C. (1961) The geographical and topographical distribution of *Ixodes ricinus* in Finland. *Societas pro Fauna et Flora Fennica* 76(4) 1–37.