

В.Н. Романенко

ПОДВИЖНОСТЬ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА (PARASITIFORMES, IXODIDAE) В МЕСТАХ ОЖИДАНИЯ ПРОКОРМИТЕЛЯ И ЕГО ФЕРОМОННАЯ КОММУНИКАЦИЯ

В специальных поведенческих экспериментах показано, что клещи в отсутствие привлекающих стимулов, исходящих от прокормителя, перемещаются по земле хаотически. На стебли растений поднимаются только в том случае, если первая пара ног заденет их. Во время ожидания встречи с прокормителем в каждом цикле активности они совершают периодические вертикальные перемещения, спускаясь с одних травинок и поднимаясь на другие. Более часто меняют места клещи в начале сезона активности, наиболее долго находятся на одном месте в период спада численности. Прямые наблюдения показали, что виргинные самки привлекают самцов клещей с расстояния около 1 см.

Таежный клещ *Ixodes persulcatus* P. Sch., 1930, является опасным переносчиком многочисленных инфекций природно-очаговых заболеваний человека и животных [1]. Нападение на прокормителя клещи осуществляют преимущественно с травянистых растений, на которые они поднимаются в период активации после зимовки. Рядом исследователей отмечалось, что они способны концентрироваться около лесных троп и дорог [2, 3], а специальными исследованиями доказано, что эти перемещения осуществляются под воздействием запаха, исходящего от потенциальных хозяев во время движения по тропам, лесным дорогам [4]. Находиться на растениях при ожидании встречи с хозяином клещи долго не могут из-за потери влаги их организмом [1, 5], поэтому в их поведении мотивируется программа ухода в укрытие [6]. Феномен периодического ухода в более влажные места, в подстилку фиксировали в [4, 7, 8]. Однако нет данных о поведении клещей в активный период в местах ожидания встречи с хозяином при отсутствии привлекающих стимулов, т.е. когда ни животные, ни человек не проходят на достаточно близком расстоянии от них.

Косвенные наблюдения и некоторые литературные данные указывают на наличие перемещений в местах ожидания. По нашему мнению, об этом свидетельствует увеличение количества оплодотворенных самок по мере старения популяции от начала к концу сезона активности [9]. Мы предположили, что такое увеличение возможно только в случае, если иксодиды активно перемещаются в места их концентрации. В это время они сближаются на расстояние, с которого осуществляется феромонная половая коммуникация (радиус которой не был установлен), и у них мотивируется половое поведение.

В местах невысокой численности клещей случайная встреча особей разного пола маловероятна, поэтому считается, что в этом случае основным местом встречи половых партнеров таежного клеща является прокормитель. Самка после принятия первой порции крови, вероятно, начинает выделять большее количество феромона, и самец определяет её присутствие с больше-

го расстояния. Аналогично находят прикрепившуюся самку клещи родов *Dermacentor*, *Boophilus*, *Rhipicephalus* [10–14].

Целью настоящего исследования было определение времени нахождения клещей на одном месте при отсутствии влияния привлекающих стимулов в период между выходом из подстилки и уходом в неё для восполнения запасов влаги в разные периоды сезона активности, а также радиуса феромонной коммуникации вне хозяина.

Методика

Наблюдать за перемещениями клещей, находящихся на естественном растительном покрове, практически невозможно из-за хаотического расположения отдельных травинок разной высоты, однообразия и частого перекрывания друг другом, а также из-за их колебаний под напором даже слабого ветра. Поэтому для достижения поставленной цели использовали метод выпуска клещей среди смоделированной растительности и последующего длительного непрерывного или периодического наблюдения в светлое время суток за их перемещениями.

В качестве модельной растительности использовали неокрашенные деревянные стержни диаметром 0,8 и высотой 40 см. Их укрепляли на большом листе фанеры расширяющимися кругами, увеличивая радиус каждого круга на 7 см, располагая стержни на расстоянии 5 см друг от друга по линии окружности. Предварительные опыты показали, что высота 40 см для таёжного клеща в районе исследования является оптимальной, т.к. практически все клещи доходили до вершины, где принимали позу покоя при отсутствии привлекающих стимулов. Палочки каждого круга имели свою отличительную цветовую полосу вблизи вершины и порядковый номер. Всего использовали 207 стержней, из которых образовали 7 кругов. Данную площадку помещали под крутым обрывом в естественном лесу вдали от населенного пункта. В течение всего дневного времени она была затенена окружающими деревьями. Около площадки помещали несколько чувствительных флюгеров оригинальной конструкции, которые позволяли определять направление ветра любой силы. Наблюдение проводили в светлое время суток с края обрыва с помощью зрительной трубы ЗРТ-457, имеющей 60-кратное увеличение. Периодичность наблюдений составляла 1 раз в час, а также по несколько часов непрерывно, особенно в первые сутки после выпуска. Благодаря разреженному искусственному «травостою», отсутствию у него колебаний от порывов ветра, сверху хорошо были видны все клещи, находящиеся на вершине стержней. Кроме того, можно было наблюдать за перемещением клещей и по площадке, т.к. на ней было небольшое количество прошлогодней листвы и древесных остатков.

Положение клещей на искусственной растительности в момент наблюдения отмечали на схемах площадки, где на листах плотной бумаги были изображены все стержни с соответствующими номерами. Во время наблюдения фиксировали место расположения, количество, пол клещей, находящихся на вершинах искусственных травинок. Выпуск иксодид на площадку

осуществляли группами из пробирок в центре площадки, самцов и самок выпускали отдельно на удалении 10–20 см друг от друга. Было проведено 3 серии опытов, в которых выпускали клещей, собранных в период подъема их численности в конце мая (50 особей). Вторая группа была собрана на окружающей местности в период пика численности – во II декаде июня (80 особей), третья группа – в период начала спада численности – в конце июня (около 70 особей). В течение всех опытов запах от наблюдателя на клещей не попадал, появление крупных животных около площадки не фиксировали из-за удаленности.

Результаты

Как показали специальные наблюдения, клещи при отсутствии привлекающих стимулов после выхода из пробирок перемещаются хаотически. Активные особи поднимаются на любое возвышение, будь то лежащий лист, веточка и т.п., а при наличии наклона предпочитают двигаться в сторону подъема. Активные особи всегда перемещаются на трех парах ног, при этом первая пара у них приподнята и в передвижении не участвует, клещи постоянно ею размахивают из стороны в сторону почти синхронно. На стержень они поднимаются лишь в том случае, если натыкаются на него или если одна из лапирующих ног задевает его своей боковой стороной. После этого они обязательно поворачивают в его сторону и немедленно начинают подъем. Согласно исследованию, проведенному С.А. Леоновичем [15], на внешней и внутренней поверхностях тарзуса первой пары ног клеща находится хеморецепторный орган, в составе которого имеются механорецепторные сенсиллы. По-видимому, с их помощью клещ опознает вертикальные и наклонные поверхности.

В целом характер движения клещей, связанный с выходом в зону контакта с потенциальным прокормителем, не является целенаправленным при отсутствии привлекающего стимула. По нашим наблюдениям, иксодиды находят места для ожидания прокормителя, т.е. стержни, случайно. При отсутствии запахового влияния они поднимаются на любое возвышение, любой кусочек стебля растения, сухой лист, которые случайно задевают. Если высота растительных остатков составляет до 10 см, то на них клещи долго не задерживаются, опускаются вниз и ползут дальше. На высоких стержнях, имитирующих растительность, имеющих оптимальную высоту 40 см, они обычно задерживаются на более длительное время и на вершине после непродолжительного обследования принимают позу покоя. Некоторые особи после обследования вершины почти сразу спускались вниз и ползли по площадке, пока не натыкались на другой стержень. Складывается впечатление, что каждая особь самостоятельно решает вопрос, остаться на этой вершине или искать новую. Использование относительно густо расположенных кругами палочек обеспечивало постепенный подъем на искусственную растительность до 70% выпущенных клещей.

Как показали наблюдения, при отсутствии привлекающего стимула активные клещи ожидают встречи с прокормителем на одном месте разное время. Наиболее часто меняют свое место иксодиды, собранные в период на-

растания численности, подвижность которых определялась в период с 23 по 27 мая (табл.). Из 160 зафиксированных за период наблюдений смен мест ожидания до 2 ч на одном месте находилось 54 клеща, от 3 до 13 ч – 43 особи, но без учета темного периода суток, т.к. во время заката солнца резко уменьшалась освещенность и наблюдение с помощью зрительной трубы становилось невозможным. За эти периоды согласно утренним наблюдениям зафиксировано 35 смен мест (см. табл.). Изменений клещами мест ожиданий после 14–24 ч отмечено 20, а через 28–36 ч – всего 7. В среднем за период проведения эксперимента каждая особь, по крайней мере, трижды изменила место ожидания.

Клещи, собранные в период пика численности и выпущенные на опытную площадку, также были подвижными. В период от получаса до двух часов ожидания отмечено 42 смены места. За период от 3 до 13 ч свои места покинуло 72 особи, и почти за такой же период ночью ушел 41 клещ. Долгое нахождение на одном месте (от 14 до 24 ч) отмечено для 59 особей. Более суток, но не более 28 ч сидели на одном месте 17 иксодид. В этом опыте выявляется большая «усидчивость» иксодид, т.е. они реже меняли свои места ожидания прокормителя (см. табл.).

Иксодиды, отловленные в период спада численности, были наименее подвижны при отсутствии привлекающего стимула. В период от получаса до двух часов зафиксировано всего 26 смен мест. Этот показатель значительно ниже того, который наблюдался у более молодых иксодид, описанных выше.

Через 3–6 ч ожидания сменили место 25 особей, ночью – 23, через 22–24 ч – 9. Большая группа клещей меняла свое место через 25–48 ч. Следует особо отметить, что в этом опыте выявилась группа клещей (32 особи), которые, поднявшись на палочки в течение первых суток, оставались на них более 2 суток, т.е. до конца эксперимента.

Во всех опытах в конце эксперимента на стержнях уменьшалось количество клещей, что связано с мотивацией у части подопытных иксодид программы поведения ухода в укрытие из-за снижения запаса влаги в организме; в подстилке у них происходит процесс её восполнения [1]. Визуально по характеру движения клеща по площадке можно определить, с какой целью движется особь. Если клещ уходил в подстилку, то двигался с использованием 4 пар ходильных ног. Он никогда не лапировал первой парой, при встрече с препятствием обычно обходил его стороной и никогда не поднимался на стержни или другие встретившиеся на пути возвышения; при наличии наклона предпочитал двигаться в сторону понижения.

За пределами площадки клещ довольно быстро уходил вглубь подстилки. В специальном опыте, проведенном ранее, нам несколько раз удавалось найти помеченных клещей на глубине около 2 см от поверхности, практически в зоне разложения опада.

Продолжительность нахождения клещей, ожидающих прокормителя, на одном месте при отсутствии привлекающего стимула

Период наблю- дений	Время ожидания, ч																																			
	<1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	11	12	13	15	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	28	29	30	33	34	36	51	52	54	>56	ночью	
Количество клещей																																				
23-27 мая	20	16	18	8	9	1	0	4	7	0	0	13	1	0	2	0	1	6	8	0	0	3	0	0	0	1	3	0	2	0	2	0	0	0	0	35
11-14 июни	5	27	10	3	8	5	2	17	0	2	2	26	7	5	0	12	3	6	16	9	5	3	0	16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	
23-26 июни	11	10	5	13	3	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	6	0	4	3	5	0	1	9	1	0	1	1	1	29	23	

Многочасовые непрерывные наблюдения за поведением отдельных особей показали, что при подъеме на палочки они не руководствуются стимулами, их выбор случаен. Никакого предпочтения палочкам, уже занятым особями или особью противоположного пола, клещи не оказывают, что свидетельствует об отсутствии половой коммуникации по следовым меткам, а наличие копулирующих особей на вершине стержней отмечали многократно. Эти наблюдения также показали, что клещи реагируют друг на друга обычно при контакте. Виргинная самка после прикосновения к её спинной поверхности первой пары ног самца замирает на месте, и он после непродолжительного обследования (1–2 мин) закрепляется под ней. Подробно данный процесс описан в коллективной монографии «Таежный клещ» [16]. После закрепления самца самка даже в случае надобности или незавершенного перемещения может продолжить своё движение. Аналогичное действие на самку оказывает и прикосновение лапок или антенн других членистоногих (муравьи, жуки и т.п.). Все это указывает на контактный способ половой коммуникации этих иксодид. В то же время мы наблюдали, что поднявшийся на вершину стержня самец во время обследования всегда быстро находит сидящую в позе покоя виргинную самку. Целенаправленными являются его движения в этот момент или случайными, определить невозможно.

Все же о наличии дистантного восприятия самцом виргинной самки говорят наши неоднократные наблюдения. Так, если к находящемуся в позе покоя самцу поднялась виргинная самка, то через некоторое время (обычно не более 10 с) он активизируется, начинает частые перемещения по вершине и довольно быстро находит её. На поднявшегося самца он не реагирует. Такую реакцию самца на появившуюся самку фиксировали десятки раз во время прямых многочасовых наблюдений. Все это указывает на то, что самцы воспринимают какой-то сигнал от самки. По-видимому, от нее исходит запах полового феромона, который имеет очень небольшую концентрацию, но вызывает стереотипное половое поведение у самцов. Поэтому расстояние, с которого его может почувствовать самец, небольшое, т.к. диаметр палочек, на вершине которых отмечалась реакция самцов на самок, был 0,8 см. Несколько раз мы наблюдали резкое изменение направления движения самца в сторону самки на поверхности модельной площадки. И в этих случаях клещи меняли направление своего движения с расстояния 1–2 см (более точно это расстояние с помощью оптических средств определить невозможно).

Все это указывает на то, что радиус феромонной коммуникации у таежного клеща вне хозяина, т.е. в естественных местах обитания, составляет около 1 см. Специального поискового полового поведения у самцов нет. Частую смену мест ожидания прокормителя клещами при отсутствии привлекающих сигналов невозможно объяснить поиском полового партнера.

Обсуждение

Наши эксперименты показали, что выбор места ожидания прокормителя при отсутствии привлекающих стимулов у таежного клеща случаен. Это вытекает из механизма их движения после активации или выпуска из пробирки.

Время нахождения особей на одном месте при ожидании встречи с прокормителем очень варьирует. Частая смена мест ожидания у активировавшихся клещей в первой половине сезона активности, вероятно, связана с тем, что среди них много неоплодотворённых самок и некопулировавших самцов. Вполне возможно, что такие клещи более активны и чаще меняют место ожидания прокормителя. Данное предположение находит косвенное подтверждение при сравнении результатов первой и последней серии опытов (см. табл.). Согласно [9, 17, 18] во второй половине сезона активности таежного клеща доля оплодотворённых самок выше. По нашему мнению, это снижает в целом подвижность клещей, т.к. оплодотворенные самки в меньшей степени склонны менять свои места, пока есть нормальный запас влаги в организме.

Следует отметить, что в лабораторных опытах А.Н. Алексеева и др. [19, 20] отмечалась более высокая подвижность иксодид, искусственно зараженных вирусом клещевого энцефалита. В месте проведения нашего эксперимента мы не определяли долю зараженных клещей в естественной популяции. Согласно специальным исследованиям, проведенным службой госсанэпиднадзора Томской области, в естественной популяции доля зараженных вирусом клещей в разных районах в период с 1999 по 2002 г. составляет от 0 до 11%. Сезонных колебаний уровня зараженности не отмечалось [21]. Вероятность того, что на уровень подвижности клещей, участвовавших в опытах, повлияла разная доля зараженных вирусом клещей, по нашему мнению, ничтожно мала.

Следует отметить, что в ночное время часть особей проявляет активность, меняя места ожидания, несмотря на обязательное понижение температуры воздуха. По-видимому, подвижность иксодид не зависит от времени суток и небольшого колебания температуры.

Учитывая небольшой радиус феромонной коммуникации, встреча полов вне хозяина, т.е. в естественных местах обитания, вполне возможна, поскольку самцы и самки стремятся попасть в места наиболее вероятной встречи с прокормителем, обладая для этого одинаковым набором поведенческих актов и реакций на привлекающие стимулы. Их высокая активность в период нормального физиологического состояния приводит к частой смене мест ожидания. Очевидно, таежный клещ обладает специальной поведенческой программой, заставляющей его часто менять место ожидания прокормителя в течение каждого цикла активности. Это поведенческое свойство обеспечивает возрастание вероятности чисто случайного сближения на небольшое расстояние, с которого происходит половая феромонная коммуникация, и они находят друг друга. Поэтому в течение периода их активности доля оплодотворенных самок, ожидающих прокормителя, постоянно повышается, т.е. чем выше плотность иксодид в биотопе, тем больше будет оплодотворенных самок вне прокормителя.

Таким образом, проведенное исследование показало высокую активность таежного клеща в местах ожидания прокормителя при отсутствии привлекающих стимулов. Находясь в активном состоянии после выхода из подстилки при наличии нормального запаса влаги в организме, клещи, независимо от

половой принадлежности, часто меняют свое положение на растениях, спускаясь с одной травинки и поднимаясь на первую встретившуюся на пути. Их зараженность или незараженность вирусом или риккетсиями, по-видимому, заметного влияния на этот процесс не оказывает. В местах концентрации около лесных дорог и троп, куда их приводят периодические запаховые стимулы, исходящие от проходящих животных, клещи, вероятнее всего, более часто меняют места своего ожидания. Частая смена мест обусловливается как собственной поведенческой программой, так и восприятием запаховых сигналов.

Работа выполнена при поддержке гранта РНП 2.1.1.7515

Литература

1. Балашов Ю.С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
2. Померанцев Б.И., Сердюкова Г.В. Экологические наблюдения над клещами сем. Иксодиде – переносчиками весенне-летнего энцефалита на Дальнем Востоке // Паразит. сб. 1948. Вып. 9. С. 47–67.
3. Мариковский П.И. Об активности иксодовых клещей // Сообщ. Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР. Владивосток, 1959. № 11. С. 150–151.
4. Романенко В.Н. Роль химических и вибрационных стимулов в привлечении клещей *Ixodes persulcatus* к тропам // Ориентация насекомых и клещей. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 124–127.
5. Балашов Ю.С. Водный баланс и поведение *Hyalomma asiaticum* в пустыне // Мед. паразитол. и паразит. болезни. 1960. № 3. С. 313–320.
6. Леонович С.А. Этология таежного клеща *Ixodes persulcatus* в период весенней активности // Паразитология. 1989. № 1. С. 11–19.
7. Хижинский П.Г. Активация, численность и продолжительность активной жизни клещей *Ixodes persulcatus* в лесах Красноярского края // Мед. паразитол. и паразит. болезни. 1963. № 1. С. 6–13.
8. Окулова Н.М. Вертикальные и горизонтальные перемещения иксодовых клещей в лесу в зависимости от температуры и влажности воздуха // Экология. 1978. № 2. С. 44–48.
9. Бабенко Л.В., Буш М.А., Арумова Е.А., Скадиньш Е.А. Сезонные изменения уровня оплодотворения самок *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. до попадания их на хозяев и значение этого явления в жизни популяции клещей // Мед. паразитол. и паразит. болезни. 1979. № 5. С. 71–79.
10. Chow Y.S., Lin F.M., Peng C.T. Isolation of lipid and sex pheromone of hard ticks // Bull. Inst. Zool. Sinica. 1972. № 11. P. 1–8.
11. Sonenchine D.E., Silverstein R.M., Layton E.C., Homsher P.J. Evidence for the existence of a sex pheromone in 2 species of ixodid ticks (Metastigmata, Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1974. Vol. 11, № 3. P. 307–315.
12. Sonenchine D.E., Silverstein R.M., Plummer E.C. et al. 2-6-dichlor, the sex pheromone of the Rocky Mountain wood tick, *Dermacentor andersoni* Stiles, and the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say) // J. Chem. Ecol. 1976. Vol. 2, № 2. P. 201–209.
13. Sonenchine D.E., Silverstein R.M., Collins L.A., Saunders V., Flynt C., Homsher P.J. Follicular glands, source of sex pheromone production in the ixodid tick *Dermacentor andersoni* Stiles // J. Chem. Ecol. 1977. Vol. 3, № 6. P. 695–706.
14. Leahy M.G., Booth K.S. Perception of a sex pheromone, 2-6-dichlorphenol, in hard tick // Tick Biology. 1976. P. 88–94.

15. Леонович С.А. Тонкое строение тарзальных сенсилл таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // Паразитология. 2004. № 4. С. 304–309.
16. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Под ред. Н.А. Филипповой. Л.: Наука, 1985. 416 с.
17. Репкина Л.В. Встречаемость оплодотворенных голодных самок *Ixodes persulcatus* P. Sch. в природе // Мед. паразитол. и паразит. болезни. 1973. № 2. С. 237–239.
18. Успенский И.В., Качанко Н.И., Репкина Л.В. Материалы по экологии иксодовых клещей севера Амурской области // Зоол. журн. 1978. № 3. С. 391–397.
19. Алексеев А.Н., Буренкова Л.А., Чунихин С.П. Особенности поведения клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch., зараженных вирусом клещевого энцефалита // Мед. паразитол. и паразит. болезни. 1988. № 2. С. 71–75.
20. Алексеев А.Н., Арумова Е.А., Буренкова Л.А., Чунихин С.П. Об особенностях распространения возбудителя болезни Лайма и поведения зараженных им клещей рода *Ixodes* // Паразитология. 1993. № 6. С. 389–397.
21. Панкина Т.М., Истраткина С.В., Зинченко Н.С. Сравнительный анализ вирусофорности голодных и питающихся таёжных клещей юга Томской области // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск, 2002. С. 153–155.