

СУТОЧНЫЙ РИТМ ОТПАДЕНИЯ НАСОСАВШИХСЯ ЛИЧИНОК У ДВУХ ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE) И ЕГО ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ НАСТРОЙКА

В. Н. Белозеров, Л. В. Кручинина

Биологический научно-исследовательский институт
Ленинградского государственного университета

Суточный ритм отпадения насосавшихся личинок *Ixodes ricinus* и *Hyalomma anatolicum* регулируется фотопериодом. В фотопериодических условиях (16—20 ч света в сутки) пик отпадения у *H. anatolicum* приходится на начало фотофазы (первые 4—8 ч от ее начала), а у *I. ricinus* — на вторую половину фотофазы (12—16 ч от ее начала). Ритм отпадения личинок регулируется по типу циркадного ритма, сохраняющегося в условиях непрерывного освещения и обнаруживающего признаки видоспецифичности. На ритмах паразитов сказываются также биоритмы хозяев.

Для иксодовых клещей характерны суточные ритмы отпадения насосавшихся личинок, нимф и взрослых особей. Эта закономерность, обнаруженная советскими исследователями на примере *Ixodes ricinus* L. (Померанцев и Алфеев, 1935; Хейсин и Лаврененко, 1956), *I. persulcatus* P. Sch. (Балашов, 1954) и *Hyalomma anatolicum* Koch (Сердюкова, 1945, 1960), получила затем подтверждение в работах зарубежных авторов с клещами *Boophilus microplus* Curt. (Hitchcock, 1955; Wharton a. Utech, 1969, 1970), *Ixodes hexagonus* Leach (Arthur, 1962), *Haemaphysalis longicornis* Neum. (Kitaoka, 1962) и *H. leporispalustris* Pack. (Camin, 1963).

Углубленное изучение этих явлений, предпринятое за рубежом в связи с разработкой проблемы хозяинно-паразитных отношений, показало, что ритм отпадения насосавшихся иксодовых клещей имеет циркадную природу, а главная роль в его синхронизации принадлежит фотопериодическим сигналам (George, 1964, 1971; Hadani a. Rechav, 1969, 1970; Amin, 1970; Hadani a. Ziv, 1974; Doube, 1975). К сожалению, в отечественной литературе этим важным и интересным вопросам уделялось пока очень мало внимания (Белозеров, 1975; Бабенко и Гальченко, 1976), а специальные исследования в этом плане совершенно отсутствовали.

Это и побудило нас (в связи с разработкой проблемы фотопериодических адаптаций у иксодовых клещей) провести изучение роли длины дня в настройке суточных ритмов отпадения насосавшихся личинок у двух представителей иксодофауны Советского Союза — *Ixodes ricinus* и *Hyalomma anatolicum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинки *I. ricinus* являлись потомством самок, собранных со скота в северной части Ленинградской области. Личинки *H. anatolicum* представляли потомство самок (F_1) из лабораторной культуры, которая была основана от клещей, собранных в Центральном Таджикистане. До опытов личинок содержали в условиях длинного дня (20 ч света) при 25°.

Опыты проводились в термостатированном кабинете (18°) с различными режимами освещения — короткодневным (16 ч света в сутки), длиннодневным (20 ч света) и круглосуточным. В двух первых режимах включение

света производилось в 9 ч утра, а его выключение — в 1 ч ночи и в 5 ч утра соответственно. Подготовленных к опыту мышей помещали в стеклянные цилиндры (диаметром 165 и высотой 300 мм) с сетчатым вкладышем и несколькими слоями фильтровальной бумаги на дне, после чего на мышей подсаживали голодных личинок клещей. Регистрацию отпадения насосавшихся личинок начинали через 2 дня после посадки голодных клещей и проводили ее на протяжении трех последующих суток. Учеты осуществляли 6 раз в сутки (с 4-часовыми интервалами): в 1, 5, 9, 13, 17 и 21 ч местного времени. При использовании короткодневного режима один интервал — в период темноты — был двоянным и равнялся 8 ч.

Белые мыши, использовавшиеся в качестве прокормителей личинок клещей, до опыта (на протяжении 1 мес.) содержались при 18° в определенных режимах освещения: в условиях длинного дня (22 ч света в сутки), в условиях короткого дня (10 ч света) или в режиме круглосуточного освещения. В предварительном опыте использовали мышей, содержащихся в виварии (при нерегулируемых условиях освещения). Опыты проводились в марте (с двукратной повторностью).

Количественные сведения по объему материалов, использованных для анализа ритмов отпадения насосавшихся клещей (число личинок, собранных с мышей в разных вариантах опытов), приведены в прилагаемой таблице.¹

Число насосавшихся личинок клещей,
собранных с мышей в разных вариантах опытов

Фотопериодический режим в опыте	Вид клещей	Хозяева содержались до опыта в режиме					
		10 ч света		22 ч света		24 ч света	
16 ч света	<i>I. ricinus</i>	254	264	408	507	—	—
	<i>H. anatolicum</i>	196	208	169	249	—	—
20 ч света	<i>I. ricinus</i>	196	243	349	358	—	—
	<i>H. anatolicum</i>	161	179	109	129	—	—
24 ч света	<i>I. ricinus</i>	172	399	379	518	168	305
	<i>H. anatolicum</i>	103	201	97	106	99	103

П р и м е ч а н и е. В таблице приведены данные по двум повторностям.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведенные нами исследования показали, что отпадение насосавшихся личинок *I. ricinus* и *H. anatolicum* обнаруживает четкий суточный ритм, причем в фотопериодических условиях максимум этого ритма у обоих видов совпадает со светлой частью фотопериода (т. е. фотофазой).

Л и ч и н к и *I x o d e s r i c i n u s* L. В короткодневном режиме (16 ч света) основная масса личинок, а именно 63%, отпадает во вторую половину фотофазы, и лишь 35% — в первую ее половину. На протяжении темной части фотопериода (т. е. скотофазы) отпадают лишь единичные особи (рис. 1).

Столь же четкий ритм наблюдается в длиннодневном режиме (20 ч света), где во вторую половину фотофазы отпадает 78% клещей (рис. 2). В обоих случаях максимум ритма (пик отпадения сытых личинок) приходится на 17—21 ч местного времени (за 4—8 ч до окончания фотофазы), а минимум ритма — на период темноты и самое начало фотофазы (с 1 ч ночи до 13 ч дня). Характерно, что в опытах с 20-часовым фотопериодом снижение числа отпадающих сытых личинок наблюдалось еще до выключения света.

Процесс отпадения личинок сохраняет сходный ритмический характер и в аперриодических условиях круглосуточного освещения (рис. 3), причем

¹ Авторы пользуются возможностью поблагодарить ст. лаборанта Н. М. Насонкину и студ. Н. Рябцеву за помощь в проведении опытов.

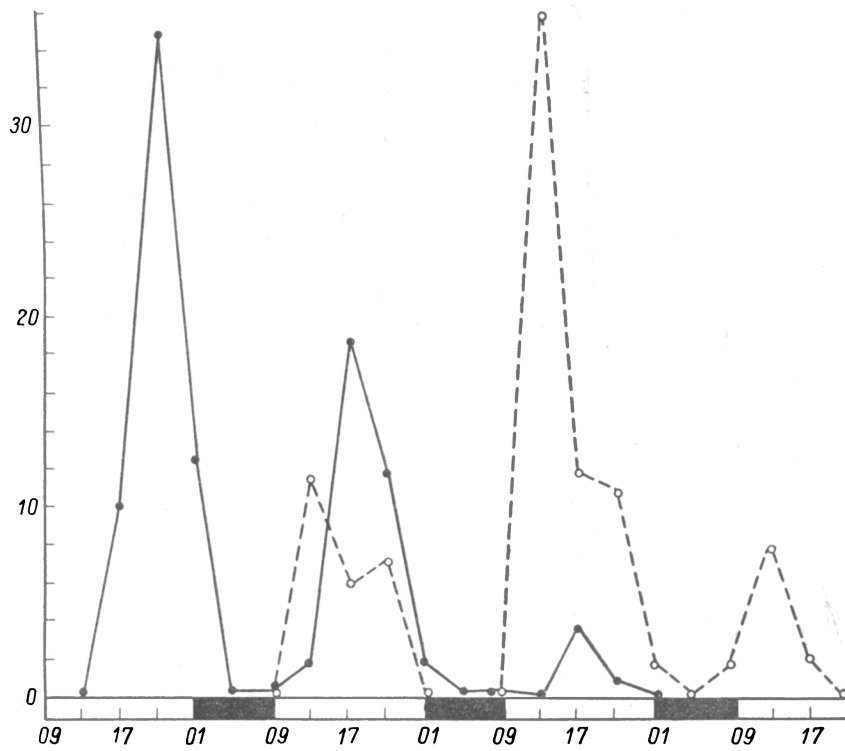


Рис. 1. Ритм отпадения насосавшихся личинок *Ixodes ricinus* (сплошная линия) и *Hyalomma anatolicum* (прерывистая линия) в условиях 16-часового фотопериода (на протяжении 3—5 суток после посадки личинок на мышей).

По оси ординат — процент личинок, отпавших с мышей за 4-часовой интервал (от всего сбора); по оси абсцисс — время суток (периоды темноты зачернены).

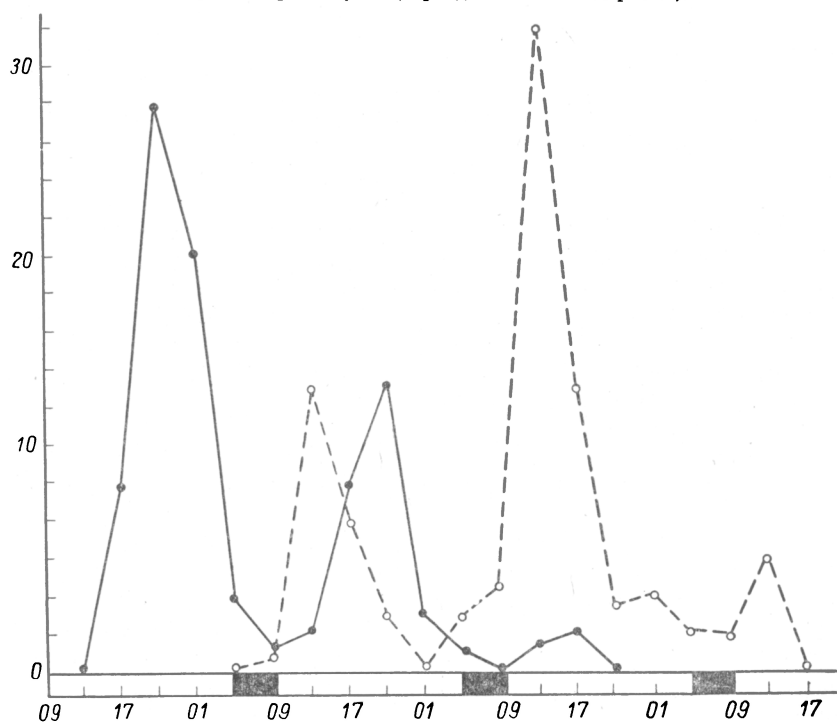


Рис. 2. Ритм отпадения насосавшихся личинок *Ixodes ricinus* (сплошная линия) и *Hyalomma anatolicum* (прерывистая линия) в условиях 20-часового фотопериода.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

максимум и минимум ритма в этом случае обнаруживают ту же суточную позицию и приходятся на 21 и 9—13 ч местного времени соответственно.

Отмеченные особенности суточного ритма отпадения личинок *I. ricinus* (сохранение этого ритма в условиях круглосуточного освещения, а также прекращение его активной фазы до наступления темноты) свидетельствуют об его циркадной природе.

Нельзя не подчеркнуть, что динамика отпадения клещей зависит и от физиологического состояния хозяев. Особенно четко ритм отпадения личинок *I. ricinus* проявлялся при кормлении их на мышах, которые до опыта содержались в короткодневном режиме (10 ч света). На приведен-

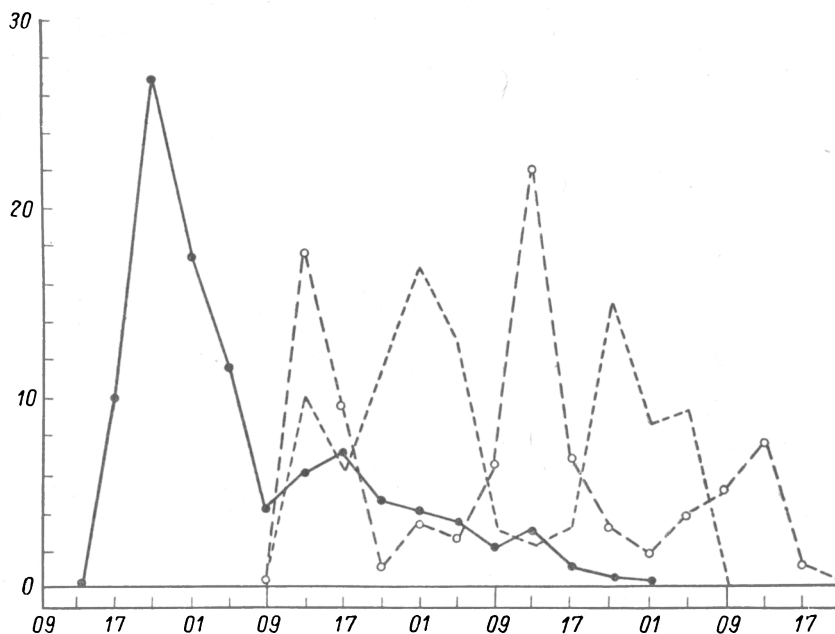


Рис. 3. Ритм отпадения насосавшихся личинок *Ixodes ricinus* (сплошные линии) и *Hyalomma anatolicum* (прерывистая и пунктирная линии) в условиях круглосуточного освещения.

Личинок *H. anatolicum* кормили на мышах, которые до опыта содержались в условиях 10-часового фотопериода (прерывистая линия) или круглосуточного освещения (пунктирная линия). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—2.

ных графиках (рис. 1—3) представлены результаты именно этих опытов. Столь же четкий ритм при 20- и 24-часовом освещении был отмечен и в предварительных опытах, в которых использовали мышей из вивария, где они содержались при естественном режиме короткого весеннего дня (от 10 до 11.5 ч света в сутки). Однако кормление личинок на мышах из длиннодневного режима (22 ч света) или на мышах из круглосуточного освещения вызвало некоторое снижение четкости ритма их отпадения, что указывает на зависимость синхронизации ритмических процессов у паразитов от состояния их хозяев.

Л и ч и н к и *H y a l o m m a a n a t o l i c u m* К о с h. Отпадение личинок *H. anatolicum* начинается на сутки позднее, чем у *I. ricinus*, но в фотопериодических условиях (16 и 20 ч света) они обнаруживают затем четкий ритм (рис. 1—2, прерывистые линии).

В обоих фотопериодах основная масса личинок, а именно 73—75%, отпадает в первую половину фотофазы, тогда как во вторую половину фотофазы отпадает лишь 18—22% клещей (на долю скотофазы приходится всего 5—7% личинок). Во всех случаях максимум ритма приурочен к началу фотофазы (13 ч местного времени) и наблюдается через 4 ч после включения света, а минимум — к концу фотофазы и началу скотофазы (с 1 ч ночи до 9 ч утра).

Сходный ритм, обладающий большой четкостью, наблюдается при отпадении личинок и в условиях круглосуточного освещения (рис. 3, прерывистая линия). Как максимум, так и минимум ритма занимают ту же суточную позицию (13 ч и 21—05 ч соответственно), что и в фотопериодических условиях. Такое совпадение суточных позиций фаз ритма во всех использованных режимах (не только со свето-темновыми циклами, но и при круглосуточном освещении) обусловлено, без сомнения, тем, что до кормления личинки содержались в одинаковых фотопериодических условиях, обеспечивших одинаковую фазовую настройку их циркадной системы.

Таким образом, суточный ритм отпадения личинок *H. anatolicum*, как и у *I. ricinus*, обнаруживает свойства эндогенного циркадного ритма, свойственного самим личинкам и синхронизируемого фотопериодическими сигналами. Следует подчеркнуть, что максимум ритма у личинок *H. anatolicum* приходится на более ранний период фотофазы (4-часовой интервал после включения света), чем у *I. ricinus* (на 4—8 ч позднее). Это указывает на видоспецифичность процессов синхронизации циркадных ритмов у иксодовых клещей.

Значительно заметнее и качественно по-иному сказывается на ритме отпадения сытых личинок *H. anatolicum* состояние их хозяев, обусловленное фотопериодическим режимом содержания последних перед опытом. Рассмотренные выше данные были получены в опытах с мышами, которых предварительно содержали в короткодневных условиях (10 ч света в сутки). Однако кормление личинок на мышах из длиннодневного режима (22 ч света) вызывало заметное снижение четкости ритма (а иногда и его искажение). Но особенно сильное влияние на ритм отпадения личинок оказывали хозяева, которые до опыта содержались в ациклическом режиме круглосуточного освещения. При кормлении на таких мышах в условиях круглосуточного освещения у личинок *H. anatolicum* происходило смещение фазы ритма (рис. 3, пунктирная линия), в результате чего максимум его занимал позицию, противоположную той, которая наблюдалась во всех прочих опытах. Пик отпадения личинок приходился здесь поэтому на часы (обычно в 1 ч ночи, но в отдельных случаях с отклонениями на 4 ч в ту или иную сторону), когда в других опытах наблюдался минимум отпадения личинок. Такая закономерная инверсия фазы ритма однотипно проявлялась при кормлении личинок *H. anatolicum* на мышах из круглосуточного освещения (в 2 опытах с 2-кратной повторностью), тогда как личинки, накормленные одновременно с ними на мышах из короткодневного или длиннодневного режимов, обнаруживали нормальную фазовую настройку ритма отпадения.

Нельзя не отметить, что режим содержания хозяев сказывался также и на количестве накормленных личинок *Ixodes ricinus* (см. таблицу). Сбор личинок этого клеща с мышей из длиннодневного режима (22 ч света) всегда был заметно выше, чем с мышью из короткодневного режима (10 ч света). Такого явления не наблюдалось у личинок *H. anatolicum*. Можно думать, что различия между личинками *H. anatolicum* и *I. ricinus*, проявившиеся в отношении «эффекта хозяина» (у первого вида он затрагивает преимущественно ритм отпадения насосавшихся особей, а у второго вида — агрессивность голодных особей), обусловлены особенностями их регуляторных систем и, в частности, степенью зависимости отдельных звеньев этих систем от центров, ведающих ритмами. Не будет лишним подчеркнуть, что для личинок *I. ricinus* характерно явление поведенческой паузы, регулируемой длиной дня (Белозеров, 1968), чего нет у личинок *H. anatolicum*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно литературным данным, отпадение напивавшихся клещей сем. *Ixodidae* приурочено обычно к светлому времени суток. Такой ритм отпадения характерен для большинства иксодид, в частности для имаго *Ixodes ricinus*, *I. persulcatus*, *Haemaphysalis longicornis* и *Boophilus micropilus*, а также для всех фаз *Ixodes hexagonus* и *Haemaphysalis leporispalustris*.

У некоторых видов (например, *Hyalomma excavatum* и *Rhipicephalus sanguineus*) сходный дневной ритм обнаруживают только личинки, тогда как нимфы и имаго отпадают в ночное время. Среди аргасид (сем. *Argasidae*) также известны примеры видов как с дневным (*Ornithodoros gurneyi* Warb.), так и ночным (*Argas persicus* Oken) ритмом отпадения личинок.

Ритмы отпадения клещей четко согласованы с особенностями биологии и ритмами активности хозяев (Балашов, 1967), а их экологический смысл состоит в том, что они способствуют попаданию клещей в условия, благоприятные для дальнейшего развития и облегчающие последующую встречу их с хозяевами (Балашов, 1967; Белозеров, 1975).

У клеща *Hyalomma anatolicum*, являющегося стойлово-пастбищным паразитом (см. Бердыев, 1974), и *Ixodes ricinus*, являющегося типичным пастбищным паразитом, отпадение насосавшихся личинок, как нами экспериментально установлено, обнаруживает дневной ритм, характерный для большинства иксодид. Показательно, что личинки *I. ricinus*, подобно другим «дневным» клещам (в частности, личинкам близкого вида, *I. kazakhstani* Ol. e. Sor., см. Бабенко и Гальченко, 1976), отпадают во второй половине светлого периода, тогда как личинки *H. anatolicum* отпадают в первой его половине. Результаты нашего исследования в отношении второго вида (*H. anatolicum*) не подтвердили данных других авторов, согласно которым личинки этого клеща отпадают во второй половине дня (Hadani a. Rechav, 1969, 1970; Hadani a. Ziv, 1974) или даже ночью (Сердюкова, 1945, 1960). Такие различия могут быть следствием отмеченного нами «эффекта хозяина».

Наши данные согласуются с ранее сделанными выводами о том, что ритм отпадения иксодид имеет эндогенную, циркадную природу, а главная роль в его настройке принадлежит фотопериодическим сигналам (George, 1964, 1971; Hadani a. Rechav, 1969, 1970; Doube, 1975). Как и у большинства других иксодид, у которых циркадная организация этих процессов отчетливо проявляется в аperiodических режимах обоего типа (при круглосуточном освещении и в постоянной темноте), сохранение ритмов отпадения при непрерывном освещении в полной мере характерно и для личинок обоих исследованных нами видов иксодид.

Соответственно нашим данным регуляция ритмов отпадения личинок у *I. ricinus* и *H. anatolicum* основывается на взаимодействии эндогенных процессов, синхронизируемых фотопериодом, и экзогенных процессов, связанных с влиянием биоритмов хозяев. Доминирующая роль у них принадлежит, без сомнения, эндогенным циркадным регуляторам, поскольку рассматриваемые ритмы не подавляются непрерывным освещением (Тыщенко, 1977). Но большое значение, как показали наши опыты с кормлением личинок клещей на мышах из аperiodического режима круглосуточного освещения, принадлежит воздействию хозяина на временную организацию жизнедеятельности паразита. Это подтверждает выводы советских исследователей (Балашов, 1954, 1967; Хейсин и Лаврененко, 1956) о важной роли ритмов активности хозяев в упорядочении ритмов паразитических клещей.

Не следует, однако, отождествлять ритмы хозяев с изменениями их локомоторной активности, так как последние вряд ли являются решающим стимулом отпадения сытых клещей. Об отсутствии такой прямой связи свидетельствуют данные — как наши, так и литературные (см. George, 1964, 1971; Doube, 1975) — о несовпадении максимумов ритма активности хозяев, т. е. мышевидных грызунов и кроликов (ночью), и ритма отпадения насосавшихся личинок клещей (днем). Как показали специальные наблюдения, выполненные аспирантом С. А. Або (лаборатория экологии позвоночных Биологического института ЛГУ), ночной ритм активности характерен и для белых лабораторных мышей, использовавшихся в наших опытах. Можно думать поэтому, что связь ритмов хозяев и их паразитов носит, по-видимому, косвенный характер. Однако для решения этих вопросов требуются специальные исследования.

Л и т е р а т у р а

- Б а б е н к о Л. В., Г а л ь ч е н к о С. С. 1976. Особенности питания и развития личинок *Ixodes kazakstani*. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 45 (3): 331—337.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1954. Особенности суточного ритма отпадения насосавшихся самок *Ixodes persulcatus* с коров. — ДАН СССР, 98 (2): 317—319.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Изд-во «Наука», Л.: 319.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. — В кн.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: 100—128.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1975. Фотопериодическая регуляция поведенческих реакций у иксодовых клещей. — В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Киев: 3—7.
- Б е р д ы е в А. 1974. Типы жизненных схем у иксодовых клещей. — Паразитология, 8 (3): 208—211.
- П о м е р а н ц е в Б. И., А л ф е е в Н. И. 1935. Испытание мышьяково-дегтярных эмульсий для борьбы с клещом *Ixodes ricinus* в качестве контактного яда. — В кн.: Вредители животноводства. Изд-во АН СССР, М.—Л.: 187—194.
- С е р д ь о в а Г. В. 1945. Случаи локального массового размножения клещей *Hyalomma anatolicum* в Таджикистане и их причины. — Изв. Тадж. филиала АН СССР, 6: 60—63.
- С е р д ь о в а Г. В. 1960. Цикл развития клещей сем. Ixodidae. — Тр. Всесоюз. энтомол. общ., 47: 273—289.
- Т ы щ е н к о В. П. 1977. Физиология фотопериодизма насекомых. — Тр. Всесоюз. энтомол. общ. 59: 155.
- Х е й с и н Е. М., Л а в р е н е н к о Л. Е. 1956. Продолжительность сосания крови и суточный ритм питания и отпадения самок *Ixodes ricinus*. — Зоол. журн., 35 (3): 379—383.
- A m i n O. M. 1970. The circadian rhythm of dropping of engorged larvae and nymphs of the American dog tick, *Dermacentor variabilis*. — J. Med. Ent., 7 (2): 251—255.
- A r t h u r D. R. 1962. Ticks and disease. Pergamon Press: 445.
- S a m i n J. H. 1963. Relations between host-finding and behaviour life-histories in ectoparasitic Acarina. — Adv. in Acarology, 1: 411—424.
- D o u b e B. M. 1975. Regulation of the circadian rhythm of detachment of engorged larvae and nymphs of the Argasid kangaroo tick, *Ornithodoros gurneyi*. — J. Med. Ent., 12 (1): 15—22.
- G e o r g e J. E. 1964. The circadian rhythm of «drop-off» of engorged *Haemaphysalis leporispalustris* from rabbits. — Acarologia, 6 (Hors ser.): 343—349.
- G e o r g e J. E. 1971. Drop-off rhythms of engorged rabbit ticks, *Haemaphysalis leporispalustris*. — J. Med. Ent., 8 (5): 461—479.
- H a d a n i A., R e c h a v Y. 1969. Tick-host relationships. I. The existence of a circadian rhythm of «drop-off» of engorged ticks from their hosts. — Acta trop., 26 (2): 173—179.
- H a d a n i A., R e c h a v Y. 1970. Tick-host relationships. 2. Factors affecting the circadian rhythm of «drop-off» of engorged preimaginal stages of the tick *Hyalomma excavatum* from the gerbil *Meriones tristrami*. — Acta trop., 27 (2): 184—190.
- H a d a n i A., Z i v M. 1974. Tick-host relationships. 3. The effect of photoperiodic pre-conditioning on the circadian rhythm of «drop-off» of engorged preimaginal stages of *Hyalomma excavatum* from the gerbil *Meriones tristrami*. — Acta trop., 31 (1): 89—94.
- H i t c h c o c k L. F. 1955. Studies on the parasitic stages of the cattle tick (*Boophilus microplus*). — Austral J. Zool., 3 (2): 145—155.
- K i t a o k a Sh. 1962. Physiological and ecological studies on some ticks. 8. Diurnal and nocturnal changes in feeding activity during the blood-sucking process of *Haemaphysalis bispinosa*. — Nat. Inst. Animal Health Quart., 2 (2): 106—111.
- W h a r t o n R. H., U t e c h K. 1969. The engorgement and dropping of *Boophilus microplus*. — Proc. 2nd Int. Congr. Acarol.: 343—348.
- W h a r t o n R. H., U t e c h K. 1970. The relation between engorgement and dropping of *Boophilus microplus* in the assessment of tick numbers on cattle. — J. Austral Ent. Soc., 9: 171—182.

DAILY RHYTHM OF DETACHMENT OF ENGORGED LARVAE
IN TWO SPECIES OF IXODID TICKS
AND ITS PHOTOPERIODIC ENTRAINMENT

V. N. Belozarov, L. V. Krutchinina

S U M M A R Y

Daily rhythm of detachment of engorged larvae of *Ixodes ricinus* L. and *Hyalomma anatolicum* Koch is regulated by photoperiod. In photoperiodic conditions (16—20 hours of light p. d.) the maximum of detachment in *H. anatolicum* occurs at the beginning of photophase (the first 4—8 hours), but in *I. ricinus* it occurs at the second part of photophase (12—16 hours after the light is on). The rhythm of detachment is regulated according to the processes of endogenous circadian nature which are maintained in the continuous light and are species-specific. The phase entrainment of detachment in continuous light is also influenced by biorhythms of hosts.
