

УДК 576.895.421 : 591.5

## ЭТОЛОГИЯ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS* В ПЕРИОД ВЕСЕННЕЙ АКТИВНОСТИ

С. А. Леонович

В поведении таежного клеща в период весенней активности выделено 10 элементарных поведенческих актов (ЭПА), представляющих собой закономерно повторяющиеся позы и движения. ЭПА формируют три программы поведения, отличающиеся целенаправленностью: выход в зону контакта, уход в убежище и нападение на прокормителя.

Поведению *I. persulcatus* и близких к нему видов прямо или косвенно посвящено довольно большое число работ, начиная с исследования Миронова (1939), изучавшего реакции таежного клеща на различные стимулы в лабораторных условиях. Литературные данные о поведении *I. persulcatus* в период ожидания хозяина суммированы автором в одном из разделов коллективной монографии «Таежный клещ» (1985, гл. IV). Их вкратце можно изложить следующим образом. Активировавшиеся клещи поднимаются на растительность, поджидая хозяина. При его приближении клещи принимают позу активного ожидания и при контакте с прокормителем прицепляются. Временами клещи уходят в подстилку, совершая вертикальные суточные миграции. Возможны и горизонтальные перемещения клещей в направлении троп, а также наползание на расположившееся неподалеку животное. На человека клещи реагируют принятием активной позы с расстояний порядка 15—20 м. На небольших расстояниях клещи реагируют на источник тепла. (Подробнее, а также ссылки на авторов, см. «Таежный клещ», 1985, гл. IV).

В задачи настоящего исследования входила попытка разобрать отдельные элементы, из которых складывается поведение *I. persulcatus* в период весенней активности, выявить закономерности сочетания элементов поведения и факторы, определяющие и регулирующие отдельные поведенческие акты. Автор преследовал также цель создания системы описания поведения иксодовых клещей, опираясь на которую можно было бы сравнивать поведение различных представителей группы по его элементам и их совокупностям, и таким образом корректно рассматривать вопросы эволюции поведения.

Проблема возможности встречи полов в природе и копуляции вне хозяина, требующая отдельного рассмотрения, не затрагивается.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основу работы составили длительные наблюдения за поведением самцов и самок клещей *Ixodes persulcatus* Schulze, проводившиеся в апреле—июне 1979, 1981, 1984—1986 гг. в Ленинградской (Киришский р-н, д. Смолино) и Кемеровской обл. (Тисульский р-н, пос. Новый Бериккуль). Собранных в при-

роде клещей выпускали на изолированный участок растительности, после чего день за днем вели наблюдения за этим участком. Фиксировали календарную дату, место, время, температуру воздуха, направление ветра относительно наблюдателя и продолжительность наблюдения. Кроме того, наблюдения за поведением клещей проводили в закрытом аквариуме, куда помещался пласт живого дерна и выпускались свежесобранные клещи, по 20 самцов и самок одновременно. Воздух в аквариум подавался микрокомпрессором через фильтры с активированным углем.

В ходе наблюдений в полевой дневник заносились описания наблюдавшихся поз, движений, способов локомоции, по возможности позы зарисовывали; отмечали чередования различных поз и движений как в отсутствие стимуляции, так и при раздражении клеща запахом (человека, иногда экспериментатора), температурой (нагретой стеклянной палочкой, промытой спиртом) или тактильно (промытой спиртом стеклянной палочкой).

Попытка выяснения эндо- и экзогенных факторов, определяющих подъем клещей на растительность и спуск с растительности в подстилку, была проведена в лабораторных экспериментах, описываемых в соответствующем разделе статьи.

Всего в природе и в опытах наблюдали несколько сотен клещей.

#### ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АКТЫ

Анализ материалов наших наблюдений показал, что во всех проявлениях поведенческой активности таежного клеща в исследованный период можно условно выделить отдельные элементы, специфически скоординированные последовательности движений придатков тела, причем набор этих элементов ограничен. На такие элементы, как на отдельные кирпичики, можно разбить любое наблюдаемое поведение клеща. Они были названы нами «элементарными поведенческими актами». Термин «элементарный» здесь указывает на невозможность дальнейшего расчленения, это низший иерархический уровень поведения: все наблюдавшееся поведение можно было так или иначе свести к последовательности элементарных поведенческих актов (ЭПА).

Всего нам удалось выделить 10 основных ЭПА, включивших локомоторные акты, движения и позы. В последнем случае в ЭПА включали и движения, приводившие к принятию данной позы. Ниже приведено общее описание основных ЭПА по признакам, позволяющим отличить один от другого.

**П о з а п а с с и в н о г о о ж и д а н и я.** Давно и хорошо известна исследователям (Филиппова, 1977; Таежный клещ, 1985), из литературы взят и сам термин. Клещ располагается на травинке, веточке и т. п., часто охватив ее конечностями с обеих сторон, гнатосома направлена вверх или вниз, реже горизонтально. Учитывая давнюю известность этой позы, число раз, когда она нами наблюдалась, специально не регистрировалось. При действии запаха прокормителя эта поза сменяется позой активного ожидания (в наших наблюдениях из 136 случаев для клещей разного пола это произошло 129 раз).

**П о з а а к т и в н о г о о ж и д а н и я.** Также хорошо известна в литературе (Миронов, 1939). Положение тела в целом такое же, как в позе пассивного ожидания, передние конечности расставлены вперед в стороны, заходят за дорсальную поверхность тела. В этой позе клещ чутко реагирует на прокормителя и его сигналы. При любом приближении человека с наветренной стороны к клещу он, как правило, принимает эту позу, что хорошо известно всем специалистам. Отмечена нами не менее 150 раз.

**П о з а о т д ы х а в у к р ы т и и.** Учитывая то, что клещ принимает эту позу в подстилке, наблюдать ее в природе не представляется возможным. В условиях лаборатории (в аквариуме или же чашке Петри) клещ, спустившись

с растительности (или на дно чашки), на наиболее увлажненном участке принимает позу, при которой вентральная часть тела и гнатосома плотно прижаты к субстрату, ноги вытянуты. В такой позе клещ не реагирует на стимуляцию запахами и температурой в отличие от поз активного и пассивного ожидания. С определенной долей допущения мы считаем, что такую (или же подобную) позу клещ принимает и в естественных условиях (подстилке). Отмечена 10 раз.

**Поза затаивания.** Все конечности находятся в состоянии сильного сокращения, подогнуты в виде полных колечек. В природе наблюдалась нами (при тревоживании клеща) 24, в лаборатории — 18 раз.

**Движение сканирования.** Клещ размахивает передними конечностями, попеременно далеко заводя их на дорсальную сторону тела. Если клещ перемещается, он обычно останавливается для сканирования, реже сканирование сочетается с бегом. Осуществляется и при статичном положении на травинке, веточке. Отмечено нами в природе 102, в лаборатории — 62 раза.

**Движение чистки органов Галлера.** Согнутая нога II лапкой проходит по внешней части ноги I, также согнутой. В целом создается впечатление, что клещ как бы «чистит» поверхность передней лапки, где размещается полифункциональный рецепторный орган Галлера, содержащий обонятельные и терморецепторы (Леонович, 1977), почему данный ЭПА и получил свое название. Число чистящих движений от 3—4 до 20 и более, осуществляются они попеременно, сначала с одной, потом с другой стороны. Наблюдалось нами в природе 16, в лаборатории (в аквариуме и чашках Петри) — 42 раза.

**Движение прицепления.** Клещ далеко закидывает на дорсальную сторону передние ноги, часто держась за травинку или субстрат двумя или даже одной парой ног (IV). При зацеплении за поверхность в пределах досягаемости клещ подтягивается на ногах так, что тело его часто разворачивается и остальные конечности вцепляются в эту поверхность. Отмечено нами в природе 42, в лаборатории — 26 раз. В результате движения прицепления возможно падение клеща с травинки на землю (отмечено в природе из 42 случаев в 3, в лаборатории из 26 — в 2).

**Локомоция к источнику запаховой стимуляции.** Клещ ползет с максимально возможной на данном субстрате скоростью, возбужденно, торопливо, как правило, на трех парах ног. Часто останавливается для совершения движений сканирования, при перемещении по горизонтальной поверхности иногда сочетает локомоцию со сканированием. Отмечена в природе 12, в лаборатории — 46 раз.

**Локомоция в зону контакта.** Клещ ползет на всех ногах, спокойно, неторопливо. При стимуляции запахом и теплом хозяина локомоция в зону контакта быстро сменяется локомоцией к источнику стимула, что позволяет отчетливо различать оба ЭПА. Отмечена в природе 12, в лаборатории — 61 раз. Название термина объясняется ролью этого ЭПА в одной из ориентационных реакций.

**Локомоция в убежище.** Внешне чрезвычайно трудно отличима от предыдущего ЭПА, однако в отличие от него при локомоции в убежище клещ не отвлекается на стимулы запаховой и температурной природы. В природе — это уход с травинки в подстилку. Наблюдалась нами в природе достоверно 8, в лаборатории (аквариуме) — 14 раз, из них в природе во всех 8 случаях клещи на человека не реагировали. При механической стимуляции клещи принимают позу затаивания (проверено в природе с 3 клещами 14, в лаборатории — с 5 клещами 6 раз).

## ПРОГРАММЫ ПОВЕДЕНИЯ

Анализ материалов наших наблюдений позволил заключить, что в поведении таежного клеща постоянно и закономерно выявляются три иерархически более высоких, нежели ЭПА, проявления поведенческой активности, отличающиеся целенаправленностью и закономерно сменяющие друг друга. Эти проявления были названы нами за неимением лучшего термина программами поведения (термин, используемый в этологической литературе). Мы выделили три программы: выход в зону контакта, уход в убежище и нападение на прокормителя.

**Выход в зону контакта.** Эта программа поведения направлена на то, чтобы вывести клеща в такой участок биотопа, где обеспечивается наибольшая вероятность встречи с прокормителем (в природе клещ перемещается из подстилки в ярус травянистой растительности). Иными словами, клещ не нападает на хозяина из любого положения, находясь в любом состоянии, а только по завершении выхода в зону контакта или в процессе его осуществления. Предварительный выход на растительность типичен, видимо, для всех пастбищно-

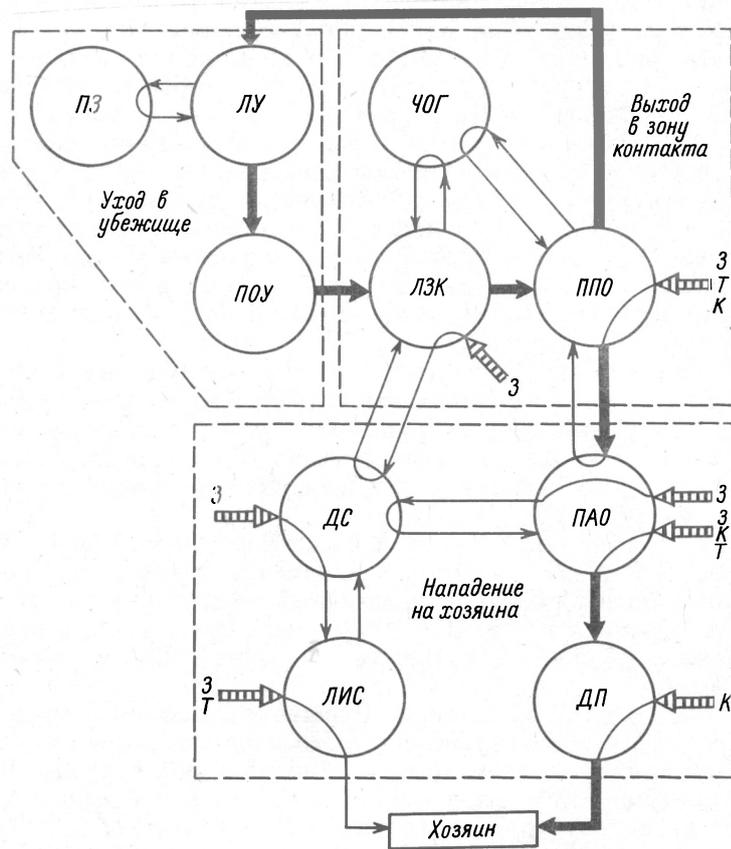
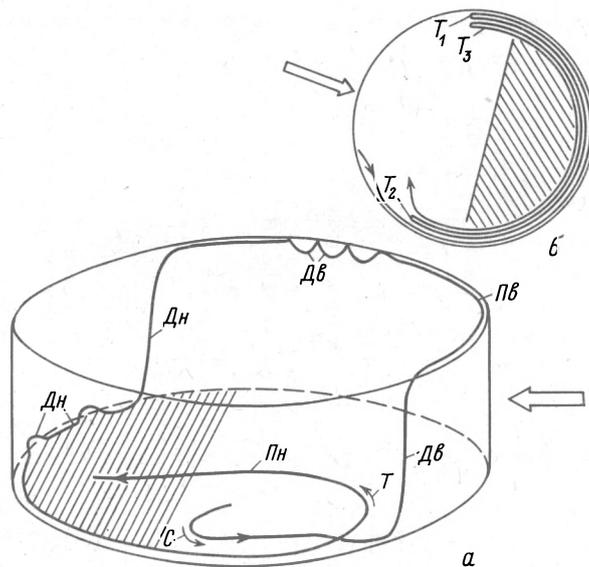


Рис. 1. Последовательность чередования элементарных поведенческих актов у таежного клеща в ходе осуществления основных программ поведения в период весенней активности.

ДП — движение прицепления; ДС — движение сканирования; К — тактильная стимуляция; З — запах хозяина; ЛЗК — локомоция в зону контакта; ЛИС — локомоция к источнику сигнала; ЛУ — локомоция в убежище; ПАО — поза активного ожидания; ПЗ — поза затаивания; ПОУ — поза отдыха; ППО — поза пассивного ожидания; ЧОГ — движение чистки органов Галлера; заштрихованные стрелки — сигнальные факторы прокормителя. Программы поведения обведены пунктиром.

Рис. 2. Условия проведения опытов по регистрации траекторий в чашках Петри и параметры расчета траекторий для выделения их типов.

Стрелка — направление от источника света, заштрихован участок чашки, затененный экраном. *a* — параметры траекторий. Суммарный путь клеща на траекторию рассчитывали, измеряя курвиметром графическое изображение пути от начала движения до остановки, так же меряли по отдельности путь вверх (*Пв*) и путь вниз (*Пн*) чашки на всю траекторию. *Дв* — подъемы (движения вверх), за которые принимали также попытки подъемов у верхнего края боковой стенки. *Дн* — спуски (движения вниз), включившие и попытки спусков. *С* — повороты к свету; *Т* — повороты от света. *б* — ситуация, при которой мы регистрировали 3 поворота от света ( $T_1-T_3$ ), и при этом ни одного поворота к свету. Подробнее см. текст.



подстерегающих иксодид (Lees, 1969; McEnroe, McEnroe, 1973; Camin, Drenper, 1978).

Программа начинается с того, что клещ выходит из укрытия и начинает локомоцию в зону контакта, завершаемую принятием позы пассивного ожидания на растительности (рис. 1). В процессе движения клещ может останавливаться, проводя чистку органов Галлера, иногда проводит ее из позы пассивного ожидания (рис. 1). Если в момент осуществления локомоции в зону контакта на клеща подействуют принесенные ветром запахи прокормителя, клещ останавливается и совершает несколько движений сканирования, сменяемых локомоцией к источнику стимула (рис. 1). Если подкрепления запахом нет, клещ успокаивается и через 2—5 мин возобновляет локомоцию в зону контакта, завершающуюся принятием позы пассивного ожидания. Последняя при отсутствии сигналов хозяина через несколько часов и более (в наших опытах отмечено минимальное время порядка 6 ч) сменяется локомоцией в убежище (рис. 1). Клещ, находящийся в позе пассивного ожидания, при стимуляции запахами и температурными стимулами хозяина принимает позу активного ожидания (рис. 1).

**Уход в убежище.** Эта программа поведения направлена на перемещение клеща с растительности в подстилку с целью переживания неблагоприятных условий либо для набора влаги организмом клеща (см. ниже). Начав локомоцию в убежище, клещ не отвлекается на запахи и температурную стимуляцию. При механическом раздражении клещ часто, хотя и не всегда, принимает позу затаивания. В лабораторных условиях локомоция в убежище завершается принятием позы отдыха в убежище. Можно с большой долей уверенности предположить, что и в природных условиях клещ находится в убежище (подстилке) также в неподвижной позе, сходной с описанной нами. В лабораторных условиях клещ принимает позу отдыха в убежище в наиболее увлажненной области (на смоченном водой диске фильтровальной бумаги, помещенной на дно чашки Петри). В природе определенное значение имеет стремление клеща забраться между опавшими листьями, травинками, частицами коры и т. п. (тигмотаксис). Длительность пребывания клещей в убежище определяется, видимо, сочетанием температурно-влажностных условий убежища и физиологическим состоянием клеща. Проследить эту длительность в природных условиях в силу методических трудностей нам не удалось.

Основные типы траекторий движения клещей в чашках Петри, выявленные при исследовании клещей в природе непосредственно перед опытом).

Тип траектории	Число траекторий данного типа, выявленное во всех опытах	Общий путь клеща ( $P_0$ ) на траекторию данного типа, в см (среднее ± ошибка)	Путь вверх ( $P_v$ ) на траекторию данного типа, в см	Путь вниз ( $P_n$ ) на траекторию данного типа, в см	Достоверность различий $P_v/P_n$ (уровень значимости)	Среднее число подъемов ( $D_v$ ) на траекторию данного типа	Среднее число спусков ( $D_n$ ) на траекторию данного типа
1	10	49.8 ± 23.8	41.8 ± 21.9	8.0 ± 7.8	$P_v > P_n$ (0.01)	1.0 ± 0.0	0
2	12	95.5 ± 36.4	91.0 ± 34.3	3.2 ± 0.1	$P_v > P_n$ (0.01)	10.8 ± 3.8	0
3	30	143.0 ± 44.4	130.4 ± 39.4	13.0 ± 10.6	$P_v > P_n$ (0.01)	17.6 ± 9.8	1.7 ± 0.8
4	10	267.0 ± 96.0	136.4 ± 43.3	150.6 ± 44.8	$P_v = P_n$ Недостоверно	6.6 ± 3.8	6.4 ± 3.7
5	8	370.0 ± 42.4	15.3 ± 12.5	355.8 ± 28.9	$P_v < P_n$ (0.01)	3.0 ± 0.8	14.5 ± 4.2

Влияние уровня увлажненности организма клеща на программы выхода в зону контакта и ухода в убежище. В литературе имеются данные о том, что на выход клещей в район контакта с прокормителем (questing behaviour) влияет уровень насыщения организма клеща влагой (Lees, 1964; McEnroe, McEnroe, 1973; Robertson e. a., 1975). Нами на полевом стационаре были поставлены специальные лабораторные опыты по выяснению справедливости этого предположения для имаго таежного клеща. В экспериментах использовались клещи из трех групп. Первая представляла клещей, предварительно (в течение суток и более) выдержанных в условиях абсолютной влажности при различных температурах (от 10 до 24°), вторая — клещей из природы, использовавшихся в опыте непосредственно после сбора, третья — клещей, выдержанных в течение суток в сухих условиях (простые пробики), также при температурах от 10 до 24°. Предварительно охлажденные перед самым экспериментом клещи выпускались по одному в чашки Петри диаметром 10 см, к крышке каждой из которых был приклеен небольшой смоченный водой диск фильтровальной бумаги. После начала движения клеща его траектория по возможности точно фиксировалась вплоть до остановки. Один из участков чашки Петри был затенен (рис. 2, а). Относительное взаиморасположение источника света (окна), наблюдателя и затененного участка чашки в отдельных наблюдениях для клещей каждой из групп варьировалось во всех возможных сочетаниях. На экспериментатора в условиях нашего опыта, как показал контроль, клещи в закрытых чашках не реагировали. После фиксации траекторий проводился расчет их основных параметров, близкие по основным параметрам траектории группировались, и рассчитывались средние значения основных параметров для данной группы траекторий. После этого проводилось сопоставление, клещам из каких групп соответствует тот или иной тип траектории (т. е. для

трех групп (содержавшихся предварительно в сухих и во влажных условиях, а также собранных Достоверность рассчитана по критерию  $\chi^2$

Достоверность различий $Dв/Dн$ (уровень значимости)	Среднее число поворотов к свету на траекторию данного типа ( $C$ )	Среднее число поворотов от света на траекторию данного типа ( $T$ )	Достоверность различий $C/T$ (уровень значимости)	Общая характеристика траектории данного типа по основным параметрам	Число клещей, выдержанных во влажности, для которых зарегистрирована траектория данного типа (в скобках — число самоцв)	Число клещей, выдержанных в сухих условиях, для которых зарегистрирована траектория данного типа	Число клещей, собранных непосредственно перед опытом, для которых зарегистрирована траектория данного типа
$Dв \gg Dн$ Абс.	1.4±0.9	1.6±0.5	$C=T$ Недостоверно	$Pв > Pн$ $Dв \gg Dн$ $C=T$	10(1)	Нет	Нет
$Dв \approx Dн$ Абс.	7.3±4.4	4.7±4.3	$C=T$ Недостоверно	$Pв > Pн$ $Dв \gg Dн$ $C=T$	12(3)	Нет	Нет
$Dв > Dн$ (0.01)	4.6±2.9	4.5±2.4	$C=T$ Недостоверно	$Pв > Pн$ $Dв > Dн$ $C=T$	21(9)	Нет	9(3)
$Dв = Dн$ Недостоверно	1.8±1.9	12.0±5.7	$C < T$ (0.05)	$Pв = Pн$ $Dв = Dн$ $C < T$	1	Нет	9
$Dв < Dн$ (0.01)	0.5±1.0	5.3±0.9	$C < T$ (0.01)	$Pв < Pн$ $Dв < Dн$ $C < T$	Нет	6(2)	2(1)

скольких особей из каждой из трех групп отмечена траектория определенного типа).

Для расчета траекторий использовали следующие параметры (рис. 2, а):  $Pо$  — общая длина пути (в см), проходимого клещом от начала движения до остановки;  $Pн$  — путь клеща (часть общего пути), пройденный по дну чашки либо по боковой стенке вблизи дна;  $Pв$  — то же, по крышке либо боковой стенке вблизи крышки;  $Dв$  — общее число подъемов на траекторию (учитывали также попытки подъемов у верхнего края боковой стенки, почему в результатах число подъемов на данную траекторию могло превышать число спусков);  $Dн$  — число спусков с учетом попыток спуска у дна;  $C$  — число поворотов к источнику света;  $T$  — число поворотов от света. В последнем случае совершение клещом одного или нескольких кругов по периметру чашки Петри в контакте с дном или крышкой и боковой стенкой не рассматривалось нами как поворот, принимались во внимание только те повороты, когда клещ резко менял направление движения на противоположное, попав в наиболее освещенную или затененную область, или когда клещ менял направление движения к свету или от света, находясь вдали от стенок чашки. Движение вдоль боковой стенки, когда клещ совершал один или несколько кругов, рассматривалось нами как движение вдоль преграды, в определенном смысле близкое к прямолинейному (во всяком случае, не изменяемое при попадании в более или менее освещенную область, хотя формально круговое движение и можно рассматривать как чередование поворотов). Поэтому иногда отмечалось несоответствие числа поворотов к свету числу поворотов от света (рис. 2, б).

Обработка данных показала (см. таблицу), что среди всех полученных траекторий можно выделить 5 основных типов, различающихся соотношением пути, пройденного вверху чашки, и пути, пройденного внизу; отношением коли-

чества подъемов к числу спусков; отношением числа поворотов к свету к числу поворотов от света (см. таблицу). Строго говоря, первые 3 типа (см. таблицу, траектории типов 1—3) — это разновидности одного типа, различающиеся количественными характеристиками (длиной пути в см, пройденного до остановки, средним числом подъемов на траекторию). При сопоставлении того, для каких групп клещей отмечена частота встречаемости траектории каждого из типов, выяснилось, что для увлажненных предварительно клещей, независимо от их пола, типичны траектории с преобладанием числа подъемов над числом спусков, а также пути, пройденного вверху, над путем, пройденным внизу, при равном числе поворотов к свету и от света (см. таблицу). Только один клещ из этой группы характеризовался траекторией иного типа (см. таблицу). Для клещей, выдержанных в сухих условиях, отмечены траектории совершенно иного типа (см. таблицу): с преобладанием спусков над подъемами, пути, пройденного внизу, над путем, пройденным вверху, и с явным преобладанием числа поворотов от света (см. таблицу). У клещей, собранных в природе непосредственно перед опытом, отмечены траектории всех трех основных разновидностей (см. таблицу). Этологический смысл полученных результатов, на наш взгляд, однозначен: увлажненные клещи стремятся подняться вверх, клещи, потерявшие часть влаги в результате содержания в сухих пробирках, стремятся спуститься вниз. Иными словами, именно уровень насыщения организма клеща влагой, по-видимому, и служит эндогенным фактором, вызывающим смену программ поведения. Клещи, собранные в природе, как и следовало ожидать, содержат особей с разной степенью влагопотери, что и объясняет полученные для них результаты (см. таблицу). При этом, как видно из наших данных, при подъеме на растительность реакция на свет значения не имеет, а основную роль играет, видимо, отрицательный геотаксис; при спуске же в подстилку избегание освещенных областей наряду с положительным геотаксисом имеет большое значение (см. таблицу).

Нападение на прокормителя. Эта программа направлена на осуществление непосредственного физического контакта с хозяином и включение ее зависит только от сигналов хозяина, главным образом запахов, включая  $\text{CO}_2$  (Коренберг, 1969), в меньшей степени — температурных, а при контакте — от запаховых и тактильных (в меньшей степени температурных) стимулов (Таежный клещ, 1985). Нападение на прокормителя в природе осуществляется из позы пассивного ожидания либо из локомоции в зону контакта (рис. 1).

Клещ, находящийся на растительности в позе пассивного ожидания, реагирует на запах прокормителя при благоприятном направлении ветра с расстояний в 15—20 м (Романенко, 1984), на источник температуры — с расстояния порядка 0.5—1 м (Елизаров, Васюта, 1976). Вибрация почвы и воздуха не вызывает изменений в поведении клещей (Романенко, 1984). Реакция клеща заключается в принятии позы активного ожидания, контакт с клещом приводит к движению прицепления, и клещ оказывается на прокормителе (рис. 1). Если хозяин, находящийся поблизости, не контактирует с клещом, последний после осуществления движений сканирования, продолжающихся от 2 до 5 мин (по нашим наблюдениям), а иногда почти сразу начинает локомоцию к источнику запахового стимула, которая часто приводит к тому, что клещ спускается с растительности на землю и наползает на хозяина (рис. 1). Исчезновение в ходе локомоции источника запаха приводит к тому, что клещ (через движения сканирования) начинает (или продолжает) локомоцию в зону контакта, вновь забираясь на травинку (рис. 1).

Таким образом, анализ элементов поведения таежного клеща в период весенней активности показывает, что способность клеща реагировать на те или иные параметры среды зависит не только от работы органов чувств, но и от того, какой ЭПА совершает клещ в момент стимуляции. Набор ЭПА составляет про-

грамму поведения, причем каждая из выявленных программ отличается целенаправленностью и ведет либо к выходу клеща в район оптимального контакта с теплокровным прокормителем, либо к уходу клеща в подстилку, либо к попаданию клеща на хозяина. Конкретная последовательность смены ЭПА, реализующаяся в различных условиях, определяется наличием либо отсутствием подкрепляющих стимулов (сигналов), предопределяющих дальнейшее развитие программы поведения (рис. 1). У таежного клеща, отличающегося относительно небольшим числом ЭПА, отсутствует жесткая детерминированность последовательностей ЭПА в пределах программ, и успешное нападение на прокормителя обеспечивается наличием вариантов последовательностей ЭПА.

В заключение хочется отметить, что предлагаемый способ рассмотрения поведения клещей в виде набора сменяющих друг друга элементарных поведенческих актов, каждый из которых доступен отдельному изучению, позволит при его применении к клещам других видов представить их поведение во вполне сопоставимом виде, а значит, позволит, выявляя общие и особенные ЭПА, их сочетания и программы поведения, подойти к пониманию эволюции поведения клещей при становлении в этой группе разных типов нападения на хозяев.

#### Л и т е р а т у р а

- Е л и з а р о в Ю. А., В а с ю т а А. А. Дистантная ориентация клещей *Ixodes persulcatus* на привлекающие факторы добычи // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 2. С. 136—141.
- К о р е н б е р г Э. И. Реакция таежных клещей (*Ixodes persulcatus* P. Sch.) на углекислый газ и некоторые перспективы применения его в полевых исследованиях // Мед. паразитол. 1969. Т. 38, № 4. С. 427—431.
- Л е о н о в и ч С. А. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 4. С. 340—347.
- М и р о н о в В. С. О поведении таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze // Мед. паразитол. 1939. Т. 8, № 1. С. 123—136.
- Р о м а н е н к о В. Н. Роль химического и вибрационного стимулов в привлечении клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. к тропам // Пространственная ориентация насекомых и клещей. Томск. 1984, № 2. С. 124—127.
- Т а е ж н ы й клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. 416 с.
- Ф и л и п п о в а Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. М.; Л. 1977. 386 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 4).
- С а м и н J. N., Д р е н н е р R. W. Climbing behaviour and host—finding of larval rabbit ticks (*Haemaphysalis leporispalustris*) // J. Parasitol. 1978. Vol. 64, N 5. P. 905—909.
- Л e e s A. D. The effect of aging and locomotor activity on the water transport mechanism of ticks // Acarologia. 1964. Т. 6. P. 315—323.
- Л e e s A. D. The behaviour and physiology of ticks // Acarologia. 1969. Т. 11. P. 397—410.
- М с Е н р о е W. D., М с Е н р о е M. A. Questing behaviour in the adult American dog tick *Dermacentor variabilis* Say (Acarina: Ixodidae) // Acarologia. 1973. Т. 15. P. 37—42.
- Р o b e r t s o n A. S., P a t r i c k C. D., S e m t n e r P. J., H a i r J. A. The ecology and behaviour of the lone star tick (Acarina: Ixodidae). VI. Responce of unfed adults to certain environmental parameters // J. Med. Entomol. 1975. Vol. 12, N 5. P. 525—529.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 16.01.1987

#### THE ETHOLOGY OF THE TAIGA TICK *IXODES PERSULCATUS* IN THE PERIOD OF SPRING ACTIVITY

S. A. Leonovich

#### S U M M A R Y

10 elementary behavioural acts (EBA) were distinguished in the behaviour of the taiga tick during its spring activity. The acts include repeatable and indivisible into more simple forms poses (active and passive waiting poses, resting pose, hiding pose), movements (scanning movement, Haller's organ cleaning, contacting movement) and locomotor acts (locomotion to a zone of contact, locomotion to a shelter, locomotion to a source of scent). EBA form 3 behavioural programs: entering a zone of contact, moving to a shelter and attacking a host. The first two of the programs are turned on by processes of water loss and uptaking in the organism of the tick, the third program—by signals of the host. The system of describing of ticks behaviour, offered by the author, can be used by investigators dealing with the ethology of ticks.