

НИМФАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА У КЛЕЩА *IXODES RICINUS* L.IV. ВЛИЯНИЕ СМЕНЫ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО РЕЖИМА
СОДЕРЖАНИЯ ГОЛОДНЫХ НИМФ НА ИХ АГРЕССИВНОСТЬ

В. Н. Белозеров

Лаборатория энтомологии Биологического научно-исследовательского института
Ленинградского государственного университета

Опытами со сменой фотопериодических режимов содержания голодных нимф *Ixodes ricinus* (короткодневного режима на длиннодневный и, наоборот, длиннодневного на короткодневный) показано, что у нимф в возрасте 4 и 7 мес. короткий день обеспечивает лишь поддержание, но не индукцию состояния поведенческой диапаузы, а длинный день вызывает ее прекращение и стимулирует агрессивность. Стимулирующий эффект увеличения фотопериода и повышения температуры проявляется через 15 дней. Состояние активности у нимф *I. ricinus* (в отличие от имаго *Dermacentor marginatus*) необратимо.

Длина дня — один из факторов, определяющих агрессивность иксодовых клещей (Smith and Cole, 1941; Белозеров, 1968, 1969a; Wright, 1969) и других кровососущих членистоногих (Eldridge, 1963, 1966; Виноградова, 1969). Четкая зависимость поведения от фотопериодических условий обнаружена у нимф *Ixodes ricinus* (Белозеров, 1966, 1967b, 1970): нимфы из длинного дня присасываются к мышам значительно активнее, чем нимфы из короткого дня. Низкая активность короткодневных нимф связана с наличием у них поведенческой диапаузы, характерной чертой которой является нейтральная реакция клещей по отношению к животным-прокормителям. Длиннодневным нимфам, наоборот, свойственна положительная реакция на хозяина. Агрессивность зависит также от температуры (повышение которой способствует активизации клещей) и от возраста (нимфы старше 9 мес. становятся высокоактивными независимо от фотопериода).

Выяснение механизмов поведенческой диапаузы, как одной из форм сезонно-циклических адаптаций иксодовых клещей, имеет большое значение для уточнения роли этих кровососов в распространении инфекций. Изучение реакций голодных нимф *I. ricinus* на длину дня представляет особый интерес в связи с тем, что их поведение регулируется на основе длиннодневной фотопериодической реакции (ФПР), тогда как осуществляющаяся одновременно детерминация их последующего развития (характера метаморфоза после насыщения) происходит в соответствии с нормами короткодневной ФПР. Подобные исследования интересны поэтому и в теоретическом отношении, так как они способствуют решению вопроса о механизмах фотопериодической регуляции различных жизненных функций, в частности поведения и развития.

Не требует доказательств, что для расшифровки этих механизмов необходимо выяснить особенности поведения и развития клещей, содержащихся до питания не только при стабильных фотопериодах, но и при смене фотопериодических режимов. Нами были проведены специальные опыты по выяснению реакций голодных нимф на изменения фотопериода.

В настоящем сообщении приведены материалы по влиянию смены фотопериодического и температурного режимов содержания голодных нимф на их агрессивность. Данные о влиянии смены режимов на развитие их после насыщения будут рассмотрены в отдельной статье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использовали нимф *I. ricinus* ленинградской популяции (потомства самок, собранных в природных условиях). С момента вылупления нимфы содержались при 18° в двух световых режимах — длиннодневном (20 час. света в сутки) и короткодневном (12 час. света). В возрасте 4 и 7 мес. голодных нимф переносили в альтернативный световой режим (из длинного дня в короткий и, наоборот, из короткого дня в длинный) на 15, 30, 45 и 60 дней. В опытах с 7-месячными нимфами смена фотопериодического режима сопровождалась повышением температуры (с 18 до 25°), а в опытах с 4-месячными нимфами температурный режим (18°) оставался стабильным. Часть нимф для контроля была оставлена в исходных фотопериодах. В начале опыта и в указанные выше сроки после смены режима (а в контроле через 37 или через 52 дня после начала опыта) клещей исследовали на агрессивность по стандартной методике, использовавшейся в предыдущих наших работах (Белозеров, 1966, 1967б, 1970). Банки с мышами во время этих опытов и при докармливании присосавшихся нимф содержали в одинаковых условиях — при 18° и круглосуточном освещении. Агрессивность оценивали по числу нимф, присосавшихся к мышам на протяжении 2 суток в условиях свободного контакта (в % от возврата). Все опыты проведены в 2—3 повторностях (в каждой повторности по 50—60 клещей). Возврат составлял 72—96%. Всего в опытах использовано 3880 нимф (1740 особей в возрасте 4 мес. и 2140 особей в возрасте 7 мес.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проверка исходного состояния нимф в возрасте 4 и 7 мес., содержащихся с момента вылупления в стабильных условиях, показала, что степень их агрессивности определяется длиной дня в соответствии с нор-

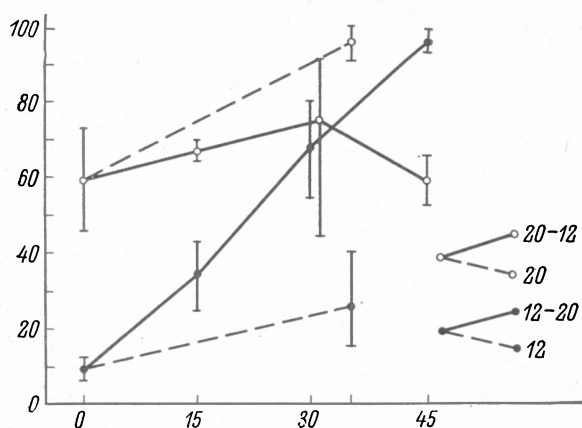


Рис. 1. Изменения агрессивности голодных нимф в ответ на смену короткодневного режима на длиннодневный (12—20) и длиннодневного режима на короткодневный (20—12).

В контроле нимфы оставались в исходных режимах (короткодневном — 12 и длиннодневном — 20). Опыты начаты с нимфами в возрасте 4 мес. Температура — 18°. Вертикальные линии — пределы отклонений в отдельных вариантах. По оси абсцисс — дни после смены режима; по оси ординат — процент присосавшихся нимф.

мами длиннодневной ФПР: к мышам присасывалось 60 (48—73%) и 65% (56—80%) нимф из длинного дня, но всего 10 (6—12%) и 27% (15—43%) нимф из короткого дня в возрасте 4 и 7 мес. соответственно.

У нимф, оставленных в исходных режимах (рис. 1, 12 и 20), зависимость от длины дня через месяц становится еще более четкой, так как в условиях короткого дня их агрессивность оставалась на прежнем уровне, а в условиях длинного дня заметно увеличивалась. Число активных особей в коротком дне достигало всего 26, а в длинном дне — 96%.

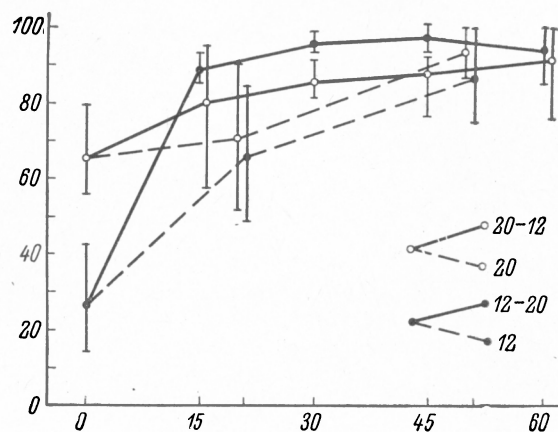
Однако при повышении температуры увеличение активности нимф наблюдалось не только в длиннодневном, но и в короткодневном режиме (рис. 2, 20 и 12): через 7 недель агрессивность обнаруживали 94 и 86% нимф соответственно. Следует отметить, что на короткодневном фоне стимулирующий эффект повышения температуры был заметнее и проявлялся быстрее, чем на длиннодневном фоне. Нельзя не учитывать, однако, что отмеченное усиление агрессивности могло быть вызвано не только повышением температуры, но и увеличением возраста подопытных клещей, так как к моменту завершения этого опыта их возраст достигал 9 мес.

Основной вывод, который позволяют сделать данные контрольных вариантов, заключается в том, что в стабильных условиях короткого дня и умеренной температуры происходит сохранение поведенческой диапаузы голодных нимф, тогда как условия длинного дня и повышенной температуры способствуют активизации нимф.

О стимулирующем воздействии длинного дня еще нагляднее свидетельствуют результаты тех вариантов опытов, в которых нимф переносили из короткого дня в длинный. Через 15 дней после смены фотопериода (при сохранении температурного режима) агрессивность нимф повышалась с 10 до 35%, через 30 дней — до 69%, а через 45 дней — до 96% (рис. 1, 12—20).

Рис. 2. Изменения агрессивности голодных нимф в ответ на смену фотопериодического и температурного режима.

Опыты начаты с нимфами в возрасте 7 мес. Все клещи в начале опыта были перенесены из 18 в 25°. Обозначения те же, что на рис. 1.



Таким образом, уровень активности, характерный для контрольных длиннодневных нимф в начале и в конце опыта, достигался через 30 и 45 дней после переноса нимф из короткого дня в длинный. Еще быстрее усиление агрессивности происходило, когда смена фотопериода сопровождалась повышением температуры (рис. 2, 12—20). Активность нимф при этом уже через 15 дней после смены режима повышалась с 26 до 90%. Следует отметить, что одновременное изменение фотопериода и температуры сказывается на агрессивности значительно быстрее, чем изменение одной температуры (рис. 2, 12—20 и 12). Это указывает на то, что основной причиной повышения активности нимф в опыте было не увеличение их возраста, а воздействие внешних факторов.

Перенос нимф из длинного дня в короткий, наоборот, практически не сказывался на их поведении. Их агрессивность либо сохранялась на прежнем уровне, характерном для длиннодневных нимф в начале опыта (рис. 1, 20—12), либо несколько увеличивалась (рис. 2, 20—12), причем причиной активизации клещей в последнем случае было повышение температуры. Попадание нимф в короткодневные условия обеспечивало лишь сохранение достигнутого ранее уровня активности, но никогда не вызывало возникновения у них повторной поведенческой диапаузы. Это свидетельствует о необратимости активного состояния у нимф *I. ricinus*.

По характеру поведенческих реакций на смену фотопериода и температуры нимфы *I. ricinus* обнаруживают большое сходство с исследованными ранее личинками этого же вида (Белозеров, 1969б). И у тех, и у других длинный день стимулирует поведенческую активность (причем эффект смены короткодневного режима на длиннодневный проявляется примерно в одно и то же время, через 15—20 дней), а короткий день обеспечивает

лишь поддержание пассивного состояния, не вызывая обратного перехода от активности к пассивности. Повышение температуры также в обоих случаях оказывает стимулирующее действие. Активизация и приобретение агрессивности у личинок и нимф *I. ricinus*, происходящие в ответ на длинный день и повышение температуры, а также при увеличении их возраста, характеризуется, таким образом, необратимостью происходящих изменений. В этом отношении они существенно отличаются от другого вида иксодид, *Dermacentor marginatus*, у имаго которых обратимый характер имеет как пассивное, так и активное состояние (Белозеров, 1967а). Этот вид отличается ФПР короткодневного типа, и в условиях, индуцирующих диапаузу (длинный день и повышенные температуры), у активных имаго *D. marginatus* возникает состояние летней (поведенческой) диапаузы, сопровождающееся их переходом в подстилку. Можно думать, что отмеченные различия между этими видами иксодид связаны с неодинаковой долговечностью, которая у личинок и нимф *I. ricinus* не превышает обычно одного года, а у имаго *D. marginatus* достигает 2—3 лет.

Литература

- Белозеров В. Н. 1966. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. Зависимость поведения голодных и развития сытых нимф от фотопериодических условий. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 35 (6): 724—730.
- Белозеров В. Н. 1967а. Зависимость агрессивности взрослых клещей *Dermacentor marginatus* от фотопериодических условий. Паразитол., 1 (1): 13—18.
- Белозеров В. Н. 1967б. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. II. Разные формы диапаузы нимф и особенности их регуляции у клещей *I. ricinus* ленинградской популяции. Паразитол., (1 (4): 279—287.
- Белозеров В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей, изд. Ленингр. унив., Л.: 100—128.
- Белозеров В. Н. 1969а. Реакция личинок и нимф *Haemaphysalis concinna* на длину дня. Паразитол., 3 (1): 17—21.
- Белозеров В. Н. 1969б. Влияние фотопериодических условий на поведение и выживаемость личинок клеща *Ixodes ricinus*. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 38 (2): 219—223.
- Белозеров В. Н. 1970. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. III. Фотопериодическая реакция голодных нимф. Паразитол., 4 (2): 139—145.
- Виноградова Е. Б. 1969. Диапауза у кровососущих комаров и ее регуляция. Изд. «Наука», Л.: 1—148.
- Eldridge В. F. 1963. The influence of daily photoperiod on blood feeding activity of *Culex tritaeniorhynchus*. Amer. J. Hyg., 74 (1): 49—53.
- Eldridge В. F. 1966. The influence of environmental factors on bloodfeeding and hibernation in mosquitoes of the *Culex pipiens* complex. Dissert. Abstr., 26 (10): 5666—5667.
- Smith С. N. and Cole M. 1941. Effect of length of day on the activity and hibernation of the American dog tick, *Dermacentor variabilis*. Ann. Ent. Soc. Amer., 34 (2): 426—431.
- Wright J. E. 1969. Photoperiodic induction of diapause in larvae of the winter tick, *Dermacentor albipictus*. Ann. Ent. Soc. Amer., 62 (2): 285—287.

NYPHAL DIAPAUSE IN THE TICK *IXODES RICINUS* L.

IV. INFLUENCE OF CHANGES IN PHOTOPERIODIC REGIME OF UNFED NYMPHS ON THEIR AGGRESSIVENESS

V. N. Belozеров

SUMMARY

The attacking activity of unfed nymphs of *Ixodes ricinus* and its dependence on preceded photoperiodic conditions were investigated. Aggressiveness of long-day nymphs is 3—10 times greater than that of short-day nymphs. The low attacking activity of short-day nymphs is explained to be a result of behavioural diapause. The transfer of short-day nymphs into long-day regime causes the elimination of diapause state and stimulates their activity. The same effect is caused by an increase in temperature (from 18 to 25°). The transfer of long-day nymphs into short-day regime does not influence the active state acquired before, that demonstrates the non-reversibility of the state. The reactions to photoperiods and their changes are similar in both preimaginal phases of *I. ricinus* but differ from those in adults of *Dermacentor marginatus* where the repeated induction of behavioural diapause is possible.