

УДК 576.895.421 : 581.192

© 1992

ЗАПАХИ РАСТЕНИЙ — ВАЖНЫЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ ПОВЕДЕНИЯ И СКОРОСТИ РАЗВИТИЯ ИКСОДИД-ПЕРЕНОСЧИКОВ БОЛЕЗНЕЙ

А. Н. Алексеев, Л. А. Буренкова, С. П. Чунихин

Экспериментально показано на нимфах *Ixodes persulcatus* и *Dermacentor marginatus* и имаго *D. reticulatus*, что скорость насыщения, динамика отпадения от мыши-прокормителя, полнота насыщения, длительность развития до имаго и масса имаго меняются под влиянием запахов растительного происхождения. Испытано влияние паров ацетоновых экстрактов душистого перца, почек тополя, липы, осины и ольхи. Показано, что в парах веществ-аттрактантов для взрослых клещей нимфы того же вида увеличивают массу питания, изменяется продолжительность развития до имаго. Репелленты в ряде случаев вызывают противоположный эффект. Подтвержден на нимфах феномен инверсии реакции на запах, наблюдающийся у зараженных вирусом клещевого энцефалита (КЭ) взрослых особей: аттрактант для незараженных клещей (запах почек тополя), вызывающий прибавку массы нимф по сравнению с контролем, став репеллентом для зараженных, угнетает питание. У зараженных особей *Dermacentor* наблюдается угнетение массы питания по сравнению с незараженными. Присутствие запахов растительного происхождения может усиливать или сглаживать этот эффект. Обсуждается важность обнаруженных феноменов для перемешивания генофондов клещей и вируса КЭ в природе и для эпизоотологии клещевого энцефалита.

ЗНАЧЕНИЕ ЗАПАХОВ ДЛЯ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ: ПРОБЛЕМА

Привязанность иксодовых клещей к определенным ландшафтам общеизвестна, встречаемость их в определенных растительных ассоциациях считается сама собой разумеющейся. Вместе с тем равномерное (случайное) распределение иксодид, как показали Колонии с соавт. (1976), имеет место лишь в условиях относительной однородности природного комплекса. С увеличением степени неоднородности распределение клещей становится все более пятнистым. Авторы справедливо связывают это с неоднородностью рельефа и растительности.

Нам кажется весьма вероятным, что проявление действия феромонов сбора (assembly pheromones), имеющих большое значение для оплодотворения самок в природе (Sonenshine e. a., 1982), может усиливаться запахом определенных растений, а совокупное их действие — способствовать пятнистому распределению клещей. Половые феромоны и феромоны агрегации действуют уже на хозяине, на фоне его равномерного и мощного запаха, конкурируя с ним или им усиливаясь. Между тем слабые, водорастворимые феромоны сбора типичные для *Ixodes* (Graf, 1975; Treverrow e. a., 1977; Sonenshine e. a., 1982) действуют, по нашему мнению, в совокупности с привлекающими свойствами запахов растений. Еще в 1939 г. отечественные авторы (Померанцев, Сердюкова, 1947) отмечали, что скопления клещей *I. persulcatus* Schulze на растениях не случайны, что они в Приморье встречаются преимущественно на хвощах (*Equisetum hiemali*), злаке (*Diarrhena manshurica*), осоках (*Carex* sp.), японском маке, бересклете, жасмине, поросле граба и липы, причем на некоторых из них встре-

чались и самки, и самцы. Нам, пользуясь методикой изучения репеллентно-аттрактивного действия экстрактов растений (Алексеев и др., 1991), удалось показать как для самцов, так и для самок *I. persulcatus* ярко выраженные аттрактивные свойства липы. Видимо, далеко не случайны наблюдения Благовещенского (1947), находившего в Приморье в июне в изобилии и самок, и самцов *I. persulcatus* в смешанных (с липой) лесах, где среди травы преобладали осоки, орляк, пионы, лобзаник. Нами доказано (Алексеев и др., 1991), что существуют растения, противоположным образом действующие на самок и самцов (например, запах почек тополя на самцов и самок *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776). Другие запахи, например уже упоминавшейся липы, привлекают и самок, и самцов *I. persulcatus*. Видимо, именно на листьях растений-аттрактантов феромоны сбора вызывают аддитивный эффект, что и способствует встрече полов в природе и копуляции. Действие обоих факторов не только облегчает встречу полов на растениях, но и способствует обмену вирусом клещевого энцефалита (КЭ). Вероятность половой передачи вируса предположили Померанцев и Сердюкова (1947), находя на растениях зараженных самок и самцов, и доказали экспериментально Чунихин и соавт. (1983). Заражение самок самцами возможно также за счет омовампиризма, питания зараженных самцов на голодных самках *I. persulcatus*. Нам (Алексеев, 1991) удалось показать, что рубцы от присасывания самцов на теле самок встречаются в 2—10 % случаев (клещи Красноярской и Жигулевской популяций).

Видимо, далеко не случайна массовая встречаемость клещей *Ixodes ricinus* (L., 1758) в ольховых зарослях и перелесках Ленинградской обл. и ничтожная насыщенность ими спелых лесных насаждений, отмеченная Померанцевым (Ходаковский, 1947). Можно, следовательно, предположить, что некоторые растительные сообщества являются тупиковыми для развития иксодид. Разумеется, запахи растений в этом случае могут играть второстепенную, но далеко не последнюю роль.

Следует учитывать, что именно запахи, судя по сводной таблице Уоладда и Райса (Waladde, Rice, 1982), несут максимум полезной для иксодид информации о близости и специфичности потенциального прокормителя. Последнее — реакция выбора хозяина по запаху — недавно показано в опытах Норвала и соавт. (Norval e. a., 1989). Впервые отмеченная еще в 1939 г. Померанцевым и Сердюковой (1947) реакция клещей на запах человека, проявляющаяся даже при 1° (Хейсин, 1953), в благоприятных условиях температуры и ветра отмечается уже с 15 м (Елизаров, Васюта, 1976). Следовательно, именно ольфакторные стимулы являются решающими детерминантами активного поведения клещей, причем заражение их вирусом КЭ усиливает поисковую реакцию на эти стимулы. В наших опытах (Алексеев и др., 1988а) реакция массивно зараженных клещей на запах (шерсть кролика, смоченная его мочей) была в среднем в 2—3 раза активнее, чем у контрольных особей, а главное — гораздо более целенаправленной.

Ольфакторные рецепторы, расположенные в органе Галлера и на пальпах, характеризующиеся многочисленными перфорациями на стенках, приспособлены к реакции на слабые концентрации химических веществ в парообразном состоянии (Waladde, Rice, 1982), например, на запах валерианы (Синицина, 1974). До сих пор, однако, их функции рассматривались только с точки зрения активизации поведения клещей в поиске хозяина-прокормителя и никто, за исключением Оленева (1950а), не обращал внимания на их возможные функции в остальные периоды жизни клеща. Оленев (1950б) заметил, однако, что голодные личинки *I. ricinus* заползали в хвою, а напитавшиеся самки — под кашлицу из листьев магнолии для яйцекладки. Естественно было предположить, что аттрактивные свойства растений могут зависеть как от фазы развития клеща, так и от состояния насыщения.

Клещи рода *Ixodes* относительно малоподвижны и способны к перемещению по горизонтали не более чем на несколько метров от мест линьки (Бабенко, Арумова, 1985), однако, как мы только что проанализировали, встречаются преимущественно в определенных растительных сообществах. Почему? Ведь радиусы и маршруты прокормителей как преимаго, так и имаго весьма значительны и разнообразны. Не проще ли предположить, что концентрация (и расселение) клещей в определенных стадиях не случайна, не зависит от равномерного отпадения клещей от прокормителей, как полагал Ходаковский (1947), а определяется запахowymi, дистантными стимулами, исходящими от растительных сообществ, по которым передвигается прокормитель с готовыми к отпадению от хозяина напитавшимися клещами.

Нет сомнения, что основную роль в разnose всех активных фаз клещей на местности играют млекопитающие — их прокормители. Однако существование «локальных клещевых очагов» (термин Шиловой и соавт., 1958) в пределах индивидуальных участков грызунов-прокормителей преимаго говорит о том, что существуют «зоны концентрации клещей» (термин тех же авторов), где преимущественно встречаются голодные личинки и, следовательно, где произошло отпадение сытых самок. Более того, в тех же местах происходил преимущественный сброс сытых личинок в том же году и нимф — на следующий год. В конкретном примере (наблюдения авторов проведены в Пермской обл. с рыжими полевками) таким преферентным привлекающим действием обладали сильно захламливаемые участки леса с зарослями малины.

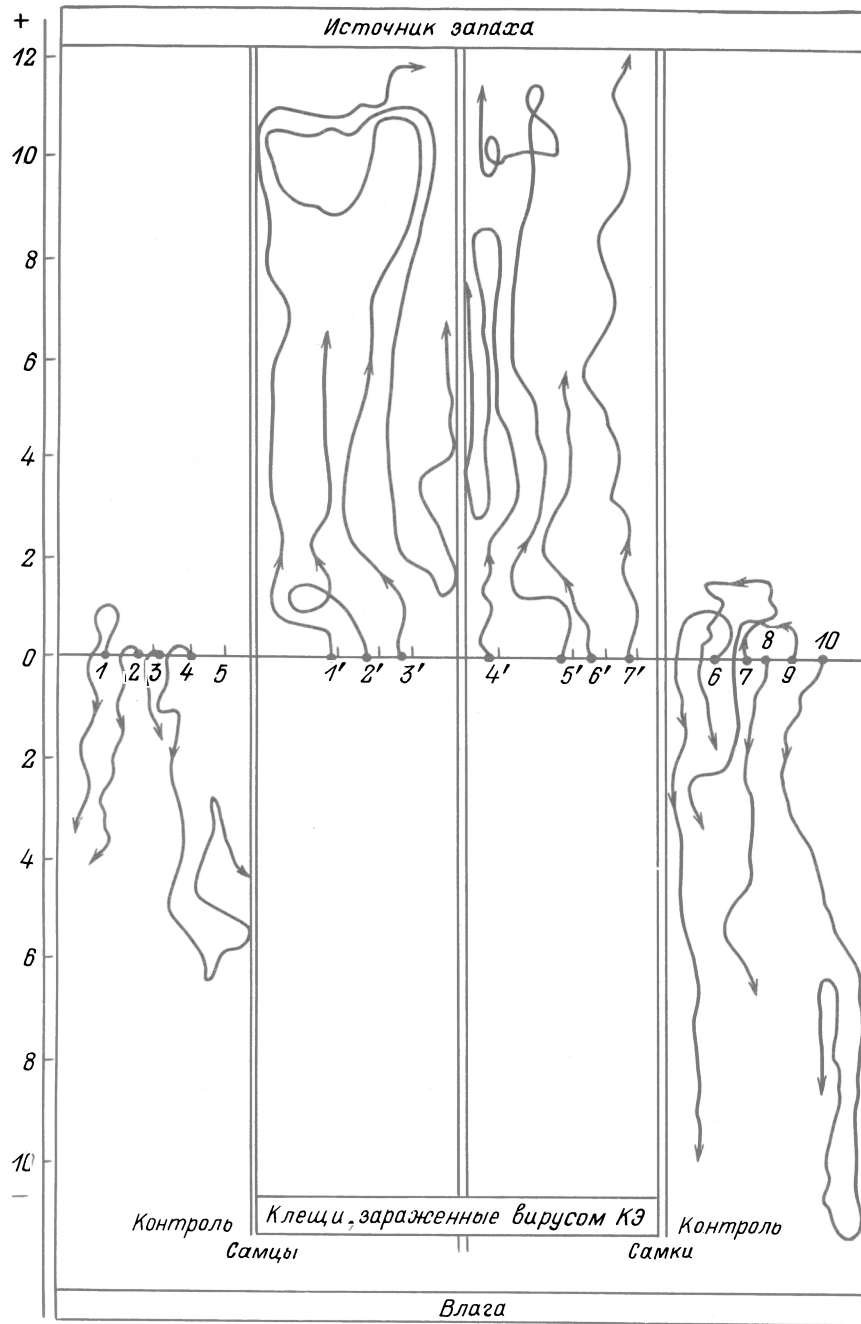
Это, разумеется, не исключает равномерно-случайного распределения таежных клещей в соответствии с равномерным распределением растений — маркеров экологического благоприятствования для их развития. Но такие условия, например упомянутые в монографии «Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита» (1968) чистые березняки и осинники с повышенным обилием клещей на территории Кемчугского стационара, скорее, являются исключением, нежели правилом для очаговой территории клещевого энцефалита, простирающейся от Тихого до Атлантического океана.

Различия в реакциях самцов и самок на одни и те же запахи (Мишин, 1958; Алексеев и др., 1991) могут иметь значение для перемешивания генофонда клещей в растительных ассоциациях с преобладанием тех или иных растений репеллентов или аттрактантов.

То же можно с известной долей вероятности отнести и к перемешиванию генофонда вируса в разные периоды активности и, следовательно, к реакции на запахи у зараженных клещей с разной степенью развития вирусемии. Как мы показали ранее (Алексеев и др., 1988б, 1989), уровень вирусофорности — в значительной степени функция возраста и активности клещей, а сам уровень содержания вируса в клеще определяет норму реакции клеща на запах (Алексеев и др., 1991). Можно полагать, что рассеивание таких клещей будет различным в разных стадиях. И весьма вероятно, что наблюдения Померанцева о большой частоте заражения клещей, собранных в чернопихтарниках Егерского ключа в верховьях р. Супутинки (Приморье), далеко не случайны. Более того, можно предположить, что клещи именно здесь, именно в этом растительном сообществе были заражены наиболее интенсивно, ибо, будучи покусан как раз в этом районе, Померанцев погиб от клещевого энцефалита (Павловский, 1947). Наличие вируса обостряет ольфакторную реакцию клещей, увеличивая вероятность нападения (Алексеев и др., 1988а), в том числе и за счет заползания на большую высоту на растения-аттрактанты.

У интенсивно зараженных клещей в условиях свободного выбора усиливаются отрицательные гео- и гигротаксисы, резко возрастает, меняясь на противоположную, реакция на запах растения.

Как видно из рисунка, зараженные вирусом КЭ клещи *Dermacentor reticulatus* активно двигались вверх по полосе «клещедрома» (полоске бязи, натя-



Реакция зараженных и незараженных клещей *Dermacentor reticulatus* на запах ольхи в условиях свободного выбора. Экспозиция — 3 мин, наклон «клещедрома» — полосы белой бязи — 45°. По оси ординат — расстояние в см от раздела (точка 0) сухой и влажной частей «клещедрома»; по оси абсцисс — номера клещей в опыте: 1—10 — незараженные, 1'—7' — зараженные.

Reaction of infected and noninfected *Dermacentor reticulatus* to alder odour under conditions of free choice.

нудой под углом в 45°) и только в сторону источника запаха, пренебрегая смоченной половиной «клещедрома». При этом за единицу времени наблюдения (3 мин) они проходили значительно больший путь. Для контрольных, незараженных самцов и самок источник запаха — ольха — явно воспринимался как репеллентный, и они предпочитали движение в сторону более увлажненной части «клещедрома».

Активность обонятельных рецепторов, столь существенная для поиска хозяина и клещей-партнеров, как бы противоречит малому их использованию в реакциях на внешнюю среду в период насыщения и после него. Это противоречие практически не обращает на себя внимание исследователей. Не находит себе объяснения и тот хорошо документированный факт, что иксодовые клещи, столь чувствительные к фотопериодическим влияниям до начала питания, как бы полностью игнорируют их при насыщении. В опытах Балашова (1954) с *I. persulcatus* и Хейсина и Лавренко (1956) с *I. ricinus* клещи независимо от времени выпаса — дневного или ночного — и независимо от степени насыщения отпадали только на пастбище, что авторы связали с движением животных. Однако в дневное время коровы двигаются и в хлеву, клещи с них не отпадают, хотя масса «задерживающихся» самок иногда даже больше, чем у отпадающих на пастбище. И это противоречие не находит себе объяснения. У нимф и личинок тех же видов клещей другой, преимущественно ночной ритм отпадения, причем, как совершенно справедливо замечает Белозеров (Belozegov, 1982), внешних, фотопериодических факторов недостаточно для объяснения ритма отпадения клещей: нужны, якобы, внутренние «часы». Так ли это?

Действительно, как показал Бернард (Bernard, 1989), фотопериод (соотношение света и темноты) до предоставления возможности питаться меняет продолжительность периода полного насыщения *Amblyomma americanum* (L.), но меняется ли ритм отпадения — остается неясным. Остается неясным, достаточно ли таких внутренних часов для одинаковых условий доразвития после насыщения. Может быть, помимо внутренних или как раз — «мимо» внутренних часов, существуют достаточно мощные внешние стимулы, которые могут не только менять ритм отпадения напивавшихся клещей, но и менять, действуя опять-таки извне, сам ход биологических часов клещей в период развития после насыщения.

Нельзя сказать, чтобы роль растений в качестве действующих на иксодид раздражителей совсем не изучалась, однако исследования в основном сводились либо к поиску фитонцидов растений, пригодных в качестве акарицидов (Миронов и др., 1940; Оленев, 1950б; Резник, Имбс, 1965; Цичин и др., 1973), либо к изучению их репеллентного действия (Мишин, 1958; Ковтуненко, Хайдаров, 1974).

Вопрос о возможности действия запахов растений на питающихся и напивавшихся клещей, а тем более — зараженных вирусом КЭ, насколько нам известно, даже не ставился.

Мы предположили, что могут существовать механизмы управления скоростью и степенью насыщения клещей, питающихся на животных, обусловленные наличием запахов растений, активность которых в отношении зараженных и незараженных КЭ иксодид была установлена нами ранее (Алексеев и др., 1991).

Задачей нашего исследования явилось выяснение наличия и выраженности влияния запахов растений, определенных нами ранее как репеллентные или аттрактивные для имаго, на скорость насыщения нимф и имаго на животных, на степень их насыщения и продолжительность развития по окончании питания. Для нимф — определение продолжительности периода от отпадения до начала линьки, для имаго — от отпадения с животного до начала яйцекладки. Другой задачей исследования было выяснение влияния присутствия вируса КЭ

на те же параметры под действием запахов растений, реакция на которые у зараженных голодных имаго меняется на противоположную (см. рисунок) по сравнению с незараженными.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах были использованы нимфы 1-го поколения из кладок самок *D. marginatus*, собранных в районе оз. Севан, нимфы *I. persulcatus*, собранные в июне 1990 г. в Московской обл. и имаго *D. reticulatus*, собранные в мае 1991 г. там же.

Для определения влияния запахов растительного происхождения на насыщение (массу, скорость отпадения) нимф их (по 10—22 экз.) помещали на белых мышей в ошейниках. Опыты с нимфами повторяли от 2 до 4 раз. В течение 1 сут мышей по одной содержали в стеклянных банках, а затем пересаживали в клетки с сетчатым дном. К ножкам клеток прикрепляли минипробирки с ватным тампоном, смоченным ацетоновым экстрактом исследуемого растения. Отверстия пробирок были направлены под дно клеток, а сами клетки устанавливали в кюветы с водой и расставляли их в изолированные помещения во избежание смешивания запахов. С 9 до 18 ч 30 мин ежедневно производили учет отпадения напитавшихся нимф, каждую взвешивали индивидуально и оставляли в пробирках дифференцированной влажности до линьки. Определяли срок начала линьки, пол имаго и массу имаго и наличие вируса в них. Зараженных клещей получали путем парентеральной инъекции мозговой суспензии вируса КЭ штамм БК-130 8-го пассажа на белых мышах (титр 8.0 lg LD₅₀ в 0.03 мл). Количество вируса в клещах в конце опыта определяли титрованием на сосунках белых мышей.

Самок подсаживали индивидуально (с одним самцом) и определяли время отпадения от мыши, массу питания, время начала яйцекладки, наличие вируса в кладке и в закончившей кладку самке. Количество присосавшихся нимф определяли в конце опыта по числу отпавших, количество яйцекладущих самок — по числу кладок, так как далеко не все подсаженные нимфы заканчивали питание, а самки — приступали к кладке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из табл. 1, присутствие запахов растительного происхождения (как репеллентных, так и аттрактивных для имаго), что типично для природы, увеличивает число насыщающихся нимф *I. persulcatus* от 5 до 35 %, но несколько снижает относительное (по сравнению с контролем) число линяющих на имаго особей. Наличие запаха незначительно либо для темпа насыщения, либо для времени пребывания на хозяине: под действием репеллента средняя скорость насыщения, о которой судили по времени отпадения, замедляется более чем на сутки, почти на 40 ч, что при среднем времени насыщения без влияния запахов — 78.4 ч, почти в 1.5 раза дольше.

Аттрактанты лишь незначительно сокращают среднее время пребывания на хозяине будущих самок: лишь на 1.5—3 ч. Очень важно, однако, что, несмотря на сокращение времени, масса отпадающих женских нимф в атмосфере аттрактантов выше, чем у задерживающихся на зверьке «затормозившихся» нимф, что позволяет думать, что меняется не только продолжительность пребывания на хозяине, но и темп насыщения.

Изложенное позволяет сделать тот важный вывод, что задержка в отпадении от зверька зависит не от прироста массы, ибо в наших опытах в случае самок масса сытых нимф всегда выше, чем в контроле, а определяется

Т а б л и ц а 1

Продолжительность питания, предлиночного периода и масса нимф *Ixodes persulcatus* в зависимости от воздействия запахов растительного происхождения

Duration of feeding, weight and premolt period of *I. persulcatus* nymphs depending on the effect of plant odours

Параметры сравнения	Контроль		Действие запахов (величина разницы с контролем)							
	♀	♂	осина		почки тополя		липа		душистый перец	
			Р.	А.	А.	А.	А.	А.	н. д.	н. д.
			♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Среднее время насыщения, час	78.4	73.25	+37.7	+4.75	-3.25	-1.25	-1.4	+9.65	н. д.	н. д.
Масса насыщения, мг	6.67	4.08	+0.22	+0.17	+0.33	-0.28	+0.33	-0.51	+0.58	-0.33
Период от конца питания до начала линьки (без учета пола), сутки	43		0		+10		+10		+8	
Число напитавшихся к числу подсаженных нимф, %	60		+35		+10		+5		+30	
Число перелинявших к числу напитавшихся, %	100		-10		-14.3		-20		-10	

Примечание. Здесь и в табл. 2: Р. — репеллентное, А. — аттрактивное действие запахов для имаго *I. persulcatus*; н. д. — нет данных.

наличием внешнего сигнала, от которого зависит: ускоряется или замедляется отпадение уже напитавшейся нимфы. Существенно, однако, что прирост массы женских нимф в атмосфере репеллента все же ниже, чем в атмосфере аттрактанта (почти в 1.5 раза). Инверсии в реакциях мужских нимф, возможно, объясняются тем, что самцы имаго и нимфы — будущие самцы — могут реагировать на запахи неодинаково. Это обстоятельство подлежит проверке.

Как видно из табл. 1, запахи-аттрактанты для имаго, несмотря на некоторое сокращение продолжительности питания и незначительный прирост в массе, резко увеличивают продолжительность периода от насыщения до линьки: почти на 25 % (на 8—10 дней, при 43 днях в контроле).

Однако замедление насыщения и отпадения от хозяина под влиянием репеллента никак не сказалось на продолжительности периода от конца питания (последней нимфы) до линьки на имаго.

Таким образом, в опытах с нимфами *I. persulcatus* впервые удалось констатировать наличие влияния запахов растительного происхождения на экстенсивность (% насыщения) и интенсивность (массу насыщения) питания иксодовых клещей, а также на ход их биологических часов в период после отпадения с хозяина, причем уже без влияния запахов, в одинаковых с контролем условиях.

В опытах с нимфами *D. marginatus* мы ставили перед собой цель проверить, сказывается ли присутствие вируса КЭ, изменяющее, как мы продемонстрировали ранее, реакцию на запах на противоположную, на параметры питания, также на противоположные. Как видно из табл. 2, присутствие вируса снижает почти втрое процент насыщающихся нимф по сравнению с незараженным контролем, что, правда, можно связать прежде всего с травмой, полученной при парентеральном введении вируса столь небольшим по объему объектам,

Таблица 2

Продолжительность питания и предлиночного периода, масса нимф и перелинявших из них имаго клещей *Dermacentor marginatus*, зараженных и не зараженных вирусом КЭ, в зависимости от воздействия запахов растительного происхождения

Duration of feeding and premolt period, weight of nymphs and emerging from them *Dermacentor marginatus* imagos infected and noninfected with TBE virus depending on the effect of plant odours

Источник запаха	Характер действия на имаго	Пол	Нимфы								Имаго (перелинявшие, голодные)			
			заражение до опыта	насыщение			линька на имаго			средняя масса (мг) напитавшихся нимф		средняя масса (мг)		титр вируса в Ig LD ₅₀ в 0.03 мл
				абс. число особей	% особей	время (час)	абс. число особей	% особей	время (сут)	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
Незараженные														
Душистый перец	Р. Р.	♂	Нет	4/16	25	132(−79)	2/2	100	33(+5)	27(+5.8)	16.5 (+0.6)	13.5 (+1.8)	10.5 (+1.6)	
		♀				145(+3)	2/2	100	32(−4)					
Почки тополя	Р. А.	♂		8/16	50	180(−31)	6/7	85.7	33(+5)	25.1 (+3.9)	24(+8.1)	12.8 (+1)	11.5 (+2.6)	
		♀				143(+1)	1/1	100	32(−4)					
Контроль		♂		24/40	60	211	18/18	100	28	21.2	15.9	11.7±0.64	8.9±0.31	
		♀				142			36					
Зараженные														
Контроль		♂	Да	70/304	23	130**	16/17	94.1	24**	19		8±0.45	8.3±0.35	$\frac{6}{3.5-5}$
Почки тополя	Р. А.	♂		11/15	73.3	176(+46)	2/2	100	31(+7)	23.6 (+4.6)	17.3	10.5 (+2.5)	9(+0.7)	$\frac{4.5}{3.5-4.5}$
		♀				160(+30)	7/9	77	31(+7)					
Душистый перец	А. А.	♂		1/14	7	162(+32)	1/1	100	32(+8)	22(+4.7)	11(+2.7)	8.5	8.5	4.5
		♀				162(+32)	2/2	100	32(+8)	12(−7)		5(−5.5)		
Липа	Р.	♂		2/14	14.2	132(+2)	2/2	100	29(+5)	18(−1)	12(+1.5)	8.5	8.5	4.5
		♀				162(+32)	2/2	100	29(+5)	18(−1)		5(−5.5)		

Примечание. * Пол нимф устанавливали по перелинявшим на имаго клещам. ** Не во всех опытах учитывался пол. Цифры в скобках — величины разницы с контролем.

как нимфы *D. marginatus*. Присутствие вируса практически не сказалось на числе линяющих на имаго нимф. Среди зараженных их на 6 % меньше. На массе перелинявших из нимф самцов сказалось весьма существенно: средний вес самца *D. marginatus* с вирусом КЭ оказался на 3.7 мг меньше, чем незараженного (разница достоверна при $P=0.001$). Зараженные самки также оказались несколько легче незараженных, но отличия статистически недостоверны. Подобное резкое различие можно объяснить замеченной нами ранее (Алексеев, 1991) большей чувствительностью самцов *D. marginatus* к вирусу КЭ по сравнению с самками. Это видно и из табл. 2: титр вируса в самцах был выше такового у самок в контрольных опытах.

В отличие от *I. persulcatus*, на женских нимф которых репелленты оказывали замедляющее, а аттрактанты — ускоряющее питание действие, на незараженных женских нимф *D. marginatus* запахи растений влияния практически не оказывали (удлинение продолжительности питания на 0.6—2 % по сравнению с контролем явно недостоверно). Тогда как запахи растений-репеллентов заметно сокращали время питания незараженных мужских нимф (до 3.3 сут, т. е. почти на 40 % по сравнению с контролем), что, однако, компенсировалось заметным удлинением предлиночного периода (до 5 сут). У женских нимф, питавшихся в атмосфере запахов растений, сроки линьки во всех немногочисленных наблюдавшихся случаях (до имаго удалось довести лишь 3 особи) удлинялись. Видимо, развивающиеся в самок нимфы *D. marginatus* заметно менее чувствительны к запахам растений,¹ нежели *I. persulcatus*.

Присутствие вируса во всех без исключения опытах как бы стирало различия во влиянии запахов на *D. marginatus*: и в атмосфере репеллентов, и в атмосфере аттрактантов происходило и удлинение сроков питания, и задержка времени наступления линьки. Причем не только по сравнению с зараженным, но — в большинстве случаев — и с незараженным контролем.

Различия можно проследить только в тенденциях изменения массы питания при изменении «знака» действия запаха. Так, душистый перец — репеллент для *D. marginatus* — почти не менял массы напитавшихся женских нимф; став аттрактантом для зараженных особей, он обеспечивал прирост массы на 4.7 мг (т. е. почти в 8 раз). Запах почек тополя, аттрактант для самок, вызывал прирост массы на 8.1 мг у женских нимф и падение прироста по сравнению с контролем у зараженных особей на 1.7 мг, став для них репеллентом. Смена «знака» действия запаха почек тополя на мужских нимф с репеллентного на аттрактантный позволила зараженным мужским нимфам увеличить массу по сравнению с контролем на 20 % по сравнению с 15 %-ным приростом массы, отмеченным у незараженных нимф. Угнетающее действие запаха-репеллента на зараженных нимф, возможно, коррелирует с титром вируса КЭ в них: так, дефицит прироста массы у мужской нимфы *D. marginatus* под влиянием запаха липы (репеллента для зараженных самцов) составил 7 мг у особи с титром вируса $8.5 \lg LD_{50}$ в 0.03 мл и лишь 1 мг — у самца с титром, равным $4.5 \lg LD_{50}$ в 0.03 мл.

Продолжив опыты со взрослыми самками *D. marginatus*, отловленными в р-не Московской обл., свободном от клещевого энцефалита весной 1991 г., мы убедились, что действие запаха растительного происхождения может сказываться и на питании и развитии взрослых клещей.

Как видно из табл. 3, наличие вируса КЭ, как и в случае нимф *D. marginatus*, достоверно уменьшает массу питания зараженных самок ($P \leq 0.05$) по сравнению с незараженными, причем отпадают от мыши они несколько раньше, но кладку дают позже незараженных. Кормление и последующее содержание самок в атмосфере запаха почек тополя (репеллента для зараженных самок

¹ Во всяком случае, к тем, которые нами испытаны.

Т а б л и ц а 3

Насыщение на белой мыши зараженных и не зараженных вирусом КЭ самок *Dermacentor reticulatus* в зависимости от воздействия запаха растительного происхождения

Engorgement of *Dermacentor reticulatus* females infected and noninfected with TBE virus on white mouse, depending on the effect of plant odours

Показатели насыщения	Контроль		Запах почек тополя (репеллент) для зараженных самок)
	незараженные	зараженные	
Число самок, взятых в опыт	5	5	5
Число самок, давших кладку	2	3	4
Масса питания, мг			
мин.	307	208.5	301
макс.	367	414	461
средн.	337±30	314±42.5	394.3±29.2
Период насыщения (от подсадки до отпадения), сутки			
мин.	13	9	10
макс.	18	17	15
средн.	15.5	13.6	11.75
Период от начала питания (подсадки на мыш) до начала кладки, сутки			
мин.	14	17	16
макс.	18	25	17
средн.	16	20	16.3

Примечание. Во всех опытах на мыш подсаживали одну самку вместе с самцом.

D. reticulatus) (Алексеев и др., 1991) явно стимулировало насыщение их кровью и несколько ускоряло развитие яиц. Масса питания таких самок достоверно выше ($P \leq 0.01$), чем у зараженных особей, питавшихся без воздействия запаха, время питания несколько меньше, а кладка наступала практически в то же время, что и в контроле.

Таким образом, присутствие запаха растительного происхождения как бы нивелировало отрицательное влияние вируса на клещей — представителей подсем. *Amblyomminae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные подтверждают важность ольфакторных стимулов в качестве детерминант поведения иксодид не только в период поиска хозяина, что известно из литературы, но и в периоды питания и последующего развития. Концентрация иксодид на определенных растениях, наблюдавшаяся в полевых условиях, подтверждена экспериментально. Так, полевые наблюдения Померанцева и Сердюковой (1947) об обилии *I. persulcatus* на различных растениях, и в том числе на поросли липы, подкреплены данными об аттрактивных свойствах листьев этого растения не только на имаго, но и на нимф. Находит себе объяснение факт концентрации клещей рода *Dermacentor*, а именно *Dermacentor niveus* Neumann, 1897, преимущественно на тополевой поросли (наблюдение одного из авторов — Л. А. Буренковой): запах почек тополя не только аттрактант для самок рода *Dermacentor* (Алексеев и др., 1991), он увеличивает массу питания нимф и имаго этого рода, питающихся на грызунах, и в то же время тормозит развитие нимф *I. persulcatus*.

Смена стадий обитания прокормителей нимф (а возможно, и имаго) в течение сезона, смена растительных сообществ при пастыбе — детерминанты замедления или ускорения отпадения клещей от хозяев. Ускорение отпадения нимф-самцов при притормаживании отпадения нимф-самок под действием

запахов одних и тех же растений, как это показано на примере *D. marginatus* (табл. 2), — эффективный способ перемешивания генофонда клещей, а нивелирование сроков развития до имаго — гарантия одновременного попадания на нового хозяина взрослых клещей. Аттрактант — сигнал к отпадению объясняет отсутствие четкого суточного ритма открепления клещей и наличие скоплений их в определенных растительных сообществах. Разная скорость доразвития — ответ на доминантный запах растительного сообщества и, возможно, косвенный маркер его микроклимата. Перемешивание генофонда клещей также относится и к генофонду вируса, которое обеспечивается транспермальной передачей. Кроме того, смена «знака» запаха для зараженных самцов увеличивает вероятность встречи на одном растении-аттрактанте незараженных самок с зараженными самцами, для которых бывший репеллент становится аттрактантом. Тот же смысл может иметь замедление или ускорение сроков насыщения и линьки. Под влиянием вируса меняется степень насыщения и срок линьки, под влиянием запаха растений отрицательное влияние присутствия вируса может сглаживаться (табл. 3), а поиск хозяина путем активного подъема на растение-аттрактант облегчаться; увеличивается и шанс встретить незараженную особь противоположного пола (см. рисунок). Снижение веса зараженных нимф и выходящих из них имаго, возможно, «плата» за энергетические затраты на репродукцию вируса: большая концентрация вируса уменьшает прибавку в весе даже при наличии запахов растений, усиливающих процесс насыщения.

Неполное соответствие реакций на аттрактивное (или репеллентное) действие у зараженных имаго и нимф (например, торможение роста массы у зараженных нимф и рост — у имаго под влиянием одного и того же репеллента — запаха почек тополя), возможно, связано с тем, что выраженные половые различия у нимф (Волцит, 1986, 1989) не связаны жестко с реакциями на запахи, свойственные взрослым клещам. Во всяком случае, в цитированной выше работе Оленева (1950а) личинки и сытые самки *I. ricinus* предпочитали весьма различные запахи. Этот вопрос: различия в реакциях на запахи преимаго и имаго иксодид — предстоит выяснить, равно как и возможную разницу в реакциях на запахи в процессе питания и развития у зараженных вирусом КЭ представителей Ixodinae и Amblyomminae, разницу, лишь наметившуюся в настоящем исследовании.

Список литературы

- (Алексеев А. Н.) Alekseev A. N. Ecology of tick-borne encephalitis virus: part of Ixodidae ticks males in its circulation // Ecological parasitology. 1991. Vol. 1, N 1. P. 51–62.
- Алексеев А. Н., Буренкова Л. А., Чунихин С. П. Особенности поведения клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch., зараженных вирусом клещевого энцефалита // Мед. паразитол. 1988а. № 2. С. 71–75.
- Алексеев А. Н., Буренкова Л. А., Чунихин С. П. Использование запахов растительного происхождения в качестве индикаторов экстенсивности и интенсивности заражения иксодовых клещей вирусом клещевого энцефалита // Мед. паразитол. 1991. № 3. С. 10–14.
- Алексеев А. Н., Разумова И. В., Чунихин С. П., Решетников И. А. Поведение вируса клещевого энцефалита в клещах *Dermacentor marginatus* Sulz (Ixodidae) разного физиологического возраста // Мед. паразитол. 1988б. № 3. С. 17–21.
- Алексеев А. Н., Разумова И. В., Чунихин С. П. Обнаружение увеличения доли зараженных вирусом клещевого энцефалита *Dermacentor marginatus* Sulz. среди активных самок старших физиологических возрастов // Мед. паразитол. 1989. № 3. С. 14–16.
- Бабенко Л. В., Арумова Е. А. Поведение голодных особей. Активные горизонтальные миграции // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Shulze (Acarina, Ixodidae). Л.: Наука, 1985. С. 238–239.
- Балашов Ю. С. Особенности суточного ритма отпадения насосавшихся самок *Ixodes persulcatus* с коров // ДАН СССР. 1954. Т. 98, № 2. С. 317–319.
- (Белозеров В. Н.) Diapause and biological rhythms in tick // Physiology of ticks. Oxford, 1982. P. 469–500.

- Благовещенский Д. И. Клещи сем. Ixodidae и кровососущие двукрылые Низовья Амура // Паразитол. сб. Л. 1947. Т. 9. С. 83—113.
- Волцит О. В. Половой диморфизм личинок и нимф таежного клеща — *Ixodes persulcatus* // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 5. С. 409—412.
- Волцит О. В. Половой диморфизм нимфальной фазы некоторых видов иксодовых клещей рода *Dermacentor* // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 1. С. 20—28.
- Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге / Под ред. М. В. Поспеловой-Штром и М. Т. Рашиной. М.: Медицина, 1968. 432 с.
- Елизаров Ю. А., Васюта А. А. Дистантная ориентация клещей *Ixodes persulcatus* на привлекающие факторы добычи // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 2. С. 136—141.
- Ковтуненко В. Ф., Хайдаров К. М. Репеллентность некоторых растений // Защ. раст. от вред. и бол. 1974. Т. 3. С. 149—152.
- Колонии Г. В., Болотин Е. И., Киселев А. Н. Плотность и распределение пастбищных иксодовых клещей в Центральном Сихотэ-Алине // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 2. С. 142—147.
- Миронов В. С., Набоков В. А., Качалова Е. К. Инсектицидные свойства дерриса // Мед. паразитол. 1940. Т. 9, вып. 1—2. С. 106—108.
- Мишин А. В. Влияние фитонцидов на двигательные реакции клеща (*Ixodes persulcatus* P. Sch.) // Сб. автореф. и тез. науч. работ. Ижевск: Гос. мед. ин-т., 1956. С. 11—12.
- Мишин А. В. Влияние фитонцидов на двигательные реакции клеща *Ixodes persulcatus* // ДАН СССР. 1958. Т. 120, № 4. С. 911—913.
- Оленев Н. О. О влиянии фитонцидов высших растений на паразитических клещей Ixodidae // ДАН СССР. 1950а. Т. 71, № 6. С. 1119—1120.
- Оленев Н. О. Новые данные о влиянии фитонцидов высших растений на паразитических клещей и насекомых // ДАН СССР. 1950б. Т. 75. С. 149—151.
- Павловский Е. Н., Померанцев. Паразитол. сб. Л. 1947. Т. 9. С. 5—12.
- Померанцев Б. И., Сердюкова Г. В. Экологические наблюдения над клещами сем. Ixodidae, переносчиками весенне-летнего энцефалита на Дальнем Востоке // Паразитол. сб. Л. 1947. Т. 9. С. 47—67.
- Резник П. А., Имбс Ю. Г. Иксодовые клещи и фитонциды // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 12. С. 1861—1864.
- Синицина Е. Е. Электрофизиологические реакции нейронов органа Галлера клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et Z. Schl. на запах // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 3. С. 223—226.
- Хейсин Е. М. Поведение взрослых *Ixodes persulcatus* P. Sch. в зависимости от температуры и влажности окружающей среды // Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 1. С. 77—87.
- Хейсин Е. М., Лаврененко Л. Е. Продолжительность сосания крови и суточный ритм питания и отпадения самок *Ixodes ricinus* L. // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 3. С. 379—383.
- Ходаковский А. И. Клещевые очаги *Ixodes persulcatus* P. Sch. таежной полосы Европейской части СССР // Паразитол. сб. Л. 1947. Т. 9. С. 69—82.
- Цицин Н. В., Ковтуненко В. Ф., Поляков Д. К., Хайдаров К. П. Акарициды из растений // Защ. раст. от вред. и бол. 1973. Т. 2. С. 137—146.
- Чунихин С. П., Стефуткина Л. Ф., Королев М. Б., Решетников И. А., Хозинская Г. А. Половая передача вируса клещевого энцефалита у иксодовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 214—217.
- Шилова С. А., Троицкий В. Б., Мальков Г. Б., Белькович В. М. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распространении клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 6. С. 931—938.
- Wagnard D. R. Female mediation of feeding time on cattle in adult lone star ticks (Acari: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1989. Vol. 26, N 4. P. 372—374.
- Graf J. F. Ecologie et éthologie d' *Ixodes ricinus* L. en Suisse (Ixodoidea: Ixodidae). V. Mise en évidence d' une phéromone sexuelle chez *Ixodes ricinus* // Acarologia. 1975. Vol. 17, fasc. 2. P. 436—441.
- Norval R. A. I., Butler J. F., Yunker C. E. Use of carbon dioxide and natural or synthetic aggregation-attachment pheromone of the bont tick, *Amblyomma hebraeum*, to attract and trap unfed adults in the field // Exp. and Appl. Acarol. 1989. Vol. 7, N 3. P. 171—180.
- Sonenshine D. E., Silverstein R. M., Rechav Y. Tick pheromone mechanisms // Physiol. Ticks. Oxford e. a., 1982. P. 439—468.
- Treverrow N. J., Stone B. F., Cowie M. Aggregation pheromones in two Australian hard ticks *Ixodes holocyclus* and *Aponomma concolor* // Experientia. 1977. Bd 33. P. 680—683.
- Waladde S. M., Rice M. J. The sensory basis of tick feeding behaviour // Physiol. Ticks. Oxford e. a., 1982. P. 71—118.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова АН СССР,
Санкт-Петербург;

Поступила 5.03.1991

Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР,
Москва

PLANT ODOURS AS DETERMINANTS OF BEHAVIOUR AND DEVELOPMENT RATE
OF IXODIDS, VECTORS OF DISEASES

A. N. Alekseev, L. A. Burenkova, S. P. Chunikhin

Key words: Ixodidae, plant odours, attractants, repellents

S U M M A R Y

Experiments with nymphs of *Ixodes persulcatus* and *Dermacentor marginatus* have shown that the rate and degree of engorgement, dropping off from the mouse, metamorphosis longevity and weight of emerging imagos change under plant odour influence. The influence of acetone extract vapours of pepper, poplar buds, linden and aspen was tested. Under the influence of the vapour, acting as an attractant for the adults, engorgement weight of their nymphs and the weight of imagos emerging from them increased; attractants change the nymph-imago metamorphosis duration as well. Repellentacting odours, as a rule, produce an opposite reaction. The phenomenon of the inversion of the infected *D. marginatus* reaction to the odour is proved in nymphs. Attractant for naive adult ticks (poplar buds) increased the time of feeding and weight of nymphs in comparison with the control. Just the opposite: nymphs infected with tick-borne encephalitis (TBE) virus produce an opposite reaction — weight decrease under influence of poplar buds as the repellent. Importance of the above phenomena for the ticks distribution and TBE epizootology is discussed.
