

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ  
СЕЗОННО-ЦИКЛИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ  
DERMACENTOR SILVARUM OL. (ACARINA, IXODIDAE)

В. Н. Белозеров

Лаборатория энтомологии Биологического  
научно-исследовательского института Ленинградского университета

Опытами с клещами *Dermacentor silvarum* Ol. (Хабаровская популяция) показано что способность самок к насыщению определяется температурными и фотопериодическими условиями их содержания до посадки на хозяина. Клещи из длиннодневных фотопериодов обнаруживают задержку питания, тогда как после длительного пребывания в условиях короткого дня или пониженной температуры они становятся способными к быстрому насыщению. Задержка процессов питания и роста у присосавшихся самок *D. silvarum* представляет особую диапаузу, характерную для стадии паразитирования. Эта форма диапаузы обеспечивает перезимовывание *D. silvarum* на животных-хозяевах и является экологическим эквивалентом другой формы морфогенетической диапаузы (задержка овогенеза у насосавшихся самок), которая у этого вида отсутствует.

Все изученные евро-азиатские представители рода *Dermacentor* Koch обладают однотипным сезонным циклом (Померанцев, 1950; Резник, 1952; Пионтковская и Жмаева, 1962), синхронизация которого с ритмом внешних условий обеспечивается наличием сезонно-циклических адаптаций взрослых клещей. У западных видов (*D. pictus* Herm. и *D. marginatus* Sulz.) система таких адаптаций включает три формы диапаузы — летнюю неактивность голодных клещей, задержку овогенеза у самок осеннего насыщения и перезимовывание начавших питание клещей на животных-хозяевах (Алфеев, 1948). У видов из восточных частей Палеарктики, а именно *D. silvarum* Ol. и *D. nuttalli* Ol. известны лишь две формы имгинальной диапаузы — летняя неактивность голодных особей и зимняя задержка питания (Шпрингольц-Шмидт, 1936; Нельзина, 1945; Пионтковская, 1951; Беликова, 1956). Сходство сезонных циклов у всех изученных палеарктических *Dermacentor* позволяло предполагать, что восточным видам свойственна и третья форма диапаузы, проявляющаяся в виде задержки овогенеза, хотя она и не была отмечена в литературе.

Для экспериментальной проверки этого предположения нами было проведено исследование реакций на длину дня у дальневосточного клеща *D. silvarum*, поскольку возникновение задержки овогенеза у *D. marginatus* (Белозеров, 1963) и *D. pictus* (Разумова, 1965) определяется фотопериодическими условиями. Результаты опытов с *D. silvarum* приведены в настоящем сообщении. Автор пользуется случаем выразить искреннюю признательность Н. М. Насонкиной за большую помощь в подготовке и проведении опытов.

**Материал и методика.** В работе использовано потомство самок *D. silvarum*, собранных со скота в окрестностях Хабаровска в июне 1970 г. Взрослых клещей первого лабораторного поколения с момента отрождения (середина августа 1970 г.) до кормления на кроликах (ноябрь 1970 г. и апрель 1971 г.) содержали в различных режимах, отличающихся по тем-

пературным и фотопериодическим условиям. Клещей кормили по общепринятой методике. В отдельную наклейку на боку кролика помещали группу подопытных клещей (из 10—22 самок и такого же количества самцов), содержащихся перед этим в определенном фототермическом режиме. Наблюдения за клещами и сбор насосавшихся самок проводили регулярно на протяжении двух недель. Накормленных самок после взвешивания помещали в условия 18° и круглосуточного освещения.

Первый опыт был проведен с клещами 3-месячного возраста (использовано 248 самок и 221 самец). Перед посадкой на кроликов они содержались при 18 и 25° и длинах дня в 0, 6, 10, 12, 14, 16, 18, 20 и 24 час. света в сутки.

Второй опыт был проведен с клещами, достигшими возраста 7.5 мес. Было использовано 106 самок и 95 самцов. Их содержали первоначально (в течение 3.5 мес.) при 18° и длинном дне (20 час. света), а затем на 3.5—4 мес. помещали в условия низких температур (5—8°). После такой холодной обработки клещей сажали на кроликов — либо сразу, либо после 2-недельного выдерживания при 18 и 25° в короткодневных или длиннодневных условиях. Для контроля были использованы клещи, которые в течение всего 7.5-месячного периода (с августа до апреля) находились в стабильных условиях 18° при коротком (12 час. света) или длинном дне (20 час. света).

**Результаты исследования.** В опытах с клещами 3-месячного возраста удалось накормить лишь 10 самок из 248 посаженных на кроликов. Все насосавшиеся самки перед кормлением содержались при 18°; среди клещей из 25° насосавшихся самок не было вовсе (табл. 1). Такой результат связан с тем, что самки, несмотря на присасывание, либо не приступали к активному питанию (это характерно для клещей из 18°), либо откреплялись от покровов хозяина и свободно ползали затем по коже кролика (последнее типично для клещей из 25°). Если на 2—4-е сутки число ползающих самок составляло всего 7—10%, то на 11-е сутки оно достигало 36% для самок из 18° и 92% для самок из 25°. Следует отметить, что у всех насосавшихся самок (независимо от фотопериодических условий — 18, 14 или 0 час. света —, в которых они содержались до кормления) происходило быстрое созревание гонад и они приступали к откладке яиц через 9—17 дней после отпадения (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Результаты кормления самок *Dermacentor silvarum* (в возрасте 3 мес.), содержащихся перед посадкой на кроликов в различных температурных и фотопериодических условиях

Температура, (в °)	Фотопериоды (час. света)	Число посаженных самок	Число насосавшихся самок	Сроки паразитирования (в днях)	Вес насосавшихся самок (в мг)	Сроки до начала яйцекладки (в днях)
		n	%			
25	20, 18, 16, 14, 12, 10 и 0	109	0 0	—	—	—
18	24, 20, 16, 12, 10 и 6	91	0 0	—	—	—
18	18, 14 и 0	48	10 21.0	9.6 (8—12)	496 (230—650)	12.6 (9—17)

В опытах с клещами 7.5-месячного возраста столь же низкая активность была свойственна тем самкам, которые до посадки на кролика постоянно содержались при 18° и длине дня в 20 час. света (табл. 2). Самки этой контрольной группы после присасывания не приступали к активному питанию, несмотря на длительные сроки их голодания и проведение опыта в начале весны, т. е. во время высокой активности клещей этого вида в природных условиях. Взвешивание клещей показало, что за 10-дневный период на-

хождения на кролике вес самок увеличивался всего в 1.5 раза (с 5.4 до 8.2 мг). По изменению веса эти самки почти не отличались от самцов, вес которых за то же время увеличивался с 6.7 до 8.2 мг.

Т а б л и ц а 2

Результаты кормления самок *Dermacentor silvarum* (в возрасте 7.5 мес.),<sup>1</sup> содержащихся перед посадкой на кроликов в различных температурных и фотопериодических условиях

Условия содержания голодных клещей	Число посаженных самок	Число насосавшихся самок		Время паразитирования (в днях)	Вес насосавшихся самок (в мг)	Сроки до начала яйцекладки (в днях)
	n	n	%			
Реактивированные (сразу после холодильника)	20	17	85.0	8.1 (7—9)	557.9 (261—727)	10.5 (9—13)
После реактивации содержались в течение двух недель в условиях:						
18° и 20 час. . . . .	14	13	93.0	8.1 (7—9)	495.1 (146—780)	10.0 (8—14)
18° и 12 час. . . . .	13	12	92.5	7.8 (7—9)	462.0 (238—663)	9.7 (9—10)
25° и 20 час. . . . .	14	11	78.5	8.1 (7—9)	506.4 (278—676)	9.5 (7—14)
25° и 12 час. . . . .	15	9	60.0	8.3 (7—9)	399.7 (275—562)	10.0 (9—11)
Контроль (в течение 7.5 мес. при 18° и 20 час.) . . . . .	15	0	0	—	—	—
Контроль (в течение 7.5 мес. при 18° и 12 час.) . . . . .	15	9	60.0	8.5 (8—9)	549.5 (378—677)	10.2 (8—13)

Если условия длинного дня обеспечивали таким образом длительное сохранение низкой активности самок *D. silvarum*, то условия короткого дня, как показали результаты кормления клещей другой контрольной группы, способствовали их активизации. В этой группе (из 18° и 12 час. света) насосалось 60% самок. Для полного насыщения им требовалось 7—9 дней. За это время вес их увеличивался в 100 раз (средний вес насосавшихся самок равнялся 550 мг).

Еще более заметная активизация клещей наблюдалась в тех вариантах, где клещей в течение 3.5—4 мес. содержали при низкой температуре (5—8°). После 4-месячной голодовой реактивации насосывалось 85% самок. Если реактивированных клещей перед посадкой на кролика дополнительно (в течение 2 недель) выдерживали при 18°, то активность их оставалась на том же высоком уровне, независимо от фотопериодических условий в этот 2-недельный период: за 7—9 дней насыщалось 92.5—93% самок. Если же кормлению реактивированных клещей предшествовало 2-недельное содержание при более высокой температуре (25°), особенно в сочетании с коротким днем, то наблюдалось некоторое снижение активности клещей (в этих случаях насосывалось 60—78% самок). Продолжительность паразитирования реактивированных самок во всех вариантах составляла 7—9 дней, а вес их после насыщения достигал в среднем 400—558 мг (табл. 2). Важно отметить, что яйцекладка у самок, накормленных в возрасте 7.5 мес., начиналась через 7—14 дней после отпадения (в среднем через 9.5—10.5 дней). Ни одна из 71 накормленных самок не обнаружила задержки овогенеза и начала яйцекладки.

**Обсуждение и заключение.** Проведенные опыты показали, что активность питания самок *D. silvarum* в основном определяется условиями их содержания до контакта с хозяином, а возраст клещей имеет подчиненное значение. Самки этого клеща приобретали способность к насыщению

только после длительного пребывания в условиях короткого дня или низких температур. Воздействие низких температур, по-видимому, более эффективно, тогда как в короткодневных условиях реактивация происходит значительно медленнее и к 3-месячному возрасту самки просто не успевают активизироваться. При длинном дне и умеренной температуре реактивация невозможна и самки даже в возрасте 7.5 месяцев оставались поэтому неспособными к активному питанию и насыщению. В природных условиях подобная задержка питания и обеспечивает, без сомнения, перезимовывание взрослых клещей *D. silvarum* на хозяевах (Шпрингольц-Шмидт, 1936; Нельзина, 1946; Касьянов, 1947).

Отмеченные свойства этой адаптации *D. silvarum* вполне позволяют отнести ее к категории диапаузы. Первоначально такая точка зрения о природе осенне-зимней задержки питания клещей *D. marginatus* и *D. pictus* была высказана Алфеевым (1948), но позднее перезимовывание этих клещей на скоте стали объяснять прямым воздействием низких температур на присосавшихся клещей (Дюсембаев, 1963). С последним мнением трудно согласиться, так как весной клещи могут активно питаться и при более низких температурах.

Неспособность к насыщению у самок *D. silvarum* представляет, без сомнения, особую форму диапаузы, характерную для стадии паразитирования. На этой стадии, как хорошо известно (Балашов, 1967), помимо питания происходят интенсивные процессы роста и развития важнейших органов кишечника — его кишечника, гонад, слюнных желез и покровов. Задержка питания при диапаузе этого типа обусловлена, по-видимому, общей физиологической некомпетентностью клещей, которая возникает при блокировании нейро-гормональных механизмов, ответственных за процессы морфогенеза и питания на стадии паразитирования. В свою очередь, реактивация состоит в деблокировании этих механизмов, благодаря чему клещи становятся способны к завершению паразитирования.

Если физиологически разные формы диапаузы у *Dermacentor* очень специфичны, так как затрагивают процессы, свойственные особым стадиям имагинальной фазы (поведенческая диапауза голодных клещей, задержка питания и роста на стадии паразитирования, задержка овогенеза у насосавшихся самок), то экологически все они достаточно равноценны, поскольку синхронизация и упорядочение сезонных циклов во всех случаях обеспечивается путем предотвращения откладки самками яиц в осенний период. Особенно близки в этом отношении обе формы морфогенетической диапаузы (осенне-зимняя задержка питания клещей и задержка овогенеза у самок осеннего насыщения), которые однотипно дополняют диапаузу поведенческого типа (летняя неактивность голодных клещей). Не удивительно поэтому, что у *D. silvarum*, как показали наши данные, отсутствует задержка овогенеза насосавшихся самок, поскольку она компенсируется равноценной адаптацией в виде задержки питания. У *D. marginatus* и *D. pictus* из европейской части СССР, наоборот, основное значение имеет задержка овогенеза сытых самок, тогда как зимовка на скоте для них нетипична (Алфеев, 1948; Покровская, 1955). Сравнение клещей *D. pictus* с Алтая и Орловской области (Алфеев, 1948) показало, что изменения в системе сезонных адаптаций могут наблюдаться даже у разных географических форм одного и того же вида клещей. Экологическая эквивалентность разных форм имагинальной диапаузы делает понятным, почему замена одной формы диапаузы на другую в системе сезонных адаптаций евро-азиатских представителей рода *Dermacentor* не сказывается на однотипности их сезонных циклов.

Разнообразие форм диапаузы у иксодовых клещей создает серьезные затруднения с их терминологией. Не учитывала всего этого разнообразия и предложенная нами ранее система обозначений (Белозеров, 1968), поскольку каждой стадии имагинальной и прочих фаз развития иксодид свойственны особые формы диапаузы, которые затрагивают функции, наиболее специфичные для данной стадии, то терминология этих адаптаций должна основываться на периодизации развития иксодовых клещей,

предложенной Балашовым (1959, 1967). Различные формы имагинальной диапаузы у клещей *Dermacentor* могут быть предварительно обозначены поэтому как поведенческая диапауза голодных клещей, морфогенетическая диапауза самок на стадии паразитирования и наконец морфогенетическая диапауза насосавшихся самок.

Выяснение способов регуляции этих адаптаций имеет, без сомнения, большое значение для совершенствования методов культивирования иксодовых клещей в лабораторных условиях.

#### Л и т е р а т у р а

- А л ф е е в Н. И. 1948. О диапаузе у иксодовых клещей. Тр. Военно-мед. акад. им. Кирова, 44 : 50—60.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1959. Периодизация циклов развития иксодовых клещей. Мед. паразитол., М., 28 (4) : 469—476.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Изд. «Наука», Л. : 1—319.
- Б е л и к о в а Н. П. 1956. Материалы по зимовке иксодовых клещей на животных. Тр. Дальне-Восточного филиала АН СССР (зоол.), 3 (6) : 265—268.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1963. Длина дня как фактор, определяющий задержку яйцекладки у самок *Dermacentor marginatus*. Мед. паразитол., М., 32 (5) : 521—526.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Изд. ЛГУ : 100—128.
- Д ю с е м б а е в Е. Б. 1963. О зимовке клещей *Dermacentor marginatus* на сельскохозяйственных животных в Карагандинской области. В сб.: Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана, 2 : 114—115.
- К а с ь я н о в А. Ф. 1947. Зимнее паразитирование клещей семейства Ixodidae на сельскохозяйственных животных в Хабаровском крае. Ветеринария, 10 : 14—15.
- Н е л ь з и н а Е. Н. 1945. Сезонный ход заклещевания домашних животных в эндемическом очаге весенне-летнего энцефалита в Приморском крае. Мед. паразитол., М., 14 (6) : 55—60.
- П и о н т к о в с к а я С. П. 1951. К экологии *Dermacentor nuttalli*. В сб.: Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии, 7 : 176—183.
- П и о н т к о в с к а я С. П. и Ж м а е в а З. М. 1962. Иксодовые клещи (Ixodidae). В сб.: Переносчики возбудителей природно-очаговых болезней. Медгиз, М. : 196—262.
- П о к р о в с к а я Е. И. 1955. Материалы к экологии клеща *Dermacentor marginatus*, а также о его патогенности и борьбе с ним по данным изучения на юго-востоке Черноземного центра. Автореф. докт. дисс., Воронеж : 1—20.
- П о м е р а н ц е в Б. И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные, 6 (2) : 1—224.
- Р а з у м о в а И. В. 1965. Сезонный ход развития диапаузы у клещей *Dermacentor pictus* и факторы, ее стимулирующие. Мед. паразитол., М., 34 (1) : 46—52.
- Р е з н и к П. А. 1952. О географическом распространении и происхождении ареалов клещей рода *Dermacentor*. Сб. научн. тр. Ставропольск. гос. пед. инст., 8 : 37—57.
- Ш п р и н г о л ь ц - Ш м и д т А. И. 1936. Материалы по экологии и биологии клеща *Dermacentor silvarum* на Дальнем Востоке. Вест. Дальне-Восточного филиала АН СССР, 16 : 123—147.

#### AN EXPERIMENTAL ANALYSIS OF SEASONAL ADAPTATIONS IN THE TICK, *DERMACENTOR SILVARUM* OL. (ACARINA, IXODIDAE)

V. N. Belozеров

#### S U M M A R Y

Experiments with the tick *Dermacentor silvarum* Ol. (Khabarovsk population) have demonstrated that the competency of adult females to engorge depends on temperature and photoperiods at the prefeeding stage. Ticks from long-day photoperiods show the feeding delay while ticks after prolonged short-day or cold treatment become competent for rapid engorgement. The delay of feeding and growth processes in attached ticks is a special type of diapause characteristic of parasitic stage. This enables tick females to hibernate on host-animals and substitutes another morphogenetic diapause (the delay of oogenesis in engorged females) which is absent in this tick.