

## ФЕРОМОНЫ ИКСОДОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODOIDEA)

С. А. Леонович

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В статье дан обзор мировой литературы по феромонам иксодоидных клещей. Намечены корреляции особенностей феромонных систем с характерными чертами биологии крупных систематических группировок *Ixodoidea*.

В настоящее время общеизвестно, какую важную роль в биологии членистоногих, обладающих высокоразвитым обонянием, играют особые вещества, секретируемые во внешнюю среду и сообщающие другим особям вида ту или иную информацию, — так называемые феромоны. Основной поток публикаций, посвященных феромонам членистоногих, ограничен насекомыми, где подобные исследования стимулируются необходимостью поисков новых методов борьбы с насекомыми-вредителями. Что касается других групп *Arthropoda* (в частности, клещей), то здесь проблема феромонов находится пока лишь на начальном этапе становления.

Начиная с 1971 г. (Berger а. о., 1971; Gladney, 1971) в печати стали появляться сообщения об обнаружении феромонов у иксодоидных клещей, и за период 1971—1978 гг. опубликовано уже около 30 работ, посвященных в той или иной мере этой проблеме. Назрела необходимость в систематизации полученных данных и их предварительном анализе. Этим целям и служит предлагаемый критический разбор современного состояния проблемы феромонов у иксодоидных клещей.

Прежде чем перейти к основной части обзора, следует кратко остановиться на терминологии. Под ф е р о м о н о м в настоящей работе понимается такое биологически активное вещество (или группа веществ), которое секретируется особью во внешнюю среду, влияет на других особей, сообщая им ту или иную информацию, и играет необходимую роль в коммуникации особей данного вида, вызывая у перцепиентов сходную реакцию, зависящую от их физиологического состояния. Ф е р о м о н н о й с и с т е м о й мы назвали совокупность органов, участвующих в продуцировании и восприятии феромона, включая сам феромон, в сложной динамике их взаимодействия, зависящей от физиологического состояния особей и обеспечивающей реализацию поведенческого акта, а также сам характер этого акта.

Наибольшее число публикаций по феромонным системам посвящено представителям подсем. *Amblyotminae*, в то время как по представителям прочих группировок иксодоидей мы располагаем лишь отдельными отрывочными сведениями. Исследования феромонов у амблиотмин можно условно разделить на два направления. Первое касается изучения феромонов, выделяемых самками клещей, привлекающих самцов и стимулирующих их половое поведение (половые феромоны) (Berger а. о., 1971; Berger, 1972, 1974; Chow а. о., 1972, 1975; Layton, Sonenshine, 1975; Leahy а. о., 1976; Leahy, Booth, 1976; Sonenshine а. о., 1974, 1976, 1977; Wood а. о., 1975, и др.). Второе направление касается исследования феромонов, выделяемых самцами клещей и привлекающих голод-

ных особей обоего пола (феромоны скопления) (Gladney, Drummond, 1970a, 1970b; Gladney, 1971; Gladney a. o., 1974; Rechav a. o., 1976, 1977a, 1977b; Rechav, Whitehead, 1978, и др.).

#### ПОЛОВЫЕ ФЕРОМОНЫ КЛЕЩЕЙ-АМБЛИОММИН

Первое свидетельство об участии половых феромонов в поведении клещей *Dermacentor variabilis*, *Amblyomma americanum* и *A. maculatum* получено Бергером и др. (1971). Наблюдая за поведением питавшихся на кролике клещей, они заметили, что после достижения некоторого уровня насыщения самцы откреплялись, искали самок и копулировали с последними. При закрытии самок колпаками, проницаемыми для запахов, самцы скоплялись у линии раздела, пытались проникнуть внутрь. Метиленхлоридный экстракт 5000 девственных самок, питавшихся 7—8 дней, вызывал у самцов реакцию открепления и попытки копуляции друг с другом. Необходимым условием возникновения реакционной способности было предварительное питание в течение не менее чем 7 суток. Экстракт 1000 самцов, питавшихся 7—8 суток, не вызывал никаких реакций как у самок, питавшихся 14 суток, так и у самцов, питавшихся 7—8 суток. Видоспецифичность экстрактов отсутствовала.

Цикл исследований феромонной системы *D. andersoni* и *D. variabilis* был проведен Зоненшайном с соавторами (1974, 1976, 1977 и др.). Исследовались реакции самцов, питавшихся 7—8 суток, завершивших сперматогенез и обладавших половой активностью. В качестве источника феромона использовались голодные самки, самки, питавшиеся от 1 до 14 суток, а также отпавшие напивавшиеся самки, что позволило выяснить ритмику выработки феромона. Изучались реакции на смывы с целых живых клещей в гексане, метиленхлориде или эфире, на экстракты гомогенатов целых клещей в гексане и на смывы с адсорбента, через который в течение 24—72 ч пропускалась струя воздуха, прошедшего над клещами. О наличии реакции судили по поведению клещей в чашке Петри, куда помещался испытуемый агент, по присасыванию и поведению на лабораторном животном, обработанном агентом, а также по реакции на убитых или покрытых лаком самок.

Было установлено, что самки клещей указанных видов через 1—2 суток питания начинают вырабатывать летучий феромон, привлекающий самцов. Максимальная дистанция привлечения составила 43 см. Реакция самцов на феромон заключалась в откреплении, ориентации на его источник, активном поиске и последующей копуляции. Самцы копулировали также с убитыми самками, до того не аттрактивными, после нанесения на них феромона. Видоспецифичность экстрактов отсутствовала.

Проведя сходные опыты, Чоу и другие (Chow a. o., 1972) показали наличие феромона с подобным описанному характером действия у *Rhipicephalus sanguineus* и *Boophilus microplus*.

Действие феромона было продемонстрировано также для *Rh. appendiculatus* в опытах с миграцией самцов к самкам на кролике (Leahy a. o., 1976). Кроме обычного действия, было обнаружено слабое привлечение самцов к самцам (12%) и показана зависимость сроков максимальной продукции феромона (для самок) и реакционной способности самцов от возраста имагинальных фаз.

Присутствие феромонно-активного субстрата, продуцируемого самками *Rh. appendiculatus* и *Rh. pulchellus*, показано Вудом и др. (Wood a. o., 1975).

Таким образом, наличие полового феромона, продуцируемого самками, показано к настоящему моменту для 8 видов амблиоммин, относящихся к родам *Amblyomma*, *Dermacentor*, *Boophilus* и *Rhipicephalus*.

Идентификация полового феромона амблиоммин. Впервые Бергер (1972) методами газовой хроматографии и масс-спектрологии идентифицировал половой феромон *A. americanum* как 2—6-дихлорфенол ( $C_6H_3ONCl_2$ ). Он же был идентифицирован как половой

феромон у *Rh. sanguineus* (Chow a. o., 1975). Все опыты указанных авторов сопровождались постоянным контролем в поведенческих экспериментах, отработанных ранее. 2—6-дихлорфенол был выделен и идентифицирован как половой феромон у самок *D. variabilis* и *D. andersoni* (Sonenshine a. o., 1976), а также без поведенческого контроля выделен из самок *A. variegatum* и *Hyalomma truncatum* (Wood a. o., 1975). Сильная аттрактивность 2—6-дихлорфенола продемонстрирована для самцов *A. maculatum*, *A. cajennense*, *Rh. appendiculatus* и *Rh. pulhellus*, хотя у первых двух видов попытки выделить его не проводились, а у последних двух оказались безуспешными (Wood a. o., 1975; Vernick a. o., 1976).

В ряде остроумных опытов с применением изотопа  $Cl^{36}$  Бергер (1974) показал, что 2—6-дихлорфенол синтезируется непосредственно в организме клещей (*A. maculatum* и *A. americanum*).

Вуд и другие (1975) при выделении феромонно-активных фракций и их идентификации методами газовой-жидкостной хроматографии и масс-спектрологии выявили у самок *A. americanum*, *A. variegatum*, *H. truncatum*, помимо 2—6-дихлорфенола, ряд других фенольных производных: фенол ( $C_6H_5OH$ ), пара-крезол ( $C_6H_4ONCH_3$ ) и салицилальдегид ( $C_6H_4OH(CHO)$ ). Те же вещества, за исключением 2—6-дихлорфенола, были выделены ими из самок *Rh. pulhellus*, *Rh. appendiculatus* и *Rh. simus*. По мнению Вуда и других (1975), смесь пара-крезола и фенола является половым феромоном клещей *Rhipicephalus*. Однако особенности примененных авторами поведенческих методов не дают оснований говорить о стимулирующем половое поведение действии выделенных ими веществ, и к тому же статистически мало достоверны, что, видимо, обусловлено принципиальными недостатками их методов (Wood a. o., 1975).

Таким образом, сейчас можно определенно говорить лишь о 2—6-дихлорфеноле как половом феромоне некоторых видов амблиомиин.

Источники полового феромона. Исследования источника полового феромона проводились только на клещах *D. variabilis* и *D. andersoni* (Sonenshine a. o., 1974, 1977; Vernick a. o., 1978, и другие работы тех же авторов). При экспериментальном микрохирургическом разрушении, каутеризации или заклеивке различных участков тела аттрактивных самок реакция самцов резко снижалась лишь при воздействии на фовеальные ямки — *Fovea dorsales* и слабо снижалась или оставалась прежней при разрушении участков поверхности скутума, аллоскутума, органа Жене и поровых полей на гнатосоме (Sonenshine a. o., 1974). Непосредственно под фовеальными ямками были обнаружены железы, протоки которых открываются в *fovea* (Layton, Sonenshine, 1975). Фовеальные железы изучались светооптически (Layton, Sonenshine, 1975), в сканирующем (Sonenshine a. o., 1977) и просвечивающем электронных микроскопах (Vernick a. o., 1978). Они представляют собой скопление отдельных мелких железок, железистые клетки двух типов, которые значительно увеличиваются в размерах в процессе кровососания. Попытку электронно-микроскопического исследования фовеальных желез нельзя признать успешной, в силу большого числа артефактов на приведенных фотографиях (Vernick a. o., 1978).

Продуцирование 2—6-дихлорфенола фовеальными железами показано методами газовой хроматографии и масс-спектрологии и косвенно подтверждено авторарадиографически (Sonenshine a. o., 1977).

Рецептор полового феромона. Основными органами химического чувства иксодидных клещей (в том числе и клещей-амблиомиин) являются пальпальный орган, размещенный на 4-м членике пальп, и орган Галлера, расположенный на тарсальном сегменте каждой из передних конечностей. Исследование реакции самцов с удаленными или заклеенными пальпами и органами Галлера, по отдельности и в совокупности, показали ведущую роль органов Галлера в рецепции полового феромона (Berger a. o., 1974; Chow a. o., 1975; Leahy, Booth, 1976). Отсутствие пальп лишь в некоторых случаях понижает процент реагирующих клещей (Leahy, Booth, 1976). Морфология пальпального органа

и органа Галлера у амблиоммин исследована достаточно подробно в соответствующих работах (Балашов и др., 1976; Балашов и Леонович, 1976; Леонович, 1978; Foelix a. Chu-Wang, 1972; Foelix, Axtell, 1972), имеется работа и по физиологии органа Галлера — регистрация электрической активности рецепторных клеток сенсилл в ответ на действие стимулов прокормителя (Синицина, 1974). Весьма перспективным может оказаться электрофизиологическое исследование пальпального органа и органа Галлера в отношении феромонов.

#### ФЕРОМОНЫ СКОПЛЕНИЯ КЛЕЩЕЙ-АМБЛИОММИН

Исследования феромонов данной группы развивались параллельно и независимо от изучения половых феромонов. Проводились наблюдения за поведением клещей в природных условиях (Gladney, Drummond, 1970a, 1970b; Gladney, 1971; Gladney a. o., 1974, и др.), опыты с выпуском клещей на их природных прокормителей, заранее обработанных на определенном участке экстрактами гомогенатов клещей, подсаженными питающимися клещами и т. п. (Gladney a. o., 1974; Rechav a. o., 1976, 1977a, и др.), а также ольфактометрические исследования (Rechav a. o., 1977b).

Выяснилось, что самцы клещей-амблиоммин в процессе питания начинают вырабатывать некое летучее вещество, привлекающее голодных особей обоего пола (Gladney a. o., 1974) и голодных нимф (Rechav a. o., 1976). Реакция заключается в ориентации перцепиентов на источник феромона и в последующем прикреплении вблизи этого источника. Голодные самцы совершенно не аттрактивны (Rechav a. o., 1977b). Сытые особи обоего пола к сытым самцам (продуцентам феромона) не привлекаются (Berger a. o., 1971, и др.), слабо привлекаются только самцы (Leahy a. o., 1976). По аналогии с насекомыми данный класс феромонов получил наименование «феромоны скопления».

Пока достоверные сведения о наличии феромонов скопления ограничены двумя видами: *Amblyomma maculatum* (Gladney, 1971; Gladney a. o., 1974) и *A. hebraeum* (Rechav a. o., 1976, 1977a, 1977b, и др.). Суточная ритмика выработки феромона скопления отсутствует (Rechav, 1978a). Речав (Rechav, 1978b) продемонстрировал видоспецифичное действие феромона скопления, продуцируемого самцами *A. hebraeum*. Клещи рода *Amblyomma* (*A. variegatum*, *A. gemma*, *A. marmoreum*, *A. maculatum*) и других родов (*Rhipicephalus evertsi*, *Rh. appendiculatus*, *Hyalomma truncatum*) не прикреплялись на участках, обработанных экстрактами и смывами напитавшихся самцов *A. hebraeum*. Эти данные были подтверждены ольфактометрически (Rechav, 1978b).

Идентификация феромона скопления амблиоммин не проводилась. Известно лишь, что активное начало растворимо в гексане и диэтиловом эфире (Gladney a. o., 1974; Rechav a. o., 1977a, и др.).

Источник этого феромона специально также не исследовался.

Рецептором феромона скопления, так же как и полового феромона, служит орган Галлера (Rechav a. o., 1977b).

#### ФЕРОМОНЫ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА IXODINAE

Сведения о феромонах у представителей второго подсемейства иксодовых клещей ограничены двумя небольшими работами Графа (Graf, 1975, 1978). Показано привлечение голодных самцов *Ixodes ricinus* к бумажкам, выдержанным в присутствии голодных девственных самок. Самцы не привлекали клещей обоего пола, самки оказывали слабое привлекающее действие на самок. Активная субстанция растворима в воде (0.9%-ном растворе NaCl) и нерастворима в органических растворителях (гексане). На чистый 2—6-дихлорфенол *I. ricinus* не реагировали. В опытах с *I. ricinus* и *I. hexagonus* показано невидоспецифичное действие феромона (Graf, 1978). Рецепторы феромона сосредоточены в органе Галлера, строение которого к настоящему времени исследовано у родственного вида *I. persulcatus* (Леонович, 1977). В целом указанные работы носят характер предварительных сообщений.

## ФЕРОМОНЫ СКОПЛЕНИЯ АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ

Для клещей *Argas persicus* показано аттрактивное действие бумажек, выдержанных в присутствии свеженапитавшихся особей того же вида (Leahy а. о., 1973). Привлекающий фактор вырабатывается как самками, так и самцами и вызывает сходную реакцию агрегации у представителей обоих полов. Агрегация наблюдается лишь через большие временные промежутки (1 ч и более), причем у самцов реализуется быстрее. По аналогии с насекомыми обнаруженный фактор получил наименование феромона скопления (Leahy а. о., 1973).

Самки клещей *Ornithodoros moubata* вырабатывает феромон, вызывающий агрегацию самцов, а самцы — феромон, вызывающий агрегацию и самок и самцов (Leahy а. о., 1975а). В целом реакция скопления у *O. moubata* выражена слабее, нежели у *A. persicus*.

Для установления видоспецифичности действия активного фактора изучались реакции клещей *O. moubata*, *O. tholozani*, *A. persicus* и *A. brumpti* на смывы со свеженапитавшихся клещей этих же видов (Leahy а. о., 1975б). Обнаружено невидоспецифичное действие феромона, хотя реакция на «свой» вид сильнее; ряд приведенных данных нуждается в перепроверке, так как опубликованные результаты статистически малодостоверны. Интересно, что реакции клещей обоего пола на феромон самцов значительно слабее, в ряде случаев отсутствуют вообще по сравнению с реакцией на самок клещей «чужих» видов.

Идентификация феромона скопления аргасид не проводилась. Активное начало растворимо в воде (точнее в 0.9%-ном водном растворе NaCl, что было установлено эмпирически). Феромон обладает значительной термостойкостью: бумажки со смывами клещей сохраняли аттрактивность после выдерживания в течение 3 мес. при температуре  $-25^{\circ}\text{C}$  и при температуре  $+100^{\circ}\text{C}$  в течение 5 мин (Leahy а. о., 1975а).

Источник феромона скопления у аргасид пока не известен.

Рецептор феромона устанавливался по методикам, описанным выше, при удалении пальп и органов Галлера (Leahy а. о., 1975а). Однако сделанный авторами вывод о том, что рецептором феромона является пальпальный орган, нельзя признать окончательным, в силу некоторых методических погрешностей при постановке опытов.

## ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ФЕРОМОНОВ В ПРАКТИКЕ

На современном этапе наиболее перспективным представляется применение феромонов скопления амблиоммин для контроля численности клещей — паразитов крупного и мелкого рогатого скота. Первые шаги в этом направлении предприняты Глэдни и другими (1974), а также Ре-чавом и Уайтхедом (Rechav, Whitehead, 1978). В первом случае испытывалось действие смеси феромон-акарицид (точнее гомогенат самцов *A. maculatum* — технический изобензан), во втором — смесь экстракта гомогената питавшихся самцов *A. hebraeum* с токсафеном. В обоих случаях были получены хорошие результаты. Положительным моментом является сильное аттрактивное действие феромона, проявляемое несмотря на некоторые репеллентные свойства акарицида. Недостатком подобных работ является использование гомогенатов из нескольких тысяч клещей, что весьма трудоемко и экономически нецелесообразно. Однако установление химической природы феромонов и их синтез в промышленном масштабе могут открыть большие перспективы. Применение феромон-акарицидных смесей приведет к уменьшению вредного действия токсинов на организм сельскохозяйственного животного и его продукты, позволит сократить число обработок и обрабатываемую площадь, будет способствовать экономии средств и создаст возможность применения широкого спектра акарицидов.

Проведенный краткий разбор современной литературы по феромонам иксодидных клещей позволяет наметить определенные корреляции между

развитием того или иного типа феромонной системы и выработкой характерного для каждой группы клещей типа питания и оплодотворения. Феромонная система аргазид сочетается с типичными для этого семейства многократными копуляциями и обитанием в относительно замкнутом небольшом биотопе (нора). У клещей подсем. *Ixodinae* феромонная система также оптимально обеспечивает продолжение жизненного цикла в условиях выработки в ходе эволюции характерных для иксодид афатии самцов и копуляции вне хозяина. У амблиоммин выработалось длительное питание на хозяине, связанное с перестройкой многих систем в организме и связанное, в частности, с завершением спермато- и овогенеза лишь в процессе длительного кровососания; копуляция происходит на хозяине, копулируют исключительно сытые особи. В этих условиях выработка феромона голодными особями явилась нецелесообразной, а тесная связь ее с процессом питания оказалась биологически выгодной. Эволюция феромонной системы привела к появлению особых фовеальных желез (вероятно, новообразований), отсутствующих у клещей других групп.

#### Литература

- Балашов Ю. С., В. П. Иванов, А. М. Игнатьев. 1976. Тонкое строение и функция пальпального рецепторного органа иксодидных клещей (Acarina, Ixodoidea). — Зоол. журн., 55 (9) : 1308—1317.
- Балашов Ю. С., С. А. Леонович. 1976. Морфологические особенности органа Галлера иксодовых клещей трибы Amblyommatini (Acarina, Ixodoidea). — Энтом. обозр., 55 (4) : 946—952.
- Леонович С. А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). — Паразитология, 11 (4) : 340—347.
- Леонович С. А. 1978. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). — Энтом. обозр., 57 (1) : 221—226.
- Синицина Е. Е. 1974. Электрофизиологические реакции нейронов органа Галлера клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. на запахи. — Паразитология, 8 (3) : 223—226.
- Berger R. S. 1972. 2—6-dichlorophenol, sex pheromone in the Lone Star tick. — Science, 177 : 704—705.
- Berger R. S. 1974. Incorporation of  $^{36}\text{Cl}$  from  $\text{Na}^{36}\text{Cl}$  into 2—6-dichlorophenol in the Lone Star tick and Gulf Coast ticks. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 67 (6) : 961—964.
- Berger R. S., J. S. Dukes, Y. S. Chow. 1971. Demonstration of a sex pheromone in three species of hard ticks. — J. Med. Entomol., 8 (1) : 84—86.
- Chow Y. S., F. M. Lin, C. T. Peng. 1972. Isolation of lipid and sex pheromone of hard ticks. — Bull. Inst. Zool. Acad. Sinica, 11 : 1—8.
- Chow Y. S., C. B. Wang, L. C. Lin. 1975. Identification of a sex pheromone of the female brown dog tick, *Phipicephalus sanguineus*. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 68 : 485—488.
- Foelix R. F., R. C. Axtell. 1972. Ultrastructure of Haller's organ in the tick *Amblyomma americanum* (L.). — Z. Zellforsch., 124 : 275—292.
- Foelix R. F., I-Wu Chu-Wang. 1972. Fine structure analysis of palpal receptors in the tick *Amblyomma americanum* L. — Z. Zellforsch., 129 : 648—650.
- Gladney W. J. 1971. Mate-seeking by female *Amblyomma maculatum* (Acarina: Ixodidae) on a bovine. — Nature, Lond., 232 : 401—402.
- Gladney W. J., R. O. Drummond. 1970a. Mating behavior and reproduction of the Lone Star tick, *Amblyomma americanum*. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 63 : 1036—1039.
- Gladney W. J., R. O. Drummond. 1970b. Migration of male Lone Star ticks on the host in relation to mating. — J. Econ. Entomol., 63 : 1214—1216.
- Gladney W. J., R. R. Grabbe, S. E. Ernst, D. D. Oehler. 1974. The Gulf Coast tick: evidence of a pheromone produced by males. — J. Med. Entomol., 11 (3) : 303—306.
- Graf J. F. 1975. Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (Ixodidae). Cinquien note: mise en évidence d'une pheromone sexuelle chez *Ixodes ricinus*. — Acarologia, 17 : 436—441.
- Graf J. F. 1978. Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. (Ixodoidea: Ixodidae), 2 partie. — Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 51 : 241—253.
- Layton E. C., D. E. Sonenshine. 1975. Description of a gland, associated with the foveae dorsales in two species of Dermacentor ticks and its possible role in sex pheromone activity (Metastigmata, Ixodidae). — J. Med. Entomol., 12 (3) : 287—295.
- Leahy M. G., R. VandeHey, R. Galun. 1973. Assembly pheromone (s) in the soft tick *Argas persicus* (Oken.). — Nature (Lond.), 246 : 515—517.

- Leahy M. G., G. Karuhize, C. Mango, R. Galun. 1975a. An assembly pheromone and its perception in the tick *Ornithodoros moubata* (Murray) (Acari: Argasidae). — *J. Med. Entomol.*, 12 (3) : 284—287.
- Leahy M. G., S. Sternberg, C. Mango. 1975b. Lack of specificity in assembly pheromones of soft ticks (Acari: Argasidae). — *J. Med. Entomol.*, 12 (4) : 413—414.
- Leahy M. G., K. S. Booth. 1976. Perception of a sex pheromone, 2—6-dichlorophenol, in hard ticks. — *Tick Biology* : 88—94.
- Leahy M. G., R. Galun, R. E. Purnell, R. C. Payne. 1976. Attraction of male *Rhipicephalus appendiculatus* ticks to females in relation to feeding. — *Vet. Parasitol. (Netherlands)*, 1 : 249—256.
- Rechav Y. 1978a. Lack of daily rhythm in the release of assembly pheromones by the tick *Amblyomma hebraeum* (Koch.). — *Experientia*, 34 (7) : 478—479.
- Rechav Y. 1978b. Specificity in assembly pheromones of the tick *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae). — *J. Med. Entomol.*, 15 (1) : 81—83.
- Rechav Y., H. Parolis, G. B. Whitehead, M. M. Knight. 1977a. Evidence for an assembly pheromone, produced by males of the Bont tick, *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae). — *J. Med. Entomol.*, 14 (1) : 71—78.
- Rechav Y., S. Terry, M. Knight, R. H. M. Cross. 1977b. Chemoreceptor organs used in detection of pheromone(s) of the tick *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae). — *J. Med. Entomol.*, 14 (4) : 395—400.
- Rechav Y., G. B. Whitehead. 1978. Field trials with pheromone-acaricide mixtures for control of *Amblyomma hebraeum*. — *J. Econ. Entomol.*, 71 (1) : 149—151.
- Rechav Y., G. B. Whitehead, M. M. Knight. 1976. Aggregation response of nymphs to pheromone(s) produced by males of the tick *Amblyomma hebraeum* Koch. — *Nature (Lond.)*, 259 : 563—564.
- Sonenshine D. E., R. M. Silverstein, E. C. Layton, P. J. Homsher. 1974. Evidence for the existence of a sex pheromone in 2 species of ixodid ticks (Metastigmata: Ixodidae). — *J. Med. Entomol.*, 11 (3) : 307—315.
- Sonenshine D. E., R. M. Silverstein, E. C. Plummer, R. J. West, (Bro.) T. McCulloch. 1976. 2—6-dichlorophenol, the sex pheromone of the Rocky Mountain wood tick, *Dermacentor andersoni* Stiles, and the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say). — *J. Chem. Ecol.*, 2 (2) : 201—209.
- Sonenshine D. E., R. M. Silverstein, L. A. Collins, M. Saunders, C. Flynt, P. J. Homsher. 1977. Foveal glands, source of sex pheromone production in the ixodid tick *Dermacentor andersoni* Stiles. — *J. Chem. Ecol.*, 3 (6) : 695—706.
- Vernick S. H., S. Thompson, D. E. Sonenshine, L. A. Collins, M. Saunders, P. J. Homsher. 1978. Ultrastructure of the foveal glands of the ticks, *Dermacentor andersoni* Stiles and *D. variabilis* (Say). — *J. Parasitol.*, 60 (3) : 515—523.
- Wood W. F., M. G. Leahy, R. Galun, G. D. Prestwich, J. Meinwald, R. E. Purnell, R. C. Payne. 1975. Phenols as pheromones of ixodid ticks: a general phenomenon? — *J. Chem. Ecol.*, 1 (4) : 501—509.

---

## PHEROMONES OF TICKS (IXODOIDEA)

S. A. Leonovich

### SUMMARY

A short critical review of modern literature on tick's pheromones is given. Correlation between the type of pheromone system and biological features of the main systematic groups of ticks is proposed.

---