

Н. И. Алфеев

ОБ ИЗМЕНЯЕМОСТИ МЕТАМОРФОЗА У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ

Все иксодовые клещи разделяются по числу хозяев в ходе метаморфоза на однохозяиных, двуххозяиных и треххозяиных (Nuttall a. Warburton, 1911). Первые из этих клещей проходят метаморфоз, начиная от голодной личинки, на одном и том же животном, дважды на нем линяя и отпадая лишь в фазе упитанной самки. Вторые, нападая на хозяина в фазе голодной личинки, линяют, однако, на нем лишь один раз и отпадают в фазе упитанной нимфы. Перелиняв в имагинальную фазу вне животного, клещ вновь нападает уже на второго хозяина, на котором и достигает фазы упитанной самки. Третьи имеют трех последовательно сменяемых хозяев, отпадая на землю в фазах упитанных личинок, нимфальной и имагинальной.

В дальнейшем работами ряда авторов понятия об указанных категориях клещей постепенно уточнялись и углублялись. Было установлено, что у некоторых видов потомство от одной и той же самки, будучи помещено на разных видах хозяев, проходит свое развитие по разным типам.

Так, экспериментируя с личинками *Hyalomma* sp. (по прежней терминологии *H. aegyptium* L.), Кнут, Бет и Шульце наблюдали, что эти клещи при кормлении на овцах имели в ходе метаморфоза трех хозяев, а при кормлении на лошадях меняли питающее животное только один раз. Указывая на эти данные и сопоставляя их с тем фактом, что при питании на ежах некоторые представители рода *Hyalomma* часто имеют двух хозяев, Е. Н. Павловский писал, что вопрос о хозяйности у этих клещей нуждается в дальнейшей разработке (1928).

Далее было установлено, что некоторые виды иксодовых клещей могут, питаясь на одном и том же животном, развиваться по всем трем типам метаморфоза одновременно. Так, М. В. Поспелова-Штрот (1935) указывает, что при питании личинок *Hyalomma yakimovi* Olen. (по современной терминологии *H. dromedarii* Koch) на суслике — *Citellus pygmaeus* Pall. и полевке — *Microtus arvalis* Pall., все клещи этого вида отпадали в напившейся личиночной фазе; на еже наблюдались параллельно все три типа развития.

А. В. Богородицкий и З. М. Бернадская (1938), З. М. Бернадская (1938, 1939), работая с *H. asiaticum* P. Sch. et E. Sch. и *H. anatolicum anatolicum* Koch (по прежней терминологии *H. savignyi* Gerv.), а также Г. В. Сердюкова — с *H. anatolicum anatolicum* Koch (1946), также отмечают разное течение метаморфоза у этих представителей *Hyalomma* при питании на кролике и на телятах.

В наших опытах число нимф *H. dromedarii* Koch, перелинявших в имагинальную фазу на кролике, было очень незначительным. Так, при корм-

лении клещей 22 II было получено 260 личинок, 105 голодных нимф, 92 отпавших упитанных нимфы и только 2 самца и 6 самок *H. dromedarii* Koch.

В последующих 7 опытах, проведенных в осенне-зимний период 1945—1946 г., получено 1896 личинок, 1214 нимф и 61 клещ *H. dromedarii* Koch. Следует выделить один опыт, проведенный 21 IX 1945 на кролике, уже использованном для кормления клещей и имеющем очень грубую на опытном участке поверхность кожи, болезненно раздраженную и местами покрытую коркой некротических тканей. Результаты этого опыта: отпало личинок 95, нимф 413 и клещей 92; процент клещей, дважды линяющих на животном, увеличился.

При снятии нимф *H. dromedarii* Koch с верблюдов мы наблюдали иные соотношения: из 106 вполне упитанных нимф, собранных весной (III) в Самарканде, неподвижных, т. е. линяющих на животном, было 54.7%.

Таким образом, подтверждается зависимость процента особей, проходящих свой метаморфоз по тому или иному типу, не только от вида животного, на котором клещи питаются, но даже от состояния его кожи.

Экспериментами с *Hyalomma dromedarii* Koch на кроликах и телятах был получен двуххозяинный и треххозяинный метаморфоз (Delpey a. Goucheu, 1937). Авторы считают, что двуххозяинный способ развития на кролике является следствием влияния неблагоприятных условий лабораторного опыта на развитие молодой нимфы, и потому относят *H. dromedarii* Koch к треххозяинным клещам.

Однако тот факт, что этот вид развивался одновременно по всем трем типам метаморфоза не только на кроликах, но и на ежах, а также обнаружение на верблюдах значительного процента линяющих на хозяине упитанных нимф, подтверждает другое: зависимость типа развития от видовой принадлежности хозяина.

Влияние последней на тип метаморфоза иксодовых клещей сказывается не только в процессе индивидуального их развития, но сказывалось и в прошлом — при формировании биологических групп клещей. В частности отмечается, что переход к однохозяинности у трибы *Margoripini*, наряду с климатическими условиями, связан и с наличием определенного состава хозяев (Померанцев, 1948). Поскольку эта наша работа посвящена вопросу об адаптивной сущности указанных изменений, следует, не останавливаясь далее на изложении приведенных материалов, возвратиться к дальнейшему описанию наших наблюдений над развитием клещей на хозяине. Последними внутри нутталевских типов метаморфоза установлена разница в поведении голодных клещей во время их линек на животном. Это дает дополнительный ответ на вопрос о подлинной хозяйности отдельных видов и, в частности, представителей рода *Hyalomma*.

Методика опытов была следующей. С участка спинки кролика удалялась шерсть, на обнаженную поверхность кожи наклеивался колпачок из тонкой материи и внутрь образовавшегося мешочка, дном которого являлась кожа животного, сажались голодные личинки. Затем садок завязывался, и сверху, чтобы избежать сдирания кроликом, надевалась особая рубашка. По мере хода опыта, садки ежедневно вскрывались и над клещами велись регулярные наблюдения.

При кормлении *Boophilus calcaratus* Vir. на кролике удалось наблюдать, что клещи, перелиняв на животном, вновь присасываются в месте питания предыдущей фазы: при этом хитиновый покров исходной фазы метаморфоза расположен как бы в виде розетки вокруг перелинявшей

особи. Таков процесс линьки упитанной личинки на нимфу и упитанной нимфы на самку. Исключением являются лишь самцы *B. calcaratus* Bir., которые сразу после линьки начинают двигаться по поверхности тела животного в поисках присосавшихся самок.

Продолжая в 1944—1945 гг. на том же хозяине и по той же методике кормление личинок *Hyalomma dromedarii* Koch, автор встретил иной характер линек клещей на животном. Все голодные нимфы этого вида, в отличие от *Boophilus*, покидали место своего личиночного питания, двигались по поверхности тела животного и присасывались уже в другом месте. Таким образом, на основании этой разницы можно установить два типа линек иксодовых клещей при прохождении ими метаморфоза на хозяине.¹

При ежедневном удалении с кролика нимфы *H. dromedarii* Koch не присасывались; присасывания наблюдались лишь при двухдневном перерыве между осмотрами. Повидимому, продолжительность периода свободного движения голодной нимфы в массе не менее суток.

Часть нимф *H. dromedarii* Koch, перелинявших из личинок как на хозяине, так и вне его, линяет на половозрелую фазу также на животном, причем упитанная нимфа, подобно личинке, теряет подвижность, будучи прикрепленной к коже. При линьке в имагинальную фазу шкурка лопается по заднебоковой линии и между двумя раскрывшимися створками обнаруживается вполне сформировавшийся клещ.

Однажды удалось наблюдать только что вышедшую на кролике самку *H. dromedarii* Koch между створками нимфальной шкурки. При пробе пинцетом она оказалась неприсосавшейся, с еще неокрепшим capitulum. В других случаях наблюдались уже покинутые взрослыми клещами нимфальные шкурки и неприсосавшиеся самки и самцы, сидящие день или два на поверхности тела, недалеко от места бывшего питания нимфы. Затем клещи начинают искать новую точку для присасывания и фиксируются в новых местах; прикрепление наблюдалось через 2—3 суток. Таким образом, не только самец, но и самка имеет после линьки, в противоположность *Boophilus*, период свободного движения по телу животного.

Покидание нимфой и самкой *H. dromedarii* Koch, при линьках на хозяине, мест питания предыдущей фазы и свободное движение их, в отличие от *Boophilus*, по поверхности тела животного, приближает одноклассный и двуххозяинный типы метаморфоза этого вида к треххозяинному. Здесь не только вероятен, но и неизбежен переход голодных клещей в большем или меньшем количестве с одного животного на другое. Автор склонен рассматривать эти циклы *H. dromedarii* Koch не как однородные, подобные *Boophilus calcaratus* Bir. или *Ixodes ricinus* L., но как различные по числу хозяев, переходные формы развития.

Рассматривая циклы развития других иксодовых клещей, можно найти добавочные звенья намечающегося эволюционного ряда.

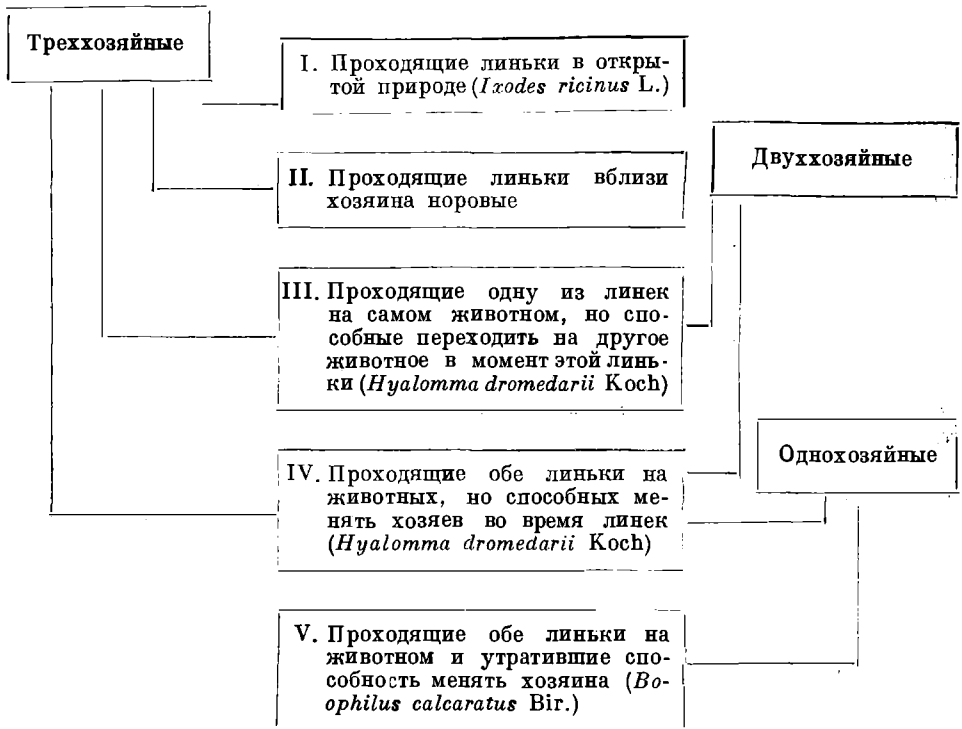
При кормлении личинок треххозяинного клеща *Dermacentor pictus* Herm. на ежах, наряду с отпаданием упитанных личинок, имело место много случаев отпадания упитанных нимф этого вида. Оказалось, что упитанные личинки заползали в щели клетки, где линяли в нимфальную фазу и вновь нападали на ежа. То же, но в большей степени, наблюдается и у некоторых представителей рода *Hyalomma*, способных в хлеве проходить полный метаморфоз и, вероятно, у норовых клещей. Все эти

¹ Кроме того, известен наиболее широко распространенный, третий по счету, тип линек иксодовых клещей — в открытой природе, как, например, у *Ixodes ricinus* L.

материалы дали нам возможность на примере некоторых видов составить пока, может быть, неполную схему эволюционной смены форм развития клещей семейства *Ixodidae*.

В этой схеме намечаются следующие, возникшие в ходе эволюции биологические группы клещей: а) проходящие линьки в открытой природе, как *Ixodes ricinus* L. (имеет трех хозяев); б) проходящие линьки вблизи хозяина, как некоторые норовые, при известных условиях *Dermatoseator pictus* Herm. (также имеет трех хозяев); в) приобретшие способность проходить одну или даже две линьки на самом хозяине, но не утратившие способности в момент этих линек переходить на другое животное, как *Hyalomma dromedarii* Koch (при одной линьке на животном может иметь трех или двух хозяев, при двух линьках на животном может иметь трех хозяев, двух или одного); г) проходящие обе линьки на животном, но уже утратившие способность менять животное при метаморфозе, как *Boophilus calcaratus* Bir. (имеет только одного хозяина) (см. схему).

Эволюционная схема форм развития у иксодовых клещей



Целесообразно просмотреть характер метаморфоза и у других иксодовых клещей, проходящих линьки на животном, как некоторые представители рода *Hyalomma* или *Rhipicephalus bursa* Can. et Fanz., так как отсутствие или наличие периода свободного движения по телу хозяина в момент линек, помимо биологического интереса, уточняет понятие об эпидемиологическом потенциале клещей.

Отмечая принципиальную разницу в ходе метаморфоза представителей двух родов *Boophilus* и *Hyalomma*, можно предполагать, что и харак-

тер метаморфоза единственного однохозяйного представителя рода *Hyalomma* — *H. scupense* P. Sch. существенным образом отличается от *Boophilus*. Эту разницу можно усмотреть прежде всего в поведении при линьках на хозяине; возможность перехода на другое животное в момент линек не только у самцов, но и у самок, отмечается целым рядом авторов (Марков, Абрамов, Дзасохов, 1940; Галузо, 1947; Курчатова, 1939).

По наблюдению автора в 1950 г. над питанием и метаморфозом 169 клещей *H. scupense* P. Sch. из Крыма, миграция по поверхности тела кролика наблюдалась при ежедневных просмотрах у 13 голодных нимф; из 90 клещей, оставленных на кролике, к началу линек в имагинальную фазу миграция наблюдалась у 45 самцов и 18 самок. Остальные клещи присасывались между осмотрами, т. е. менее, чем в суточный срок. Из числа последних было прослежено 16 случаев присасывания нимф в новых местах, где заведомо не было питания личинок.

Таким образом, хотя период свободного движения у *H. scupense* P. Sch. короче, чем у *H. dromedarii* Koch, все же он существует.

Далее разница заключается и в наличии у *H. scupense* P. Sch. длительного, годового цикла развития с диапаузой в стадиях голодной личинки и нимфы (Галузо, 1946 и 1947), тогда как для типичного однохозяйного вида *Boophilus calcaratus* Bir. свойствен короткий цикл и отсутствие диапаузы.

Последнее вполне понятно, поскольку переход к однохозяйности, сам по себе являющийся адаптацией к определенным условиям среды, связан с ускорением жизненного цикла и увеличением числа поколений, а не с замедлением развития (Алфеев, 1935, 1948). Отсюда и наличие диапаузы, направленной к удлинению развития, еще более отдаляет *H. scupense* P. Sch. от типичных однохозяйных клещей.

Все это позволяет отнести и *H. scupense* P. Sch., подобно *H. dromedarii* Koch, к видам, обладающим промежуточной переходной формой развития.

Выводы

1. Сравнительными наблюдениями над метаморфозом *Hyalomma dromedarii* Koch и *Boophilus calcaratus* Bir. на кролике установлены два типа линек иксодовых клещей на хозяине: с периодом свободного движения перелинявших голодных клещей по телу животного и без такого периода.

2. При первом типе линек, свойственном, например, *Hyalomma dromedarii* Koch, даже при двукратных линьках на животном, клещ может дважды менять источник питания, что неосуществимо при втором типе линек, который свойствен *Boophilus*.

3. Вследствие этого следует рассматривать *Hyalomma dromedarii* Koch как вид, обладающий переходной формой развития тем более, что он может развиваться и как треххозяйный клещ, дважды отпадая в ходе метаморфоза при линьках в нимфальную и имагинальную фазы, и как двуххозяйный, в зависимости от вида хозяина. Так, на кролике и еже потомство от одной самки *H. dromedarii* Koch развивается одновременно по всем трем типам метаморфоза.

4. Согласно литературным данным, относимый к однохозяйным клещам *H. scupense* P. Sch., подобно *H. dromedarii* Koch, может в момент линек переходить с одного животного на другое в виде голодных клещей, не только самцов, но и самок. Наблюдениями автора в лаборатории подобное явление установлено и для нимф *H. scupense* P. Sch. Этим подчеркивается принципиальное отличие биологии *H. scupense*

P. Sch. от *Boophilus calcaratus* Bir., что позволяет отнести первый из них к видам с переходным типом развития.

5. В пользу последнего говорит наличие у *Hyalomma scupense* P. Sch. диапаузы, т. е. приспособления, отсутствующего у типичных однохозяиновых форм и направленного к удлинению жизненного цикла.

ЛИТЕРАТУРА

- А л ф е е в Н. И. 1935. Биология и экология клещей *Dermacentor silvarum* Olf. в условиях Кустанайского района. [Сборн.] «Вредители сельскохозяйственных животных». Изд. АН СССР : 65—87. — А л ф е е в Н. И. 1948. О диапаузе у иксодовых клещей. Тр. Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова, XLIV : 50—60. — Б е р н а д с к а я З. М. 1938. Изучение биологии клещей *Hyalomma* в условиях песчаной пустыни. Тр. Узб. н.-иссл. вет. оп. ст. Наркомзема УзССР, X : 18—35. — Б е р н а д с к а я З. М. 1939. Биология клеща *Hyalomma savignyi* Gerv. Тр. Узб. н.-иссл. вет. оп. ст. Наркомзема УзССР, XI : 15—27. — Б о г о р о д и д к и й А. В. и Б е р н а д с к а я З. М. 1938. Новые переносчики тейлериоза крупного рогатого скота и борьба с ними. Тр. Узб. н.-иссл. вет. оп. ст. Наркомзема УзССР, X : 3—17. — Г а л у з о И. Г. 1946, 1947. Кровососущие клещи Казахстана, Изд. АН КазССР, I, 4, 1946 : 1—145; II, 1947 : 1—282. — К у р ч а т о в В. И. 1939. Биология переносчиков тейлериоза лошадей — клещей *Hyalomma* в условиях г. Баку. Сов. ветеринария, 10/11 : 60—65. — М а р к о в А. А., А б р а м о в И. В., Д з а с о х о в Г. С. 1940. К биологии клеща *Hyalomma volgensense*. Тр. Всес. Инст. эксп. ветерин., XV : 122—125. — П а в л о в с к и й Е. Н. 1928. Наставление к собиранию и исследованию клещей (Ixodoidea). Изд. Акад. Наук СССР : 1—104. — П о м е р а н ц е в Б. И. 1948. Основные направления эволюции Ixodoidea (Acarina). Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, X : 5—19. — П о с п е л о в а - Ш т р о м М. В. 1935. Биологические наблюдения над клещами *Hyalomma yakimovi* Olen. в лабораторных условиях. [Сборн.] Вредители животноводства. Изд. АН СССР : 195—234. — С е р д ю к о в а Г. В. 1946. О цикле развития клеща *Hyalomma anatolicum anatolicum* Koch. Изв. АН СССР, биол., 2—3 : 199—202. — D e l p y L. et G o u c h e y E. 1937. Biologie de *Hyalomma dromedarii* Koch. Ann. Parasitologie hum. comp., XV, 6 : 487—499. — N u t t a l l G. a. W a r b u r t o n C. 1911. Ticks. A monograph of the Ixodidae. Part II. The Ixodidae. Cambridge : 1—244.

Кафедра общей биологии и паразитологии
им. акад. Е. Н. Павловского
Военно-медицинской академии
им. С. М. Кирова,
Ленинград