

Ю. С. Балашов

**ГОНОТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ
(ACARINA, IXODIDAE)**

[J. S. BALASHOV. GONOTROPHICAL RELATIONS IN THE IXODID TICKS (ACARINA IXODIDAE)]

Проблема гонотрофических отношений у иксодовых клещей представляет несомненный теоретический и практический интерес. За последнее время благодаря работам Беклемишева и его сотрудников изучены гонотрофические отношения у ряда кровососущих членистоногих. В них, в частности, развиты представления о гонотрофической гармонии и гонотрофическом цикле как об одной из характерных особенностей периодически нападающих кровососов (Беклемишев, 1942, 1945, 1954).

Для клещей сем. *Ixodidae* аналогичные исследования пока отсутствуют.

Изучение факторов, определяющих их яйцевую продуктивность, ограничивалось в основном учетом влияния внешних условий на насосавшихся самок (Галузо, 1947; Хейсин и Лебешева, 1955). В некоторых исследованиях приводятся данные о зависимости числа отложенных яиц от количества принятой крови, правда, довольно отрывочные (Поспелова-Штром, 1935; Oswald, 1939). Ряд авторов (Благовещенский, 1937; Алфеев, 1939; Хейсин и Лебешева, 1955) отмечает заметную задержку в наступлении яйцекладки у насосавшихся самок. Наконец, некоторыми авторами при описании метаморфоза указывается количество яиц, откладываемых самками отдельных видов.

При изучении гонотрофических отношений у этой группы необходимо учитывать своеобразные особенности их питания — увеличение в весе в 100 и более раз и огромную яйцевую продуктивность при однократном кровососании. Это обеспечивается благодаря перевариванию крови и росту кутикулы в период питания на хозяине. Акт кровососания превратился у них в особую стадию развития, состоящую из трех хорошо очерченных этапов (Lees, 1952; Балашов, 1956). Сложность процесса кровососания сказывается здесь, в частности, во влиянии оплодотворения на его ход. В некоторых работах (Nuttall, 1915; Delpy et Gouchev, 1937; Schulze, 1942; Первомайский, 1954) отмечается остановка кровососания и длительное нахождение на хозяине в недососавшемся состоянии у неоплодотворенных самок.

В настоящей работе делается попытка выяснить связь между степенью насыщения и способностью к яйцекладке или к повторному присасыванию и продолжению питания. Особое внимание уделяется выяснению роли оплодотворения для процесса питания. В заключение проводится сопоставление гонотрофических отношений иксодовых клещей с таковыми у других кровососущих членистоногих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Влияние оплодотворения на степень насыщения и длительность прикрепления изучено в наших опытах у 5 видов разных родов: *Ixodes ricinus* L., *Haemaphysalis punctata* Can et Fanz., *Dermacentor pictus* Herm., *Rhipicephalus turanicus* B. Rom. и *Hyalomma plumbeum* Panz. Для выяснения связи между количеством поглощенной крови и способностью к яйцекладке или к повторному присасыванию использовались *Ixodes ricinus* L., *Dermacentor pictus* Herm., *Rhipicephalus turanicus* B. Rom., *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et Schl. и *Hyalomma anatolicum* Koch. Клещи кормились по общепринятой методике на спинке кроликов под наклейкой. Для получения заведомо неоплодотворенных самок насосавшиеся нимфы в дальнейшем воспитывались индивидуально.

При выяснении влияния оплодотворения на кровососание проведено три серии опытов: в первой серии неоплодотворенные самки помещались без самцов на кроликов, во второй — через 10 дней питания к ним подсаживались самцы того же вида, в третьей серии голодные самки до начала кормления месяц содержались в термостате при температуре 25° с насосавшимися самцами, а у *I. ricinus* с голодными. Через месяц они удалялись, а самки помещались на хозяйне. На одного кролика помещалось до 50 самок. В каждой серии опытов использовалось не менее 200 самок одного вида. Для контроля проводилось нормальное кормление самок той же партии вместе с самцами в аналогичных условиях. Для контроля изменений в весе ежедневно в каждой серии опытов удалялось по 10 самок каждого вида. Взвешивания проводились на микроаналитических весах с точностью до 0.1 мг. В одной из серий опытов к удаленным недососавшимся самкам *Rh. turanicus* и *H. plumbeum* были подсажены насосавшиеся самцы этих же видов. Затем были прослежены яйцекладка и состав потомства. В ряде опытов вместе с неоплодотворенными самками помещались самцы другого вида.

Для выяснения способности к повторному присасыванию или яйцекладке ежедневно с первого дня питания и до его окончания снималось по 20 недососавшихся самок. При удалении особое внимание обращалось на целостность ротового аппарата. Всего в этих опытах бралось до 400 самок и 400 самцов каждого вида. После взвешивания 10 самок помещались под наклейку для продолжения питания, а у оставшихся 10 выяснялась способность к яйцекладке. Они поодиночке размещались в стеклянных трубках с полосками гофрированной фильтровальной бумаги внутри. Концы последних были затянуты мельничным газом. Эти трубки помещались в эксикаторы с относительной влажностью в 75% для *Rh. turanicus*, *H. asiaticum* и *H. anatolicum*, в 92% для *D. pictus* и в 100% для *I. ricinus*. Указанные относительные влажности поддерживались насыщенными растворами NaCl, KNO₃ и дистиллированной водой. Эксикаторы находились в термостате при температуре 25°. Количество отложенных яиц для удобства сравнения пересчитывалось на 1 мг веса клеща.

Параллельно со взвешиваниями, проводились регулярные вскрытия недососавшихся самок в момент удаления и перед началом яйцекладки. Из отпрепарированной половой системы изготавливались постоянные препараты по методу Павловского. Для фиксации применялась жидкость Карнуа, а для окраски — квасцовый кармин.

ВЛИЯНИЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ НА КРОВОСОСАНИЕ

Наши наблюдения над питанием неоплодотворенных самок *I. ricinus*, *H. punctata*, *D. pictus*, *Rh. turanicus* и *H. plumbeum* подтверждают факт резкого торможения кровососания при отсутствии самцов. Результаты опытов сведены в табл. 1 (стр. 228). Весовые показатели в этой таблице являются средними от взвешивания 10 самок для каждого измерения.

Влияние оплодотворения сказывается как в значительном удлинении сроков питания, так и в неполном насыщении. Из таблицы видно, что ни для одного из изученных видов не отмечено нормального питания неоплодотворенных самок. Приводимые в таблице сроки в 20 суток не являются предельными. Отдельные недососавшиеся клещи оставались на кролике до 1—2 месяцев и часто погибали в прикрепленном состоянии. Нормальные же сроки питания для этих видов составляют в контроле всего 7—9 суток. Несмотря на столь необычную длительность прикрепления, ни одна из самок не достигала нормальной степени насыщения. Даже наиболее упитанные неоплодотворенные самки всегда весили меньше, чем нормально оплодотворенные по окончании питания.

Первые 3—4 дня кровососание у них протекает нормально и они не отличаются от контрольной группы. Правда, следует отметить, что в ряде случаев, за исключением *I. ricinus*, при отсутствии самцов самки

менее охотно прикрепляются к хозяину. По достижении определенной степени насыщения питание их резко замедляется, а у многих полностью приостанавливается. Этот переломный момент наступает обычно на 4—6-е сутки кровососания по достижении веса в 40—60 мг. Наоборот, у оплодотворенных самок в этот период обычно начинается быстрое увеличение в весе, и они отпадают через 1—2 дня.

Неоплодотворенные самки при отсутствии самцов остаются в подобном недососавшемся состоянии неделями. При этом у *I. ricinus* и *H. plumbeum* вес почти не изменяется, а иногда даже уменьшается за счет потери воды и переваривания части поглощенной крови. У *Rh. turanicus* в отдельных случаях самки все же продолжают поглощать кровь и отпадают в сильно недососавшемся состоянии. Напротив, самки *D. pictus* и *H. punctata* продолжают кровососание, хотя и значительно медленнее обычного. Вес их на 10—14-й день питания достигает соответственно 200—250 или 90—100 мг. Это составляет примерно половину нормального веса. На этом их питание прекращается и наступает сильно растянутый период отпадения.

Описанные различия между изученными видами, возможно, связаны с различной способностью к откладке партеногенетических яиц. Хотя партеногенез встречается среди иксодовых клещей лишь в исключительных случаях, определенная потенциальная способность к нему существует у ряда видов (Первомайский, 1954). *H. punctata* и *D. pictus*, по нашим наблюдениям, обычно довольно легко откладывали значительные количества партеногенетических яиц. *Rh. turanicus* занимал в этом отношении промежуточное положение. У *I. ricinus* и *H. plumbeum* откладка яиц происходила лишь в исключительных случаях, и они, как правило, были нежизнеспособными. Таким образом, вероятно, что чем лучше развита способность к партеногенезу у вида, тем чаще наблюдаются случаи отпадения недососавшихся неоплодотворенных самок.

Если к таким недососавшимся самкам поместить самцов того же вида, то через несколько дней происходит нормальное насыщение и отпадение. *I. ricinus* в этом отношении несколько отличается от остальных видов. У него завершение кровососания наступает уже через 1—2 суток после посадки самцов. У самок *D. pictus* питание заканчивается на 3—4-е сутки, а у *H. punctata*, *Rh. turanicus* и *H. plumbeum* этот период может занимать 3—6 суток. Отмеченные различия легко объяснить, если учитывать момент наступления оплодотворения. Самцы *I. ricinus* способны к оплодотворению без предшествующего питания и спариваются сразу же после встречи с самками. У самцов других изученных родов способность к оплодотворению появляется лишь после питания, продолжающегося 2—5 суток. Характерно, что и у самок этих видов быстрое увеличение веса начинается лишь на 3—4-е сутки после подсадки к ним самцов. Перед этим всегда наблюдается спаривание самок с самцами. Подтверждением изложенному служит специальная серия опытов с *H. plumbeum*. К неоплодотворенным самкам этого вида подсаживались насосавшиеся самцы, способные к оплодотворению. В этих опытах насыщение самок заканчивалось через 1—3 суток.

Подсадка самцов близких видов также приводила во многих случаях к завершению питания неоплодотворенных самок. Многие самки *H. plumbeum* нормально питались в присутствии самцов *H. asiaticum*, самки *D. pictus* — в присутствии самцов *D. marginatus*. Видно здесь, как и в опытах Первомайского (1954), происходило скрещивание разных видов иксодовых клещей.

В последней серии опытов была выяснена способность к оплодотворению голодных и недососавшихся, удаленных с хозяина самок. Самки *I. ricinis* (табл. 1), до этого месяц находившиеся с самцами, питались совершенно нормально. У голодных клещей этого вида мы неоднократно

Таблица 1

Влияние оплодотворения на кровососание у самок иксодовых клещей (в среднем по 10 клещей для каждого измерения)

Продолжи- тельность прикреп- ления	Вес в (мг)					Вес в (мг)					Вес в (мг)					Вес в (мг)				
	Самки с момента прикрепле- ния вместе с самцами					Самки без самцов					Самцы подсажены на 10-е сутки прикрепления					Голодные самки с самцами, а с начала питания без самцов				
	<i>Ixodes ricinus</i>	<i>Haemaphysalis punctata</i>	<i>Dermacentor pictus</i>	<i>Rhipicephalus turanicus</i>	<i>Hyalomma plumbeum</i>	<i>Ixodes ricinus</i>	<i>Haemaphysalis punctata</i>	<i>Dermacentor pictus</i>	<i>Rhipicephalus turanicus</i>	<i>Hyalomma plumbeum</i>	<i>Ixodes ricinus</i>	<i>Haemaphysalis punctata</i>	<i>Dermacentor pictus</i>	<i>Rhipicephalus turanicus</i>	<i>Hyalomma plumbeum</i>	<i>Ixodes ricinus</i>	<i>Haemaphysalis punctata</i>	<i>Dermacentor pictus</i>	<i>Rhipicephalus turanicus</i>	<i>Hyalomma plumbeum</i>
Голодные .	2.1	3.0	7.9	3.4	14.0	2.0	3.0	8.3	3.4	15.2	2.0	3.0	8.2	3.3	16.0	2.0	3.1	7.6	3.2	14.8
1 сутки	3.0	2.8	8.1	3.2	14.1	2.8	2.9	10.2	3.3	16.0	2.9	3.1	11.6	3.6	16.1	2.9	2.7	8.6	3.0	14.3
2 »	5.2	3.0	11.0	3.5	18.0	4.6	3.6	15.0	4.0	22.0	5.6	3.2	17.0	4.3	19.0	5.7	3.5	14.8	4.5	17.5
3 »	9.8	4.5	14.5	4.5	21.0	11.0	7.0	19.0	5.1	26.5	10.3	5.0	29.0	5.1	24.2	10.1	8.1	18.9	7.1	20.4
4 »	20.0	8.0	34.5	10.0	43.0	19.2	12.1	26.0	10.5	30.4	21.6	9.8	46.0	9.8	31.5	22.4	14.0	31.2	12.6	28.5
5 »	41.3	17.0	63.0	21.0	64.0	39.6	25.4	52.3	20.0	38.5	43.5	20.1	68.0	20.5	37.0	40.5	27.5	48.5	22.0	36.2
6 »	64.6	35.0	97.0	39.0	110.0	49.2	51.4	62.8	37.0	39.0	60.0	47.0	94.0	29.0	34.6	78.6	49.1	57.9	30.5	39.4
7 »	247.6	61.0	530.0	58.0	222.0	56.7	81.0	74.0	45.0	37.6	49.4	76.0	89.0	34.0	36.0	272.1	63.6	78.8	38.9	28.5
8 »	—	270.0	—	242.0	1180.0	51.4	78.0	98.0	59.0	41.0	56.3	84.0	114.0	42.0	35.0	—	75.4	103.1	37.2	35.5
9 »	—	—	—	—	—	62.0	89.0	109.0	64.0	50.2	61.6	69.0	126.0	47.0	38.4	—	80.3	108.2	40.9	41.8
10 »	—	—	—	—	—	59.4	84.0	121.0	49.0	43.0	59.5	73.0	157.0	49.0	31.0	—	79.5	129.6	51.5	40.6
11 »	—	—	—	—	—	—	76.0	149.0	56.0	39.5	198.0	71.0	146.0	46.0	33.6	—	69.7	165.7	42.1	37.2
12 »	—	—	—	—	—	—	82.0	256.0	61.0	34.0	259.0	75.0	195.0	48.0	38.4	—	81.3	208.1	39.8	41.1
13 »	—	—	—	—	—	—	84.0	267.0	54.0	—	—	195.0	396.0	82.0	80.5	—	78.4	249.5	43.5	—
14 »	—	—	—	—	—	—	—	229.0	56.5	—	—	—	—	209.0	105.2	—	—	256.2	47.2	—
15 »	—	—	—	—	—	—	—	—	67.0	—	—	—	—	—	230.5	—	—	—	35.4	—
16 »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	780.0	—	—	—	—	—
20 »	—	—	—	—	—	52.5	89.6	245.0	62.0	36.8	—	—	—	—	—	—	82.8	235.1	29.8	27.5

наблюдали спаривание. В половых путях самок при вскрытиях часто удавалось обнаруживать сперматодозы, впервые описанные Павловским (1940, рис. 5). Наоборот, самки остальных видов, несмотря на месячное пребывание с насосавшимися самцами, были неспособны к полному насыщению. У них ни разу не наблюдалось и спаривания до начала питания. Видимо, их самки для приобретения способности к оплодотворению нуждаются в определенной степени насыщения. Недососавшиеся неоплодотворенные самки иксодовых клещей способны к спариванию и откладке в дальнейшем оплодотворенных яиц и после удаления с хозяина. В наших опытах оплодотворение происходило даже спустя 5—6 суток после удаления их с кролика.

Описанные особенности в питании и оплодотворении у иксодовых клещей несомненно являются приспособлением для нормальной встречи полов и оплодотворения у паразитов преимущественно бродячих животных. Шансы встречи полов вне организма хозяина у них ничтожны, и задержка неоплодотворенных недососавшихся самок в ожидании самцов — одна из своеобразнейших адаптаций к пастбищному типу паразитизма.

У многих представителей рода *Ixodes*, являющихся норвыми паразитами, мы имеем совершенно иную картину. Их самки способны к спариванию как в насосавшемся, так и в голодном состоянии (Schulze, 1942). К сожалению, пока еще нет данных о влиянии оплодотворения на кровососание у этих видов. *I. ricinus* занимает в этом отношении промежуточное положение. Самки этого вида еще сохранили способность к оплодотворению до питания, но у самцов уже в редких случаях наблюдаются попытки к кровососанию. Спаривание в природных условиях происходит уже преимущественно на хозяевах.

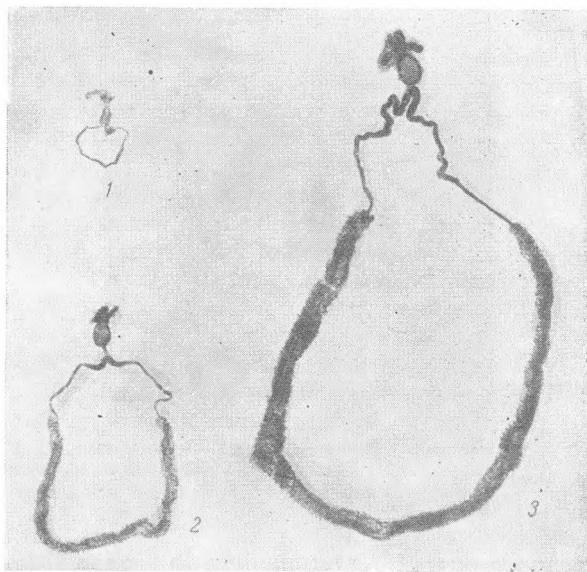


Рис. 1. Микрофотографии половой системы самок *Ixodes ricinus* L. разных степеней насыщения: 1 — голодной; 2 — 4 суток питания, вес 16 мг; 3 — насосавшейся перед отпадением, вес 165 мг. ($\times 7$).

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ В ПЕРИОД КРОВОСОСАНИЯ

Превращение первоначально непродолжительного акта питания в своеобразную стадию развития проявляется у иксодовых клещей, в частности в быстром росте яичников в этот период. Значительное увеличение половой системы у самок ряда видов иксодид с начала питания и до яйцекладки впервые отмечено в работах Павловского (1928, 1940). Не затрагивая в настоящем сообщении вопросов овогенеза, мы коротко остановимся на некоторых особенностях развития женских половых органов при кровососании.

С момента линьки и до начала питания в их половой системе не наблюдается заметных изменений. У голодного клеща размеры подковооб-

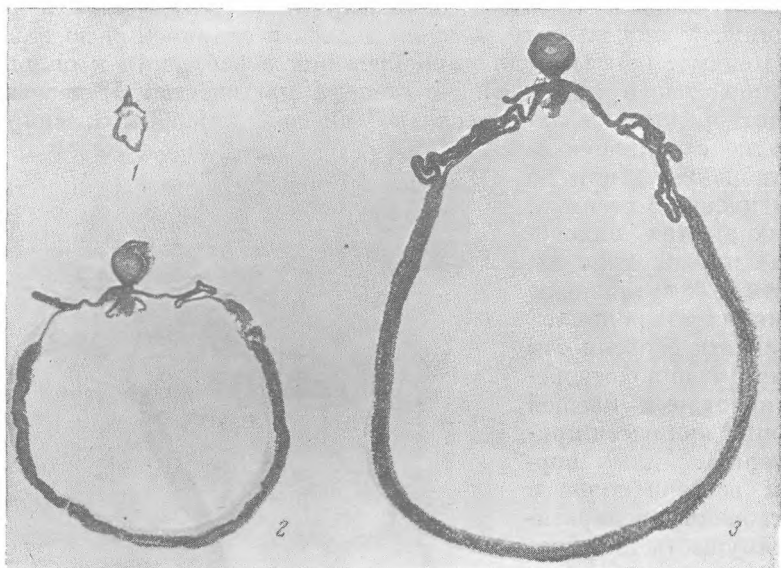


Рис. 2. Микрофотографии половой системы самок *Rhipicephalus turanicus* В. Ром. разных степеней насыщения: 1 — голодной; 2 — 5 суток питания, вес 32 мг; 3 — насосавшейся перед отпадением, вес 256 мг. ($\times 7$).

разного яичника лишь немногим больше комплекса выводных путей из матки, влагалища и сперматодозной сумки. Яйцеводы у них также сравнительно короткие (рис. 1, 1 и рис. 2, 1). С первых же часов кровососания

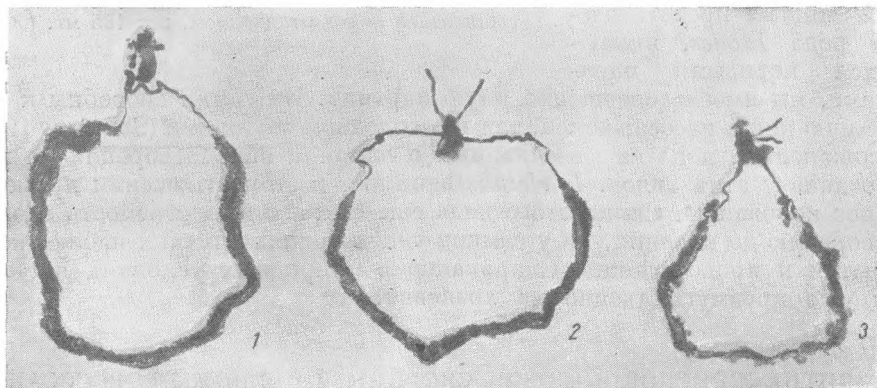


Рис. 3. Микрофотографии половой системы недососавшихся неоплодотворенных самок: 1 — *Ixodes ricinus* L. 14 суток прикрепления, вес 69 мг; 2 — *Rhipicephalus turanicus* В. Ром. 18 суток прикрепления, вес 23 мг; 3 — то же 20 суток прикрепления, через 2 месяца по удалении с хозяина, вес 33 мг. ($\times 7$).

начинается очень быстрый рост яичников и удлинение яйцеводов. У насосавшихся и готовых к отпадению самок *I. ricinus* (рис. 1, 3) и *Rh. turanicus* (рис. 2, 3) яичник удлиняется в 10—12 раз и сильно утолщается.

Яйцеводы в основном удлиняются, а диаметр их увеличивается значительно меньше. Почти не растут влагалище, матка и сперматодозная сумка. Столь быстрый рост половой системы обеспечивается непрерывным

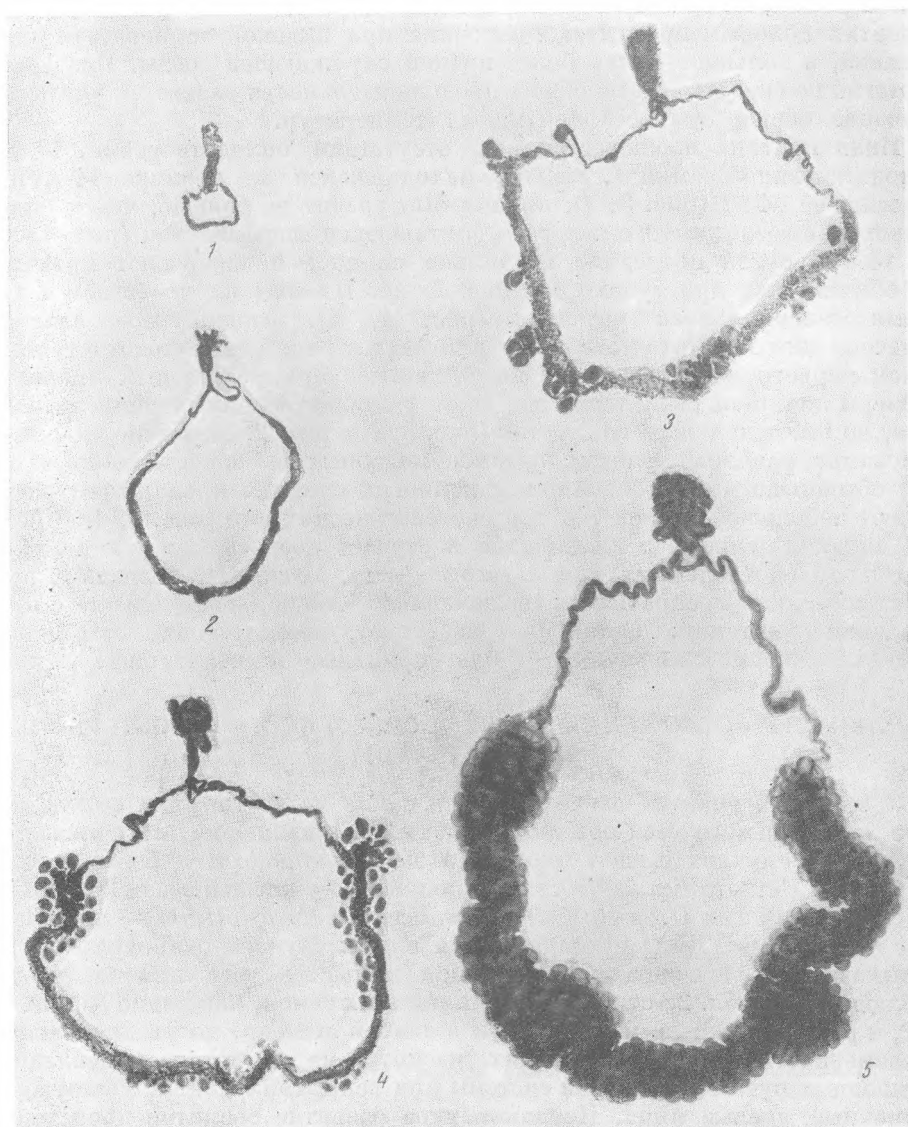


Рис. 4. Микрофотографии половой системы самок *Ixodes ricinus* L. через 15 суток после удаления с хозяина, весом: 1 — 4 мг; 2 — 21 мг; 3 — 32 мг; 4 — 63 мг; 5 — 235 мг.

перевариванием поступающей в кишечник крови. Другим благоприятным моментом служит нахождение клеща на коже теплокровного хозяина в условиях постоянной высокой температуры. В этой благоприятной обстановке процессы обмена веществ, обеспечивающие развитие гонады, протекают особенно интенсивно. Поэтому после отпадения клещу требуется всего несколько дней для наступления яйцекладки. Так, летом в условиях Таджикистана самки *Boophilus calcaratus* Bir. начинают

откладывать яйца спустя 1—2 суток после отпадения. У *Rh. turanicus* и *H. anatolicum* в тех же условиях яйцекладка наступала через 3—6 суток. За счет развития яичников при кровососании, видимо, можно объяснить и отмеченную рядом авторов задержку яйцекладки у недососавшихся самок. У них, по сравнению с нормальными, относительно меньшая часть развития половых продуктов проходила при высокой температуре тела хозяина, а бóльшая — при более низкой окружающей среды. Последнее не могло не сказаться и на общей продолжительности развития, учитывая значение общей суммы эффективных температур.

Иная картина наблюдается при отсутствии оплодотворения. У неоплодотворенной самки *I. ricinus*, находившейся на кролике 14 суток и весившей 64 мг (рис. 3, 1), яичник был развит не больше, чем у оплодотворенной самки того же веса, питавшейся всего 6 суток (рис. 1, 2). За 14—15 суток последние не только полностью завершают питание, но обычно уже приступают к яйцекладке. Яичник их достигает в это время максимального развития (рис. 4, 5). Аналогичное явление отмечено для *Rh. turanicus* и *H. plumbeum*. Так, у неоплодотворенных самок первого вида, несмотря на 18-дневное прикрепление к кролику, размеры яичников были такие же, как и у оплодотворенных самок того же веса, но питавшихся всего 5 суток (рис. 3, 2, и рис. 2, 2). После удаления с хозяина размеры половых органов подобных неоплодотворенных самок обычно не меняются. Лишь у немногих овоциты продолжают расти и дают небольшое количество партеногенетических яиц (рис. 3, 3). Число их, однако, меньше, а яйцекладка наступает позднее, чем у недососавшихся оплодотворенных самок того же веса. Видимо, у последних развитие яичников прекращается на начальных стадиях роста вместе с прекращением питания. Остановка наступает, несмотря на достаточные пищевые запасы в кишечнике и благоприятный температурный режим.

КОЛИЧЕСТВО ОТЛОЖЕННЫХ ЯИЦ И СПОСОБНОСТЬ К ПОВТОРНОМУ ПРИСАСЫВАНИЮ

У оплодотворенных недососавшихся самок по достижении определенного минимального веса обычно наблюдается яйцекладка, но количество яиц в этих случаях бывает много меньше нормального. У более мелких *I. ricinus* и *Rh. turanicus* яйцекладка начинается у клещей весом 20—30 мг, а у более крупных *D. pictus*, *H. anatolicum* и *H. asiaticum* — лишь при весе в 60—70 мг. Яйца откладываются в этих случаях одиночно и легко высыпают. У оплодотворенных самок меньшего веса яйцекладка не наблюдается (табл. 2, стр. 294). Яичники этих самок, как видно из рис. 4, 1, 2, и рис. 5, 1, тем не менее хотя и в слабой степени, но увеличиваются в размерах. В отдельных случаях, несмотря на отсутствие яйцекладки, в выводных путях их половой системы при вскрытиях можно обнаружить одиночные, зрелые яйца. Неравномерное развитие овоцитов происходит и у недососавшихся клещей, откладывающих яйца (рис. 4, 3, 4, и рис. 5, 2, 3). На тотальных препаратах половых органов в этих случаях наряду со зрелыми яйцами всегда встречаются овоциты на различных промежуточных ступенях развития. Чем больше вес клеща, тем обычно меньше количество подобных недоразвитых овоцитов.

Общее количество отложенных яиц обычно быстро возрастает по мере роста клеща на хозяине и увеличении массы поглощенной крови. Оно, однако, в значительной степени зависит также и от окружающей температуры и влажности. Учитывая последнее, в наших опытах особое внимание было обращено на создание оптимальных и стандартных условий для снятых клещей. Для выяснения зависимости между количеством поглощенной крови и яйцевой продуктивностью учет одного общего ко-

личества отложенных яиц оказался недостаточным. Для сравнения более удобно определять число яиц на 1 мг веса клеща. Оказалось, что при кровососании число отложенных яиц возрастает значительно быстрее, чем общий вес (табл. 3). Максимальная продуктивность на 1 мг бывает

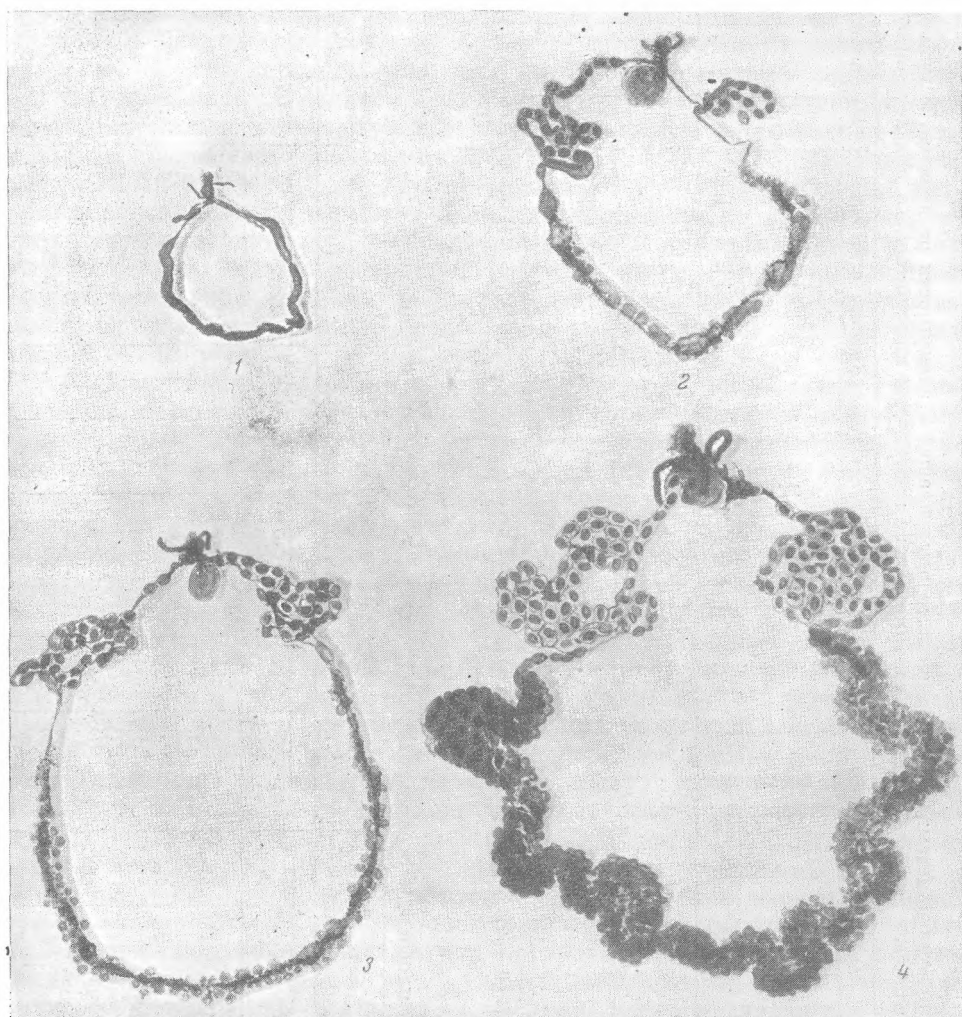


Рис. 5. Микрофотографии половой системы самок *Rhipicephalus turanicus* В. Ром. через 10 суток после удаления с хозяина, весом: 1 — 16 мг; 2 — 24 мг; 3 — 44 мг; 4 — 180 мг. ($\times 7$).

у полностью насосавшихся самок. У недососавшихся клещей она в несколько раз меньше и возрастает по мере насыщения.

Так, у нормально насосавшихся самок *I. ricinus*, весящих 204—298 мг, на 1 мг веса приходится 9 яиц, а у недососавшихся весом 29—47 мг — всего 3 яйца. У недососавшихся *Rh. turanicus*, при весе 19—26 мг, на 1 мг приходится 2 яйца, а у нормально упитанных — 16. У насосавшихся *H. asiaticum* яйцепродукция на 1 мг в 10 раз больше, чем у недососавшихся.

При сравнении продуктивности на 1 мг у разных видов следует учитывать, что у *I. ricinus* яйца значительно крупнее, чем у двух других

Таблица 2

Способность к яйцекладке или повторному присасыванию у самок иксодовых клещей в зависимости от количества принятой крови (вес в мг, знак плюс обозначает наличие, знак минус — отсутствие яйцекладки или повторного присасывания)

Продолжительность прикрепления	<i>Ixodes ricinus</i>			<i>Dermacentor pictus</i>			<i>Rhipicephalus turanicus</i>			<i>Hyalomma asiaticum</i>			<i>Hyalomma anatolicum</i>		
	вес	повторное присасывание	яйцекладка	вес	повторное присасывание	яйцекладка	вес	повторное присасывание	яйцекладка	вес	повторное присасывание	яйцекладка	вес	повторное присасывание	яйцекладка
1 сутки . .	2.5—3.5	+	—	6.5—10	+	—	2.5—3.5	+	—	10—17	+	—	6.5—9	+	—
2 »	4—6	+	—	9—13	+	—	3—4	+	—	12—23	+	—	8—10	+	—
3 »	8—11	+	—	14—20	+	—	4—6	+	—	17—32	+	—	11—17	+	—
4 »	15—21	+	—	25—40	+	—	7—12	+	—	25—39	+	—	15—30	+	—
5 »	23—50	+	+	41—64	+	—	14—25	+	—	40—76	+	—	32—45	+	—
6 »	62—91	—	+	73—122	+	+	31—47	+	+	81—119	+	+	45—70	+	+
7 »	98—156	—	+	125—300	—	+	40—72	+	+	120—206	+	+	73—104	+	+
8 »	—	—	—	210—406	—	+	75—110	—	+	310—507	—	+	109—301	—	+
9 »	—	—	—	—	—	—	150—346	—	+	600—1700	—	+	305—650	—	+

Таблица 3

Зависимость плодовитости самок иксодовых клещей от количества поглощенной крови

Продолжительность прикрепления	<i>Ixodes ricinus</i>					<i>Rhipicephalus turanicus</i>					<i>Hyalomma asiaticum</i>				
	вес (в мг)		количество яиц			вес (в мг)		количество яиц			вес (в мг)		количество яиц		
	от—до	ср.	от—до	ср.	на 1 мг	от—до	ср.	от—до	ср.	на 1 мг	от—до	ср.	от—до	ср.	на 1 мг
5.0 суток . .	29—47	36	112—156	119	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5.5 » . .	50—70	62	190—234	207	3	19—26	22	6—118	39	2	—	—	—	—	—
6.0 » . .	81—102	89	380—475	428	5	31—40	36	267—365	298	9	109—136	123	69—214	127	1
6.5 » . .	107—184	135	768—1103	897	7	42—50	44	382—536	447	10	161—197	187	1017—1425	1200	6.4
7.0 » . .	204—298	257	1370—2695	2344	9	51—70	61	564—1018	719	12	209—270	242	1362—2114	1742	7.2
7.5 » . .	—	—	—	—	—	71—100	82	1067—1207	1121	14	298—361	321	2237—3416	2914	9.1
8.0 » . .	—	—	—	—	—	101—202	178	2111—2954	2520	14	389—680	568	4156—6259	5396	9.5
8.5 » . .	—	—	—	—	—	207—304	262	3129—4205	4185	16	863—997	922	7315—9735	8928	9.7
9.0 » . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1300—1986	1711	12253—21204	17486	10.2

видов. Поэтому абсолютные цифры не столь показательны, а важнее их соотношения.

Столь резкие различия в яйцепродукции на единицу веса, видимо, связаны с особенностями роста овоцитов. Как уже было отмечено, у недососавшихся самок из приступивших к развитию яйцеклеток лишь часть может нормально развиваться и дать зрелые яйца. Часть же их из-за недостатка питательных веществ не имеет возможности закончить свое развитие. За счет поглощенных ими питательных веществ происходит общее снижение продуктивности на 1 мг у недостаточно упитанных клещей. У нормально насосавшихся и отпавших клещей подавляющая часть овоцитов превращается в зрелые яйца (рис. 4, 5 и рис. 5, 4). Видимо, однократный прием полной порции крови обеспечивает у иксодид развитие основной массы овоцитов в зрелые яйца. Однако простая корреляция между количеством поглощенной крови и яйцепродукцией у них отсутствует. В силу особенностей развития гонады наиболее полная утилизация крови хозяина наблюдается у полностью насосавшихся самок. У недососавшихся же клещей происходит сильное падение числа яиц на единицу веса.

Снижение числа отложенных яиц или отсутствие яйцекладки у недососавшихся самок отчасти компенсируется способностью к повторному присасыванию и к продолжению питания на новом хозяине. Недососавшиеся и неспособные к яйцекладке клещи пяти изученных нами видов всегда после удаления могли снова повторно присасываться и нормально заканчивать питание (табл. 2). Общая продолжительность кровососания в этих случаях, за вычетом времени перерыва, практически не отличается от нормальной. Вес их после отпадения также был обычным для данного вида.

С определенного момента кровососания насосавшиеся самки временно обладают способностью как к повторному присасыванию, так и к яйцекладке. Этот период продолжается обычно 1—2 суток. Затем способность к повторному присасыванию утрачивается, а число откладываемых яиц резко возрастает. Потеря способности к повторному присасыванию обычно совпадает с моментом начала быстрого растяжения клеща поступающей в кишечник кровью. К этому времени *I. ricinus* и *Rh. turanicus* достигают веса 60—100 мг, а *H. anatolicum*, *H. asiaticum* и *D. pictus* 100—200 мг.

Неспособные к яйцекладке недососавшиеся самки неделями до своей гибели сохраняют способность к повторному присасыванию. По сравнению с непитавшимися клещами они погибают очень быстро и главным образом от высыхания. Нам редко удавалось наблюдать, чтобы начавшие питаться клещи жили дольше 1—2 месяцев. Резко различаются снятые недососавшиеся клещи и по своему поведению. У недостаточно упитанных самок, не способных к яйцекладке или откладывающих незначительное количество яиц, наблюдается после удаления с хозяина значительная подвижность. При приближении животных или человека они принимают характерные позы нападения, а при помещении на подходящего хозяина очень быстро присасываются. Наоборот, недососавшиеся самки, утратившие способность к прицеплению, мало подвижны и прячутся в щели, трещины и другие убежища, пригодные для яйцекладки. Инстинкт прицепления к хозяину у них полностью исчезает.

Сохранение способности к повторному присасыванию или откладка яиц недососавшимися самками должны иметь для иксодовых клещей большое значение. Нам неоднократно приходилось наблюдать отпадение недососавшихся самок вследствие самоочищения хозяина, воспалительного процесса в месте прикрепления и ряда других причин.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные данные позволяют сделать несколько общих замечаний относительно гонотрофических отношений у иксодовых клещей. Как отмечает Беклемишев (1945, 1954), в процессе эволюции пастбищных подстерегающих кровососов происходит выработка ряда приспособлений в сторону усиления связей паразита с хозяином. Среди иксодовых клещей эта тенденция проявляется четче, чем в какой-либо другой группе.

У гамазовых и аргазовых клещей с норовым типом паразитизма наблюдается сравнительно невысокая смертность. Это позволило им сохранить умеренную плодовитость, свойственную не паразитическим клещам. С постоянством окружающих условий и легкостью встречи с хозяином связаны у них многократные приемы небольших порций крови и значительная индивидуальная долговечность. Умеренная плодовитость и относительно небольшое увеличение в весе при кровососании отмечено и у норовых иксодовых клещей.

Напротив, для подстерегающих пастбищных иксодид окружающие условия весьма изменчивы и смертность не нашедших хозяина голодных клещей особенно велика. В связи с отмеченными неблагоприятными условиями у них выработались высокая индивидуальная плодовитость и уменьшение количества необходимых встреч с хозяином в течение их жизненного цикла. Вместо нескольких повторных гонотрофических циклов, как у гамазид и аргазид, у них сохранились лишь один гонотрофический цикл у самок и однократные приемы крови на личиночной и нимфальной фазах. Одновременно произошло значительное увеличение числа откладываемых яиц. Орнитодорины откладывают за всю свою жизнь немногим более тысячи яиц (Поспелова-Штрот, 1953), крысиный клещ *Bdellonyssus bacoti* Bir. — не свыше 100 (Нельзина, 1951), а крупные представители родов *Hyalomma* и *Amblyomma* — по 15 000—20 000. Лишь у норовых иксодовых клещей число откладываемых яиц близко к аргазовым и обычно не превышает 1000 (Nuttall, 1913; Глащинская-Бабенко, 1956). Сходная картина увеличения плодовитости и сокращения числа гонотрофических циклов при переходе к пастбищному паразитизму отмечена также у некоторых представителей семейства *Dermanyssidae*, паразитирующих на рептилиях (Земская, 1951).

Гигантская плодовитость самок иксодовых клещей связана с превращением первоначально непродолжительного акта питания в особую длительную многодневную стадию развития на хозяине. Клещ в этот период переходит к стационарному паразитизму. В это время происходит быстрый рост гонады, кишечника, покровов аллоскутума. После периода роста за 1—2 дня до окончания питания начинается быстрое поглощение больших количеств крови. За ее счет заканчивается развитие гонады после отпадения. В результате, при однократном питании поглощается масса крови, в 100 и более раз превышающая первоначальный вес.

При переходе мало подвижных иксодовых клещей к пастбищному паразитизму встреча полов стала возможной практически лишь на теле хозяина. В связи с этим у неоплодотворенных самок через некоторое время после прикрепления наступает временная остановка питания, и они могут неделями оставаться на хозяине в ожидании встречи с самцами. Последние в свою очередь находятся на нем месяцами и могут повторно оплодотворить значительное количество самок.

Своеобразные особенности питания иксодовых клещей наложили отпечаток и на их гонотрофические отношения. У них, как и у ряда других высоко специализированных кровососов, развился строгий параллелизм между пищеварением и ростом яичников, называемый гонотрофической гармонией. Однако здесь эти процессы заметно отличаются

от классических примеров гонотрофической гармонии у кровососущих двукрылых.

У последних однократного приема крови обычно бывает достаточно для развития одной порции яиц. У иксодид также их единственного приема крови хватает для завершения яйцекладки. Однако в противоположность кровососущим двукрылым откладываемая порция яиц является здесь единственной и образуется за счет развития почти всех овоцитов яичника. При поглощении неполной порции крови положение меняется. В одном случае может развиваться неполное количество яиц. При этом многие яйцеклетки начинают расти, но не могут завершить развития из-за недостатка питательных веществ. При поглощении еще меньшей дозы крови яйцекладки вообще не бывает, хотя развитие овоцитов начинается. При повторном присасывании они могут закончить питание и отложить нормальное количество яиц.

Таким образом, в зависимости от количества поглощенной крови у иксодовых клещей резко меняется не только абсолютная, но и относительная плодовитость. При нормальном окончании питания наблюдается типичная гонотрофическая гармония. При неполном же насыщении она далеко не совершенна или же вообще отсутствует. Ее нарушения отчасти компенсируются способностью к повторному питанию.

ВЫВОДЫ

1. Самки иксодовых клещей нормально оканчивают питание и отпадают лишь после оплодотворения. Неоплодотворенные самки не достигают полного насыщения и неделями остаются на хозяине, ожидая встречи с самцами.

2. В период кровососания у самок происходит быстрое развитие яичников. У неоплодотворенных клещей этот процесс затормаживается вместе с остановкой питания.

3. Число отложенных яиц находится в зависимости от количества поглощенной крови. Недососавшиеся клещи начинают яйцекладку лишь при достижении определенного минимального веса. Яйцепродукция на единицу веса возрастает по мере насыщения и достигает максимума у полностью насосавшихся самок.

4. Нормально упитанные самки иксодовых клещей обладают хорошо выраженной гонотрофической гармонией. При неполном насыщении она в значительной степени нарушается.

5. Недососавшиеся самки могут повторно присасываться и нормально оканчивать питание. С началом быстрого увеличения веса перед отпадением эта способность исчезает.

ЛИТЕРАТУРА

- А л ф е е в Н. И. 1939. Сравнительно-экологические особенности клещей *Dermacentor marginatus* и *Ixodes ricinus*. Зоол. журн., XVIII, 1 : 99—109.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1956. Изменения веса скотского клеща *Ixodes ricinus* при кровососании. Зоол. журн., XXXV, 1 : 29—31.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1942. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. Мед. паразитол., XI, 3 : 39—44.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Мед. паразитол., XIV, 1 : 3—11.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. Мед. паразитол., 1 : 3—20.
- Б л а г о в е щ е н с к и й Д. И. 1937. Материалы к фауне наружных паразитов животных Казалинского и других районов южного Казахстана. «О вредителях животноводства в Казахстане». Изд. АН СССР : 11—84.
- Г а л у з о И. Г. 1947. Кровососущие клещи Казахстана, II. Изд. АН Каз. ССР : 1—281.

- Г л а щ и н с к а я - Б а б е н к о Л. В. 1956. *Ixodes lividus* Koch. как представитель поровых клещей-иксодид. Сб. «Эктопаразиты», 3 : 21—105.
- З е м с к а я А. А. 1951. Биология и развитие клещей сем. Dermanyssidae, паразитирующих на рептилиях, в связи с проблемой возникновения пастбищного паразитизма. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 56, 3 : 42—57.
- Н е л ь з и н а Е. Н. 1951. Крысиный клещ. Изд. АМН СССР : 1—100.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1928. Наставление к собиранию и исследованию клещей. Изд. АН СССР : 1—102.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1940. О сперматофорном оплодотворении и женском половом аппарате у клещей Ixodoidea. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, VII : 45—70.
- П е р в о м а й с к и й Г. С. 1954. Изменчивость пастбищных клещей (Acarina, Ixodidae) и значение ее для систематики. Тр. Всесоюз. энт. общ., 44 : 62—201.
- П о с п е л о в а - Ш т р о м М. В. 1935. Биологические наблюдения над клещем *Hyalomma yakimovi* Ol. в лабораторных условиях. «Вредители животноводства». Изд. АН СССР : 195—233.
- П о с п е л о в а - Ш т р о м М. В. 1953. Клещи орнитодорины и их эпидемиологическое значение. Изд. АМН СССР : 1—235.
- Х е й с и н Е. М. и М. А. Л е б е ш е в а. 1955. Яйцекладка и развитие *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. при разной температуре и влажности окружающей среды. Тр. Карело-финск. гос. унив., VI : 5—27.
- D e l p r y L. et E. G o u c h e y. 1937. Biologie de *Hyalomma dromedarii* Koch. Ann. Parasitol. hum. comp., XV, 6 : 487—499.
- L e e s A. D. 1952. The role of cuticle growth in the feeding process of ticks. Proceed. Zool. Soc. London, 121, IV : 759—772.
- N u t t a l l G. H. F. 1913. Observations on the biology of Ixodidae. Parasitol., VI, 1 : 68—118.
- N u t t a l l G. H. F. 1915. Observations on the biology of Ixodidae. Parasitol., VII, 4 : 408—461.
- O s w a l d B. 1939. Ponte du *Rhipicephalus bursa* dans des conditions favorables. Ann. Parasitol. hum. comp., XVII, 2 : 170—173.
- S c h u l z e P. 1942. Die Gestaltung des Mitteldarmes bei den Zecken und die Einrichtungen für die Körperdehnung bei der Blutaufnahme (nebst Beiträgen zur Lebensgeschichte der Ixodoidea). Zeitschr. Morph. Ökol. d. Tiere, 39, 2 : 320—368.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The period of blood-sucking in these ticks is a specific phase of their development on the host. Only fertilized females complete it normally. In unfertilized females, on attaining the body-weight of 40 to 100 mgs, the blood-sucking is ceased until fertilization. This pause may last for a few weeks, the female remaining attached to the host all this time. After fertilization the blood-sucking is resumed and, upon having normally completed the engorgement, the females drop off.

In the genus *Ixodes* unfed females have been actually observed to mate, as well as those, that have already sucked, whereas in the genera *Haemaphysalis*, *Derma-centor*, *Rhipicephalus* and *Hyalomma* females become capable of mating only after they had sucked for some time.

During the period of blood-sucking ovaries mature rapidly. This rapid development is stimulated both by the profuse nutriment supply of ovaries at the expense of the host's blood and usually also by the constant uniformly high temperature of the host's skin.

The fecundity of a female (measured by the number of eggs deposited per unit body weight) depends on the quantity of blood consumed. The most prolific egg-yield per 1 mg of body weight was observed in perfectly replete females.

In underfed females oviposition is possible only on attaining certain body-weight. This minimal body weight required for oviposition is 20 to 30 mgs for small-sized species and 60 to 70 mgs for large-sized species. The fecundity of underfed females is considerably lower than that of replete

females. This is the result of the development of a certain proportion of oöcytes being paused in consequence of the poor nutriment supply of ovaries.

Underfed females that have dropped off from their hosts retain the ability of attachment to new hosts, where they normally complete their engorgement.

This capability of reattachment is lost by females one or two days before their normal ultimate detachment.

Zoological Institute,
Academy of Sciences of the USSR,
Leningrad.
