

На правах рукописи

Романенко Владимир Никифорович

ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИКСОДОВЫХ
КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODIDAE) РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТОВ

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Томск – 2007

Работа выполнена в отделе экологии НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета

Научный консультант

д.б.н., профессор Плеханов Геннадий Федорович

Официальные оппоненты:

д.б.н, Леонович Сергей Александрович

д.б.н., профессор Бабенко Андрей Сергеевич

д.б.н., профессор Псарёв Александр Михайлович

Ведущая организация: Санкт-Петербургская Академия
Ветеринарной медицины

Защита состоится «31» мая 2007 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 в ГОУ ВПО Томский государственный университет по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан “ ” 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

В.П. Середина

Актуальность темы. Иксодовые клещи (семейство Ixodidae отряда Parasitiformes) представляют собой относительно небольшую, таксономически изолированную группу клещей – облигатных кровососов, высокоспециализированных паразитов наземных позвоночных (в основном, млекопитающих и птиц). Мировая фауна этих членистоногих включает 680 видов, относимых к двум подсемействам и 14 родам, а фауна России представлена 55 видами (Балашов, 1998). Обитают представители сем. Ixodidae во всех климатических зонах нашей страны, но в полярных областях представлены единичными видами.

Постоянный интерес к изучению иксодовых клещей и большое число публикаций, посвященных различным аспектам их морфологии, физиологии, биологии и т.д., объясняется очень большим практическим значением иксодид. Массовое поражение иксодовыми клещами наносит животным огромный ущерб: падает упитанность, снижается иммунитет, наблюдаются аллергические реакции организма, а большое количество одновременно питающихся иксодид может вызывать даже гибель хозяина животных (Павловский, Алфеева, 1949; Мусатов, 1970, 1972; Узаков, 1972 и др.). Но самое главное заключается в том, что иксодовые клещи являются переносчиками, а зачастую и хранителями, большого числа возбудителей природно-очаговых заболеваний и участвуют в циркуляции спирохет, бактерий, риккетсий, вирусов и простейших среди диких животных (Афанасьева, 1956а; Балашов, Дайтер, 1963, 1973; Дубровский, 1977; Коренберг, 1996; Балашов, 1998; Оберт и др., 2001). Для многих природно-очаговых болезней иксодовые клещи являются специфическими переносчиками (Балашов, 1998). Круг возбудителей, передающихся иксодовыми клещами, постоянно расширяется. В качестве примера достаточно привести клещевой боррелиоз (болезнь Лайма), впервые выявленный в конце 1980-х годов в США и распространенный по обширным территориям Северной Америки, а в последствии обнаруженный на территории Европы и Азии.

Иксодовые клещи – временные эктопаразиты с длительным питанием (Балашов, 1982), проводящие значительную часть своего жизненного цикла во внешней среде. Ключевым событием в жизни любого временного эктопаразита является контакт с потенциальным хозяином-прокормителем. Выдающийся российский энтомолог и паразитолог В.Н. Беклемишев (1951) выделял три основных ключевых этапа в становлении паразитизма у членистоногих. Во-первых, это перестройка поведения и соответствующие изменения в нервночувствительном аппарате, во-вторых, изменение способов принятия пищи и изменения ротовых органов, и в третьих, изменение характера пищеварения, пищеварительного тракта и т.п. Таким образом, поведению отводится главная роль в становлении паразитизма и в его эволюции у наземных членистоногих.

Обитая в разных экологических условиях, каждый вид клещей приобрел в ходе эволюции свой комплекс адаптаций, который позволяет ему, с одной стороны, успешно приспособиться к конкретным местам обитания, а с другой – успешно находить хозяина. Важнейшее значение при этом имеет приобретение видом соответствующего поведения на определенных этапах жизненного

цикла. До начала наших исследований в научной литературе приводились лишь отрывочные сведения о поведении иксовых клещей, причем большинство таких исследований было выполнено в лабораторных условиях (Мионов, 1938; Lees, 1948; Коренберг, 1969; Carrol, Pickens, 1987; Леонович, 1989; Добротворский и др., 1989а, б; Алексеев и др., 1991, и др.). Полевые наблюдения также были проведены рядом исследователей (Мариковский, 1945, 1959; Померанцев, Сердюкова, 1948; Балашов, 1959, 1960; Лыков, 1960; Lees, 1960 и др.). Эксперименты по изучению отдельных элементов поведения таежного клеща были поставлены в естественных условиях лишь в конце XX века (Алексеев и др., 1988, 1993; Наумов, 1990, 1996, 1999; Наумов и др., 1992, 1996). Однако, лабораторные опыты недостаточно информативны, так как они зачастую искажают картину природного поведения, и, по сути, исследуются артефакты. Простые же наблюдения в природе зачастую позволяют интерпретировать поведенческие реакции слишком неоднозначно. Лишь эксперименты, поставленные на клещах в условиях их естественных местообитаний, позволяют полностью раскрыть поведенческие механизмы, выявить стимулы, обеспечивающие те или иные поведенческие реакции, смену мотиваций и т.д. Раскрытие механизмов и закономерностей смены мотивации у иксодид и, соответственно, поведенческих реакций, в свою очередь, позволяют определить особенности их поведения при поиске прокормителей, роль различных рецепторных систем в этом процессе.

Таким образом, изучение поведения иксовых клещей методами полевого эксперимента имеет важное теоретическое, практическое значение и представляется весьма актуальным.

Цель исследования. Целью настоящей нашей работы являлось выяснение закономерностей поведенческих реакций иксовых клещей, обитающих в разных климатозоологических зонах, при поиске и нападении на прокормителя.

В качестве объекта исследования нами были выбраны модельные виды из нескольких родов, являющиеся массовыми видами, представляющие практический интерес и отличающиеся типом местообитания (закрытые биотопы – лес; открытые биотопы – степь, пустыня, и т. п.).

Основной метод, впервые последовательно примененный нами, – метод полевого эксперимента.

Задачи исследования. 1. Разработка количественных методов изучения поведения иксовых клещей в естественных условиях.

2. Определение природы стимулов, запускающих реакции поиска прокормителя у клещей модельных видов и обеспечивающих их обитание в различных природно-ландшафтных условиях.

3. Определение поведенческой чувствительности рецепторных систем клещей.

4. Сопоставление специфики поведенческих реакций иксовых клещей разных видов, обитающих в условиях полупустыни, степи и таежной зоны при нападении на прокормителя.

5. Выявление общих закономерностей и особенностей поискового поведения.

Научная новизна. Разработанный нами метод полевого эксперимента впервые позволил в достаточно полном объеме изучить поведение у представителей трех родов пастбищных иксодовых клещей (*Ixodes*, *Dermacentor* и *Hyalomma*). Выработаны оригинальные методы количественного исследования поведения, что резко повышает научную достоверность данных исследований.

Показано, что в условиях открытого рельефа и жаркого климата, визуальные стимулы имеют первостепенное значение при поиске прокормителя (*Hyalomma asiaticum*), в то время как химические и температурные стимулы менее важны. Менотаксическая ориентация, заключающаяся в запоминании направления движения в зависимости от положения солнца, была выявлена нами у клещей впервые, что позволяет по-новому оценивать способности центральной нервной системы этих членистоногих.

Для клещей, обитающих в закрытых стациях (*Dermacentor niveus* и *Ixodes persulcatus*), определяющими являются ольфакторные стимулы. Сложный комплекс их поведенческих реакций, обеспечивающих выживание и нахождение прокормителя, включает в себя регулярный уход в подстилку, передвижение в сторону периодического запаха, исходящего от троп и дорог, используемых животными и человеком для перемещений. Впервые доказана их высокая чувствительность к запаху человека с расстояний, измеряемых метрами. Впервые установлено, что клещи с подстерегающим типом нападения имеют высокую активность, которая выражается в значительных и частых перемещениях при отсутствии воздействия на них запаха хозяина, что повышает вероятность встречи с прокормителем, а у *I. persulcatus* – и с половым партнером. Кроме того, у всех исследованных клещей имеется программа поведения «уход в укрытие», направленная на сохранение возможности жизнедеятельности и продления периода жизни.

Обнаруженная способность *D. niveus* реагировать на резкое затенение так же, как на запах теплокровного животного (при этом визуальные стимулы у клеща не вызывают поведенческой реакции), позволила оценить возможные пути эволюции поведения при освоении клещами разных природно-ландшафт-ных стаций.

Выявлена корреляция экологических условий на антропогенно нарушенных территориях с изменением видового состава клещей р. *Ixodes* и их численности. Кроме того, установлено, что в результате разрушения подстилки и уплотнения почвы нарушается закономерно повторяющийся ход поведенческих реакций, связанных с выходом в зону ожидания прокормителя и поиска мест для восполнения влаги, что приводит к сокращению периода жизни имаго.

Теоретическая и практическая значимость. Последовательное применение метода полевого эксперимента к изучению поведения трех модельных ви-

дов иксодовых клещей позволило выявить основные закономерности поведенческих реакций, обеспечивающих поиск потенциального прокормителя.

Впервые достоверно установлены основные стимулы, привлекающие клещей к хозяевам, что служит основой разработки методов защиты от клещей. Показано, что массовые виды, имеющие высокую численность в соответствующих климатических зонах, характеризуются высоко лабильным поведением, обеспечивающим им защиту от неблагоприятных условий среды и целенаправленным перемещением в места наиболее вероятной встречи с прокормителем.

Знание особенностей поведения массовых видов, закономерностей смены мотиваций позволяет более правильно организовывать борьбу с клещами. Большое значение в этом может иметь разработка экологических методов, основанных на нарушении возможности выполнения закономерно повторяющихся поведенческих реакций клеща, особенно тех, которые направлены на сохранение его жизни.

Кроме того, разработанные методики могут быть применены для испытания разрабатываемых репеллентов для защиты человека от нападения клещей рода *Ixodes*. Выявленная в результате исследования чувствительность подстерегающих клещей к неспецифическим для животных веществам может оказать помощь в разработке репеллентов.

Материалы исследования могут быть использованы при преподавании биологии в высших учебных заведениях. В настоящее время они используются в курсах “Поведение насекомых и клещей” и “Медицинская арахноэнтомология”, читаемых в Томском государственном университете.

Положения, выносимые на защиту:

1. Основную роль в обеспечении жизненного цикла иксодовых клещей играет поведение взрослых особей. Без развития поведенческих адаптаций, направленных на обеспечение закономерной встречи паразита с хозяином, все остальные преобразования представляются невозможными.

2. Освоение иксодовыми клещами огромных ареалов связано, в первую очередь, с развитием поведенческих реакций, направленных на отыскание потенциального хозяина в биотопах, принципиально различающихся экологическими факторами. Поведенческие реакции, направленные на детекцию стимулов, наиболее помехозащищенных в данном типе биотопа, составляют суть эволюции типов нападения иксодовых клещей на хозяев.

3. Многоступенчатая реакция поиска хозяина, свойственная всем иксодовым клещам, включает целенаправленное перемещение в район, где встреча с ним наиболее оптимальна.

4. Хеморецепция и зрительные стимулы лежат в основе поведенческих адаптаций взрослых иксодовых клещей к поиску потенциального хозяина. При этом, освоение открытых аридных биотопов (*Hyalomma asiaticum*) привело к главенствующей роли зрения в поведении взрослых фаз развития клещей вплоть до развития реакций менотаксической ориентации по солнцу. Освоение закрытых биотопов (лес, тайга), привело к утрате органов зрения и разви-

тию совершенного обоняния (*Ixodes persulcatus*). У клещей, обитающих в полуоткрытых биотопах (степь, кустарники), зрительная реакция сохранилась, как дополнительная при доминирующей роли хеморецепции (*Dermacentor niveus*).

Апробация результатов работы. Результаты исследования были представлены и докладывались: на II Всесоюзной конференции по поведению животных “Биологические основы управления поведением животных” (Москва, 1977); Региональной научно-практической конференции (Томск, 1977); I, II и III Всесоюзных симпозиумах “Пространственная ориентация насекомых и клещей” (Томск, 1978, 1982, 1986); VI совещании энтомологов Сибири (Новосибирск, 1985); V Всесоюзном акарологическом совещании (Фрунзе, 1985); X съезде Всесоюзного энтомологического общества (Ленинград, 1989); Международной юбилейной конференции “Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии” (Томск, 2001); Всероссийской конференции “Экология, биоразнообразие и значение кровососущих насекомых и клещей экосистем России” (Великий Новгород, 2002); Научной конференции, посвященной 70-летию биолого-почвенного факультета ТГУ (Томск, 2003); Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004); II межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2005); Международной научной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2006); VII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2006).

Структура работы. Диссертация состоит из 8 глав, заключения, выводов и списка цитированной литературы, включающего 230 работ отечественных авторов и 97 иностранных авторов. Работа изложена на 229 страницах и содержит 17 рисунков и 17 таблиц.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 30 работ, из них 9 в рецензируемых журналах из списка ВАК.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам лабораторий этологии насекомых, экологии позвоночных НИИ ББ при ТГУ и кафедры зоологии беспозвоночных ТГУ за помощь в проведении полевых экспериментов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для настоящей работы послужили собственные наблюдения и эксперименты с клещами *Hyalomma asiaticum asiaticum* P. Sch. et E. Schl., 1929, *Dermacentor niveus* Neum., 1897 (*D. daghestanicus*) и *Ixodes persulcatus* P. Sch., 1930, выполненные в период с 1969 по 2005 гг. Опыты проводили в различных местах Казахстана и южной тайги Западной Сибири, в районах, где обитает многочисленная популяция соответствующего вида клещей.

Для решения поставленных задач провели более 20 групп опытов, в ходе которых прослежено поведение около 10000 особей клещей указанных видов. В основу большинства опытов было положено несколько основных методик. При изучении поведения клещей с активным способом нападения использова-

ли методику выпуска последовательно 1–5 клещей на определенном расстоянии от человека, от моделей различных размеров и контрастности, а также источников инфракрасного излучения. В каждом эксперименте учитывали персональную реакцию клещей.

Для выявления роли органов зрения и хеморецепции проводили опыты с особями, у которых были либо заклеены глаза (непрозрачной алюминиевой фольгой), либо удалены тарзус и претарзус первой пары ног. О роли солнца в ориентации судили по реакции клеща, бегущего к цели, после того, как с помощью тента его затеняли и одновременно с этим подавали зеркалом отражение солнца, т. е. “солнечный зайчик”, “изменяя” таким способом положение светила на небосводе на 180° относительно клеща.

Для изучения поведения клещей, имеющих подстерегающий (пассивный) тип нападения на прокормителя, основными методами экспериментов было наблюдение за реакцией группы клещей, находящихся на растениях после воздействия на них следующих раздражителей: запах человека, вибрации почвы, имитирующей перемещение крупного животного, инфракрасного и конвекционного теплового излучений. Все опыты проводили в местах, удаленных от населенных пунктов, дорог, троп. Наблюдения велись с подветренной стороны с помощью зрительной трубы ЗРТ–457 с расстояния 10–15 м. Для опытов клещей, собранных в окрестных лесах, концентрировали на специально подготовленной площадке площадью до 1 м². Исследование наличия феромонной коммуникации у *I. persulcatus* проводили в естественных местах их обитания. Для этого рано активировавшихся самцов или самок, в количестве не менее 50 особей, помещали в садки (диаметром 10 см и высотой до 15 см), изготовленных из мелкоячеистой металлической сетки. Вокруг них на заданных расстояниях выпускали особей противоположного пола, наблюдения вели дистантно с подветренной стороны. Продолжительность опытов была от 10 до 20 дней. Для контроля направления ветра использовали флюгер оригинальной конструкции, чувствительность которого была сравнима с дымом. Изучение возможного обнаружения особей противоположного пола по следовым меткам и подвижности иксодид в местах ожидания встречи с хозяином, проводили на искусственно созданной площадке где имитировалась растительность.

Для определения способности клещей, находящихся в естественных условиях перемещаться под воздействием альтернативных сигналов (химического или вибрационного), их, предварительно пометив групповой меткой, выпускали на заданном расстоянии от источников этих сигналов, в качестве которых были проложенные тропы. По одной из них периодически проходил человек, а на другой специально подвешенными камнями имитировали перемещение животного.

Результаты экспериментов обрабатывались с применением стандартных методов статистики, а в последнее время использовали пакет STATISTICA 6.0.

ПОВЕДЕНИЕ КЛЕЩЕЙ С АКТИВНЫМ ТИПОМ НАПАДЕНИЯ НА ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ПРОКОРМИТЕЛЕЙ

Наблюдения в естественных местах обитания *H. as. asiaticum* за многими десятками клещей дают возможность описать их поведение при нападении на прокормителя. Они обычно выбирают места, позволяющие избегать палящих лучей солнца. При благоприятных внешних условиях (температура воздуха 20–35°C, почвы 20–43°C и скорости ветра менее 5 м/с) они могут выходить из укрытий и периодически проводить своеобразный обзор местности, суть которого состоит в том, что клещи поднимают вверх первую пару ног под углом около 60° к телу и совершают сканирующие движения тела из стороны в сторону с углом разворота порядка 10–20°. Обследовав таким способом местность впереди себя, они поворачиваются в другую сторону и повторяют движение. Если клещ обнаруживает объект, он как бы замирает на 1–2 с, затем спускается на землю (если был на возвышении) и бежит к нему.

Нами отмечено, что скорость движения клеща достигает 5–7 см/с, а траектория его движения представляет плавную синусоидальную линию с отклонением вправо–влево от направления на цель примерно на 3–5 см. В свою очередь, она отклоняется от прямой линии, соединяющей клеща и его цель на 50–60 см при движении с расстояния 5 и более метров. Причины такого отклонения рассмотрены в работе С.А. Леоновича (1986). При движении по ровной поверхности заметно, что тело клеща наклонено вперед. Последний метр пути клеща практически прямолинеен. Целенаправленно бегущего к жертве клеща не сбивают с пути различные неровности микрорельефа, которые периодически экранируют собой цель. Не отвлекает его и появление других объектов, даже если расстояние до них меньше, чем до преследуемого.

Преследовать движущегося человека клещи могут на протяжении до 100 м, даже если он делает резкие повороты. Способность *H. as. asiaticum* обнаруживать жертву с расстояния измеряемого метрами и неотступно следовать за ней указывает на то, что он дистантно уверенно воспринимает какой-то сигнал от прокормителя и ориентируется по нему во время длительного преследования.

Потенциально клещ может дистантно ориентироваться по химическому, тепловому и визуальному стимулам. Для выявления природы ведущего сигнала немаловажным является определение предельного расстояния, с которого *H. as. asiaticum* способен обнаруживать хозяина. В 45 опытах клещи, находящиеся в естественных местах обитания, нападали на приближающегося к ним человека с расстояния, по меньшей мере, 4,5 м. С большего расстояния практически невозможно заметить бегущего клеща даже с помощью бинокля, не зная точки его старта. Клещи в равной мере нападали как при ветре, дующем от человека к ним, так и при обратном направлении ветра. Однако, в нескольких случаях клещи не реагировали на человека даже с расстояния 3–5 см. Эти опыты показали, что, во-первых, клещи способны нападать на человека независимо от направления ветра, во-вторых, в естественной популяции имеются такие особи, которые в силу каких-то причин неактивны.

В другой серии опытов использовали большое количество активных клещей, собранных перед экспериментом в естественных местах обитания. Клещей выпускали группами на различных расстояниях (2–10 м) от человека. Опыты показали, что количество клещей, приходящих к человеку, уменьшается с увеличением расстояния: уже с 6 м к человеку подходит менее половины выпущенных. Тем не менее о привлечении клещей человеком с расстояний от 2 до 9 м можно уверенно говорить ($P > 0,999$). С 10 м клещи приходят к человеку случайно ($P = 0,56$) (рис. 1). Факт нападения клещей на человека со значительного расстояния независимо от направления ветра ставит под сомнение ведущую роль химических стимулов при выборе прокормителя.

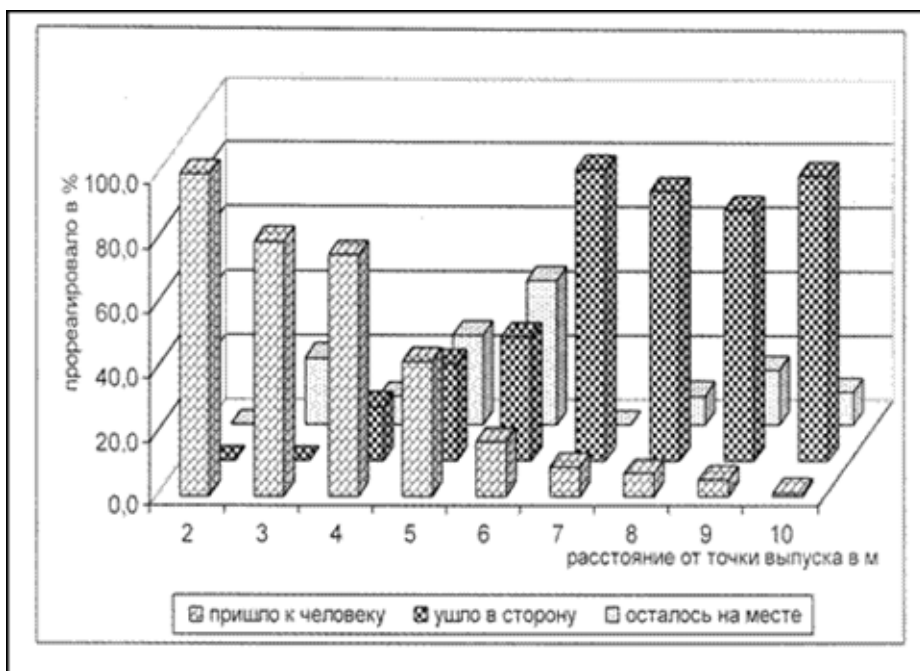


Рис. 1. Динамика нападения клещей *H. as. asiaticum* на человека с различных расстояний

Для выявления роли химических стимулов в поиске клещом хозяина сравнивали число особей, нападающих на человека, и на его макеты, не имеющие запаха. Оказалось, что из 30 выпущенных клещей между 3 наблюдателями и 1 макетом, расположенными по кругу, 15 подошло к людям и 15 к макету, который был несколько темнее, хотя ожидалось, что наблюдатели привлекут к себе, по крайней мере, $\frac{3}{4}$ из выпущенных клещей.

В другой серии опытов сравнивали число клещей, приходящих к человеку, и стоящему на расстоянии 0,5 м от него, макету. С помощью черной и светлой тканей периодически меняли их контрастность по сравнению с фоном местно-

сти. Было установлено, что клещи в основном нападали на тот из объектов, который контрастней выглядел на фоне местности. Так, если макет был закрыт черной тканью, то к нему приходили все 19 выпущенных клещей (человек в этом опыте был в светлой одежде). Если же человек был в черной одежде, то клещи охотней шли к человеку (22 из 27). Если контрастность этих объектов выравнивали, они привлекали одинаковое количество подопытных иксодид. Эти эксперименты позволяют предположить, что контрастность объекта является определяющим фактором в привлечении им *H. as. asiaticum*.

На контрастный объект, отсутствие запаха у которого было гарантировано методикой проведения опыта, нападали и клещи, находящиеся в местах естественного обитания. Дополнительный подход клещей к макету можно было вызвать либо легкими ударами по земле камнем, подвешенным через блок у макета, либо подходом к нему человека.

Нападение клещей на неживые объекты, не имеющих запах человека или животного, говорит о том, что у клещей отсутствует дальняя дистантная ориентация по химическим стимулам. Опыты с использованием белого и черного макета размером 35×70 см, удаленных на 240 см друг от друга, также показали, что клещи предпочитают нападать на контрастный объект. Так, из 356 выпущенных между этими объектами особей, 149 пришло к черному макету и только 27 – к белому, в то время как согласно расчетам, случайно к макету могли подойти не более 17 особей. В нашем опыте к черному объекту пришло почти в 9 раз больше клещей, чем могло подойти случайно, а к белому – 1,6 раза. Этот эксперимент еще раз показал, что контрастный объект *H. as. asiaticum* обнаруживает лучше, и он предпочитает нападать на него.

Предпочтительное нападение клещей на черные объекты в принципе может быть вызвано как визуальными, так и тепловыми стимулами, поскольку черные предметы нагреваются солнцем сильнее, чем светлые. Из литературных источников известны примеры привлечения насекомых теплом. Инфракрасным излучением (ИКИ) привлекаются златки пожарищ *Melanophila acuminata* Deg. (Evans, 1966), комары рода *Aedes* (Wright, Kellog, 1963; Ерышов, 1977). В отношении *H. as. asiaticum* также высказывалось предположение, что он, возможно, ориентируется по тепловому излучению (Плеханов, 1970). Для того, чтобы выяснить роль ИКИ в процессе обнаружения клещом жертвы, провели специальные опыты. В этих экспериментах клещей выпускали в центре между 2 алюминиевыми не окрашенными канистрами, температура воды в одной была 35–45° С, в другой – 16–24° С, удаленными друг от друга на 240 см. В ходе опытов прослежено поведение 525 клещей. Из них к тепловому объекту пришло 103, а к более холодному – 67 особей.

Для того, чтобы более точно выявить, что является более важным для клеща (тепловое излучение или степень контрастности) провели опыты, в которых холодный объект был закрыт тонкой черной тканью, а теплый оставался открытым. В эксперименте выпустили 449 клещей. Из них 177 целенаправленно пришли к холодному, но контрастно выделяющему предмету, и 77 к тепловому, но светлый. Из результатов этой серии опытов следует ($P > 0,999$), что

контрастный объект привлекает клещей сильнее, чем теплый, но менее контрастный.

Еще одним подтверждением отсутствия у клещей ориентации по тепловому излучению могут служить опыты, в которых клещи уверенно шли к дверному проему саманного сарая, который казался черным, несмотря на то, что температура воздуха внутри его была 18° С, что ниже границы оптимума. Из 45 выпущенных особей к проему пришли 33. Результаты опытов по изучению способности *H. as. asiaticum* ориентироваться по ИКИ позволяют заключить, что возможность обнаружения им прокормителя зависит исключительно от степени контрастности объекта на фоне местности.

Таким образом, можно предположить, что клещи ориентируются на прокормителя главным образом по визуальным стимулам. Но если они ориентируются зрительно, то, наряду с контрастностью должен играть роль и угловой размер объекта. Известно, что насекомые реагируют зрительно только на те предметы, которые имеют определенные угловые размеры. Причем диапазоны этих размеров зависят от организации и строения глаз у разных видов насекомых (Мазохин-Поршняков, 1965; Schaller, 1972; Мокрушов, Зотов, 1973; Мурзин 1976 и др.).

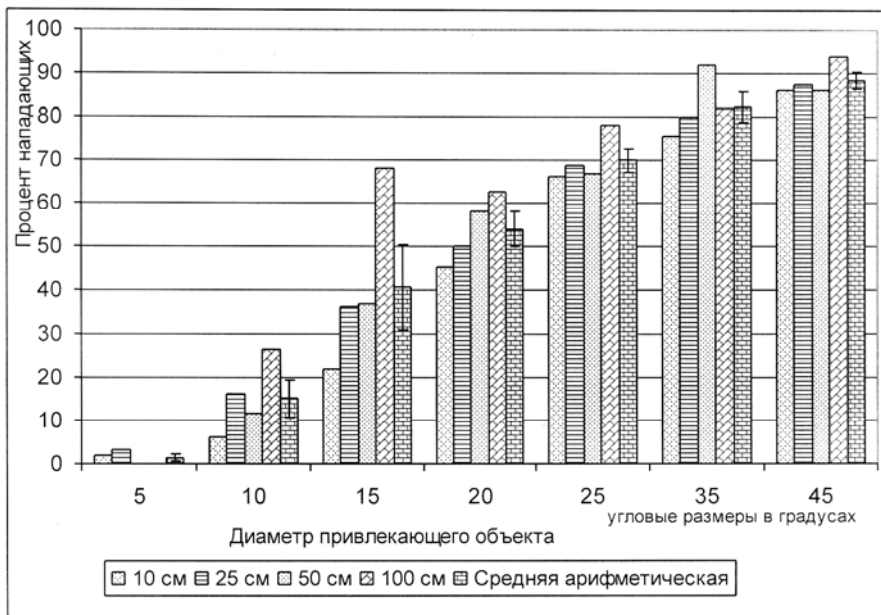


Рис. 2. Зависимость нападения клещей на неживые объекты от их угловых размеров

В качестве объектов для нападения им предлагали круглые черные модели диаметром 10, 25, 50 и 100 см, а точки выпуска рассчитывали так, чтобы объекты были видны под заданным углом (рис. 2).

Как показал эксперимент (рис. 2), более половины клещей реагировали на предметы, имеющие угловой размер 20° , независимо от их абсолютных размеров. По мере приближения точки выпуска и, следовательно, увеличения угловых размеров привлекающего объекта, увеличивалось число нападающих клещей. Причем, объекты разных абсолютных размеров при равных угловых размерах привлекали практически одинаковое число клещей. При угловых размерах объектов 15° и менее, их притягательная сила заметно падала. Отдельные клещи нападали на объекты, имеющие угловые размеры 5° .

Таким образом, результаты изложенных в этом разделе экспериментов показали, что клещи способны нападать как на живые, так и неживые объекты, что свидетельствует об отсутствии у них ориентации по химическим и тепловым стимулам. Преимущественное нападение клещей на контрастно выделяющиеся на фоне местности объекты, говорит о том, что *H. as. asiaticum* ориентируется, прежде всего, по зрительным стимулам, воспринимая с помощью глаз только те объекты, которые имеют угловые размеры более 5° .

Роль глаз и органов Галлера *H. as. asiaticum* в поисках прокормителей

Из литературных источников известно, что насекомые широко используют зрительную ориентацию на местности при поиске пищи, места для яйцекладки, полового партнера (Мазохин-Поршняков, 1965, 1970, 1980; Францевич, 1980 и др.). Известно, что они не только замечают контраст объекта, но и воспринимают его цвет, форму, размер. *H. as. asiaticum* имеет более примитивно устроенные глаза (Леонович, 1979, 2005). Поэтому предполагать, что они также хорошо видят окружающий мир, как многие дневные насекомые, нереально.

Для окончательного выявления роли глаз в ориентации *H. as asiaticum* провели эксперименты с большим количеством клещей (около 200), которые были ослеплены. Опыты показали, что ослепленные клещи не способны обнаруживать неживые объекты. Целенаправленность движения у них отсутствовала. Они произвольно меняли направление своего движения, часто делали остановки, во время которых производили сканирующий обзор местности. Чувствительность к ветру ослепленных клещей увеличивалась. Даже при сравнительно небольшой его скорости (1,5 м/с) они обычно начинали двигаться по ветру.

В опыте из 424 ослепленных клещей к белому и черному объектам с расстояний 150, 120, 100, 80, 60 и 40 см пришло всего 40 особей (по 20 к белому и черному), хотя теоретически при равномерном распределении по местности могло подойти 80 клещей.

Способность ослепленных клещей обнаруживать человека с различных расстояний выяснялась в специальном опыте. Для этого равное количество клещей выпускали по ветру и против ветра относительно человека. Из результатов опытов (рис. 3) следует, что ослепленные клещи способны обнаруживать человека только с расстояния 10 см ($P > 0,999$). Обнаружение человека слепыми клещами происходит по химическому стимулу, так как термочувствительность у них отсутствует.

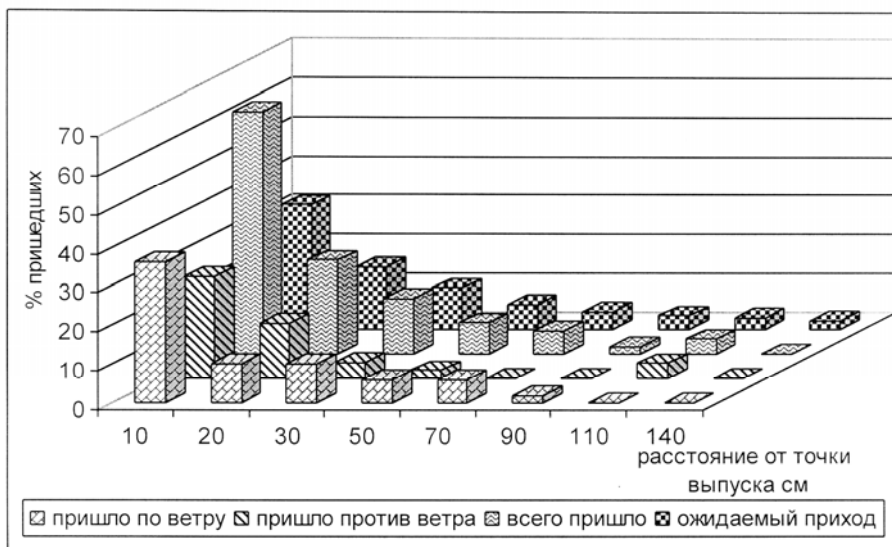


Рис. 3 Нападение ослепленных клещей на человека

Если поведение и способность клеща ориентироваться резко изменялись после ослепления, то при удалении у него органа Галлера значительных изменений не наблюдалось (уменьшалась только скорость движения до 4–5 см/с). Клещи без органа Галлера обнаруживали и целенаправленно двигались как к живым, так и неживым объектам, как и интактные, они предпочитали нападать на контрастные объекты по сравнению с малоконтрастными (из 72 выпущенных 23 – на черный объект и 5 – на светлый). При выпуске клещей без этого рецептора и интактных между человеком и сравнимым с ним по контрасту макетом наблюдали более или менее равномерное распределение обеих групп клещей между этими привлекающими объектами. Небольшое различие в числе клещей, подошедших к человеку и макету, было в пределах случайного отклонения, что подтверждается статистическим расчетом. Таким образом, эти эксперименты не подтвердили предположение некоторых исследователей о ведущей роли органа Галлера в дистантной ориентации клеща на прокормителя.

Судя по данным, полученным нами в экспериментах, возможность обнаружения клещами *H. as. asiaticum* объекта для питания зависит от нескольких факторов, главными из которых являются: уровень контрастности по отношению к фону местности, а также угловые размеры с точки начала поиска. Простые глазки клеща, вероятно, воспринимают расплывчатую картину внешнего мира. Поэтому при нанесении белых полос на черную модель прокормителя она должно восприниматься как менее контрастная и, следовательно, меньше привлекать клещей. Для проверки этого предположения, с помощью белых

полос шириной 5 см изменяли последовательно контраст черного объекта размером 100×66 см. Контролем служила та же модель без полос. Клещей выпускали в 2,5 м от нее (табл. 1). Даже разбивка черного фона на 2 равные части приводит к заметному падению ее привлекаемости. С увеличением числа белых полос доля клещей, обнаруживающих эту модель, резко сокращается (табл. 1).

Таблица 1. Привлекаемость полосатых (черно-белых) макетов размером 100×66 см, имеющих разное число полос

Число белых полос шириной 5 см на черном фоне	Количество клещей				
	выпущено	пришло к модели		ушло в сторону	осталось на месте выпуска
		абс.	в %		
0 (контроль)	73	50	67,57	12	11
1	34	17	50,00	13	4
3	46	19	41,30	22	5
4	25	3	12,00	22	0
5	74	7	9,46	65	2
6	36	0	0,0	36	0

В наших экспериментах клещи всегда нападали на объекты, стоящие на земле, а исследования С.А. Леоновича (1986) показали, что главная оптическая ось глаз клещей направлена под углом 30° к продольной горизонтальной плоскости и на 20° отклоняется от продольно направленной плоскости (вертикальной), т. е. они смотрят вверх под углом 30° и в боковые стороны под углами 20°. При такой направленности оптической оси низко расположенные предметы должны обнаруживаться хуже, а приподнятые лучше. В специальном опыте определили значение просвета различной величины между нижней частью объекта и землей. Для этого клещей выпускали в 2 м от модели черного цвета размером 45×65 см, которую по ходу экспериментов приподнимали на определенную высоту, с помощью тонких ножек. Если эта модель стояла на земле, то ее обнаруживали почти все выпущенные клещи (91,9 %). По мере увеличения просвета доля клещей, обнаруживающих мишень с точки выпуска, заметно падает (табл. 2).

Величина просвета около 30° является критической, так как большинство клещей с точки выпуска эти объекты не замечают и целенаправленно не бегут к ним. Для наведения оптической оси на объект клещ должен очень сильно наклоняться вперед так, чтобы продольная оптическая ось глаз, возвышалась не более чем 20° над линией горизонта. Тщательный просмотр киноплёнок, где зафиксировано с большим увеличением движение клещей к объектам, показало, что в это время их тело наклонено вперед. Даже в момент сканирования местности, когда они находятся на земле, их тело тоже наклонено.

Таблица 2. Привлекательность черных мишеней размером 45×65, приподнятых над землей

Высота поднятия мишени над землей		Количество клещей				
в см	величина просвета в градусах	выпущено	пришло к цели		ушло в сторону	осталось в точке выпуска
			абс.	в %		
0	0,0	37	34	91,89	1	2
20	5,71	30	24	80,00	5	1
40	11,31	24	14	58,30	2	8
50	14,04	31	19	61,30	5	7
70	19,29	32	12	37,50	15	5
100	26,56	22	2	9,09	17	3
110	28,81	30	0	0,0	28	2
120	30,96	25	0	0,0	24	1

Значение солнца в процессе движения клеща к прокормителю

Для сохранения общего направления движения многие насекомые ориентируются по удаленному четкому объекту, прибегая обычно к менотаксису. В качестве такого объекта часто используется солнце, поляризационная картина неба и даже луна. Менотаксическая ориентация по солнцу (сохранение определенного угла между направлением движения и солнцем) свойственна пчелам (Lindauer, 1957), некоторым чешуекрылым (Baker, 1968), муравьям (Jabder, 1957; Wehner, 1968; Weiler, Huber, 1972 и др.), паукам рода *Arctosa* (Papi, Serretti, 1956; Tongiorgi, 1959) и другим животным. Причем членистоногие, использующие менотаксическую ориентацию, могут долго удерживать в памяти угол между направлением движения к цели и объектом, по которому происходит ориентация.

Клещи *H. as. asiaticum* тоже обладают ориентационной памятью. Они, запомнив положение объекта, бегут к нему, не взирая на препятствия, экранирующие цель. В экспериментах клещи упорно бежали в сторону одного и того же объекта, несмотря на то, что их возвращали в исходную точку, после того как проходили часть пути к цели, а на равных расстояниях от точки выпуска были другие одинаковые с ним объекты. Если преследуемый объект исчезал со своего места, клещ обязательно совершал в прежнем направлении хотя бы одну пробежку. Иногда после 2–4-х безуспешных пробежек при возвращении его в исходную точку или после исчезновения цели он менял направление, и бежал к другому объекту, а если его возвращали, упорно стремился попасть на вновь выбранный объект. Пребывание клеща в темном непрозрачном сосуде в течение 1–3 минут перед повторным выпуском не сбивало его с пути, и он совершал пробежки в прежнем направлении. Проведенные 22 опыта, в которых клещей выпускали в сумме 149 раз, показали, что с достоверностью $P > 0,999$ можно утверждать о наличии феномена ориентационной памяти у клещей *H. as. asiaticum*.

В условиях пустыни наиболее удобно использовать в качестве ориентации при движении к цели – солнце. В опытах было установлено, что *H. as. asiaticum* ориентируется по солнцу во время движения к обнаруженному объекту, и разворачивались на 180° при “изменении” с помощью тента и зеркала положения солнца. Роль солнца более значительна при движении клеща к цели с большого расстояния (3 м и более), когда угловые размеры объекта составляют 20° и менее. По мере приближения к объекту ориентация по солнцу ослабевает. При угловых размерах объекта 45° ориентация по солнцу не наблюдается. Результаты 3 серий опытов с 309 клещами дают полное основание считать ($P > 0,999$), что в комплексе факторов, позволяющих клещам сохранять прямолинейность движения на объект, решающее значение принадлежит ориентации по солнцу.

У клещей с активным способом нападения обычно выделяют две ступени программы пищевого поведения: выход из укрытия и активное нападение на прокормителя, включающие преследование жертвы. Мы выделяем и обязательную третью программу «ухода в укрытие», которая имеется и у клещей с пассивным способом нападения. Все наши подопытные клещи через определенное время (обычно после суммарной пробежки на расстояние 60–80 м) отказывались от нападения, они старались уйти в укрытия такие, как трещины в земле, растительные остатки и т. д. Даже если они подходили к привлекающему объекту, то не взбирались на него, как это они обязательно делают, находясь в активном состоянии, а укрывались в его тени. Реальный период реализации 2-й программы пищевого поведения у клещей *H. as. asiaticum* очень ограничен по времени, по истечению которого мотивируется третья программа поведения.

ПОВЕДЕНИЕ КЛЕЩЕЙ С ПОДСТЕРЕГАЮЩИМ ТИПОМ НАПАДЕНИЯ НА ПРОКОРМИТЕЛЯ

Особенности поведения клеща D. niveus

Большинство представителей семейства Ixodidae фауны России не способны активно преследовать жертву для закрепления на ней с целью питания. В степной и лесостепной зонах многочисленны представители рода *Dermacentor*, где они занимают открытые и полукрытые биотопы, имеющие высокотравную растительность и кустарники. Многочисленны они и по опушкам лиственных лесов, хотя под пологом густого леса практически не встречаются. Вдоль проселочных дорог и троп наблюдается увеличение их численности (Померанцев, 1950; Чильдебаев, 1985; Филиппова, 1997; Данчикова, 1990). Для ожидания прокормителя они поднимаются на растительность, где располагаются на высоте от 50 до 150 см (Галузо, 1948; Олсуфьев, 1953).

Теоретически клещи к тропе могут привлекаться периодическим запахом, инфракрасным излучением и вибрацией почвы от проходящих животных. Ориентация этих клещей по какому-либо сигналу должна отражаться на их поведении, включающем комплекс целенаправленных движений.

В наших опытах было отмечено появление клещей на новых тропах через 2 дня после размещения большого числа клещей на одиночном кусте. Некоторые клещи через 6 дней появлялись на тропе, удаленной на расстояние 6 м. Чем чаще использовалась она для движения человека, тем больше их там концентрировалось. При этом перемещались они только к тем тропам, которые располагались с наветренной стороны. Имитация движения крупного животного, т. е. микросотрясения почвы в 1–1,5 м от них, видимых поведенческих актов не вызывало.

Перемещение клещей к тропам показывает их высокую чувствительность к запаху человека. Поведенческая реакция *Dermacentor niveus* на запах несколько отличается от таковой таежного клеща. Главное отличие в том, что при попадании на клеща запаха от человека, он в первую очередь распрямляет первую пару ног и если жертва находится на достаточно близком расстоянии (до 10–15 м), он почти сразу же выпрямляет 2-ю пару ног в горизонтальной плоскости, затем 4-ю пару, приподняв ее вверх. На веточке клещ удерживается 3-ей парой ног. Клещи преимущественно располагаются на вертикальных стеблях гнатосомой вниз. Зацепление любой из этих ног за проходящее животное или человека обеспечивает переход клеща на них.

В специальных опытах была исследована реакция клещей на запах человека, находящегося с наветренной стороны на различном расстоянии от места их концентрации. Время воздействия запаха на клещей ограничивалось 5 секундами, редко более. После каждого воздействия делали перерыв не менее 15 минут, во время которого клещи переходили из позы активного ожидания в – пассивного. Направление ветра контролировалось чувствительным флюгером. За поведением клещей в этих опытах следили с помощью зрительной трубы. Большое значение в восприятии запаха человека имеет скорость ветра. Наибольшее количество реагирующих клещей отмечалось при скорости ветра от 3 до 7 м (табл. 3).

При оптимальной скорости ветра с расстояния 15 м более половины из наблюдаемых в опыте клещей способны улавливать запах одиночного человека и выпрямлять первую, вторую и четвертую пары ног и готовиться к зацеплению, что указывает на высокую чувствительность этих иксодид к запаху потенциального прокормителя.

Клещи *D. niveus* поведенчески реагируют и на резко пахнущие вещества, не имеющие для них пищевой ценности, такие как бензин, керосин, дизельное топливо. В наших опытах они распрямляли ноги, когда мы проносили с наветренной стороны ткань, слегка пропитанную выше названными веществами. Площадь материи была около 0,5 м², расстояние между ней и клещами до 2 м. Учтена реакция более 400 особей.

Клещи рода *Dermacentor*, также как и клещи р. *Hyalomma*, имеют глаза, поэтому исключать возможность обнаружения жертвы с их помощью нельзя. Для выяснения потенциальной возможности обнаружения жертвы с помощью глаз провели опыты, в которых на расстоянии от 0,5 до 1,0 м дистантно показывали

цветные, белые и черные квадраты размером 50×50 см, не имеющих запаха человека.

Таблица 3. Реакция клещей *Dermacentor niveus* на запах одиночного человека на различных расстояниях от него, при разной скорости ветра

Расстояние до клещей в метрах	Скорость ветра в м/сек	Число клещей		
		наблюдали	из них реагировало	
			количество особей	в %
3	3 – 7	285	285	100,00±0,00
3	1–3 и >7	97	54	56,85±11,49
5	3 – 7	345	316	91,62±1,80
5	1–3 и >7	224	123	55,13±4,44
10	3–7	159	101	63,39±7,21
10	1–3 и >7	77	20	25,98±8,22
15	3 – 7	115	73	62,12±8,52
15	1–3 и >7	113	18	16,05±2,04

Всего было проделано по 7–10 опытов с 5 макетами, в каждом эксперименте наблюдали за реакцией не менее 20 особей, тем не менее, ни разу положительной реакции клещей не фиксировали. Но если макет поднимали выше так, чтобы тень от них падала на подопытных клещей, то наблюдали такую же реакцию как при воздействии запаха. Различие было лишь в том, что клещи переходили в позу покоя в 2–3 раза быстрее. При частом затенении, 3–5 раз за 20 секунд, клещи переставали реагировать. Плотные, с резкими краями тучи, давали такой же эффект, а на слабые, дающие не полную тень, клещи не реагировали.

Особенности поведения таежного клеща

Таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) также обладает подстерегающим (пассивным) типом нападения на прокормителя. Обычно этот клещ ожидает жертву, находясь на растительности, на высоте 25–60 см (Мариковский, 1945; Померанцев, Сердюкова, 1948). В условиях Западной Сибири, по нашим наблюдениям, большинство клещей располагается в 30–40 см над землей, и лишь в местах с высокой влажностью воздуха часть особей поднимается несколько выше. Ряд исследователей отмечали значительную концентрацию клещей вдоль лесных троп и дорог, а также на опушках леса (Померанцев, Сердюкова, 1948; Мариковский, 1959; Морозов, 1966; Федоров, 1968 и др.). Сигналами, по которым, возможно, ориентируются *I. persulcatus* перемещаясь к тропам, повидимому, те же, что и для *D. neveu*s.

Роль химических и вибрационных стимулов в привлечении клещей к тропам

Для того, чтобы точно установить роль химических и вибрационных стимулов в привлечении клещей *I. persulcatus* к тропам, провели опыт, в котором клещей, меченных групповой меткой, выпускали на удалении 1,0; 1,5; 3,0 и 4,5

м от двух новых троп. По одной из них регулярно проходил человек, на другой имитировалось движение крупных животных с помощью подвешенных над ней камней. Ежедневно на клещей воздействовали не менее 10 раз обоими стимулами. В течение проведения опыта клещи ежедневно выходили только к тропе, которая была источником запахового стимула. На тропе, которая была источником только вибрации, клещи не обнаружены (табл. 4).

Благодаря легко замечаемым меткам, по окончании опыта удалось собрать на экспериментальном участке значительную часть особей из участвовавших в нём. Ручной сбор клещей на всей территории с достаточно точной регистрацией места нахождения клещей показал, что большинство из обнаруженных на растительности клещей, переместилось в сторону запаховой тропы, часть особей осталась в точках выпуска, а часть переместилась параллельно тропам и лишь некоторые – к вибрационной.

Таблица 4. Динамика выхода клещей к запаховой тропе

Расстояние от точки выпу- ска до тропы в м	Количество выпущенных клещей	Количество клещей вышедших к тропе через....								Всего достигло тропы	
		суток после выпуска									
		1	2	3	4	5	6	7	8	абс.	в %
1,0	53	2	3	1	3	2	4	1	0	16	30,19
1,5	68	0	2	1	1	4	1	1	0	10	14,70
3,0	83	0	0	0	0	2	2	0	1	5	6,02
4,5	71	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2,82

Данный опыт однозначно показал, что периодическое воздействие запахом на клещей с расстояния до 4,5 м вызывает направленное перемещение значительной их части в сторону источника этого стимула, а чисто вибрационный стимул оказывает не совсем явное воздействие на клещей на расстоянии до 1,5 м.

Чувствительность *I. persulcatus* к запаху человека

Вышеизложенный эксперимент показал, что таежный клещ обладает довольно высокой чувствительностью к запаху человека. Как показали наши наблюдения, поведенческая реакция *I. persulcatus* при восприятии им запаха потенциального прокормителя несколько отличается от таковой, характерной для *D. niveus*. Во-первых, они на растениях располагаются преимущественно гнотосомой вверх, во-вторых, при восприятии ими запаха у них выпрямляется только первая пара ног, на которой у всех иксодовых клещей находится орган Галлера. По нашим наблюдениям, клещи *I. persulcatus* при попадании на них запаха от человека, находящегося на расстоянии более 5 м, поднимают первую пару ног, и членики ее обычно образуют дугу. В это время они могут синхронно их перемещать из стороны в сторону, совершая как бы сканирующие движения. При попадании запаха на клещей от близко расположенного человека их первая пара ног выпрямляется полностью, но конечности остаются разведенными в сторону, сканирующих движений ими они не совершают. При

сильном возбуждении (обычно, при нахождении человека в 1 м и менее) клещ может несколько отодвигаться от вертикальной (наклонной) веточки, на которой он ожидал прокормителя. Некоторые особи при этом даже падают на землю.

Поведенческую чувствительность (переход в позу активного ожидания под воздействием стимула) таежного клеща к запаху одиночного человека определили в специальном длительном опыте (40 дней). В опытах использовали группу клещей, собранных в период их активации после зимней диапаузы. Новых клещей на опытную площадку не добавляли. Перед началом экспериментов определили параметры оптимальной скорости ветра. Оказалось, что максимальное количество из наблюдаемых реагируют на человека при ветре, имеющим скорость 3–7 м/сек. Поэтому все опыты проводили при оптимальном ветре. В качестве источника запаха был мужчина 33 лет, вес 63 кг, рост 173 см. Максимальное количество клещей обнаруживало человека, удаленного на расстояние 3 м; по мере увеличения дистанции между ним и клещами доля реагирующих клещей уменьшалась (табл. 5).

По истечении месяца нахождения клещей на опытной площадке, у них произошло явное падение чувствительности, особенно на расстояниях 3 и 5 м. Уменьшилось и количество клещей на ней. Наиболее активные из них также четко реагировали на запах, но заметно быстрее успокаивались, переходя в позу покоя. Но с больших расстояний, 10 и 15 м, клещи реагировали почти также как в начале эксперимента. Это, вероятно, происходит в результате того, что запах с больших расстояний воспринимают только наиболее чувствительные особи. Поэтому можно предположить, что среди клещей имеются особи, отличающиеся более высокой чувствительностью.

Таблица 5. Изменение реакции таежного клеща на запах человека в течение сезона активности

Даты проведения опытов	Число клещей и их реакция на расстоянии от источника запаха							
	3 м		5 м		10 м		15 м	
	наблю-дали	реагиро-вало в %	наблю-дали	реагиро-вало в %	наблю-дали	реагиро-вало в %	наблю-дали	реагиро-вало в %
30.05	52	100,0	238	51,3	172	20,4	187	14,4
08.06	129	84,0	156	67,3	191	48,6	167	22,8
19.06	68	95,6	109	64,2	150	28,7	213	19,7
27.06	51	88,2	55	41,8	53	28,3	54	22,2
07.07	44	56,8	54	25,9	58	19,0	36	16,7

Установленная в опытах высокая чувствительность клещей родов *Ixodes* и *Dermacentor* по отношению к запаху, исходящему от человека, все же не отвечает на вопрос о значении возраста, роста, веса и пола в возбуждении клещей, ожидающих встречи с прокормителем. Для того, чтобы выявить различия в привлекаемости людей, они проходили на таком расстоянии, при котором их

обнаруживали не все подопытные клещи. По разнице в доли реагирующих клещей из участвующих в опыте, можно судить либо о качестве привлекающего запаха, исходящего от человека, либо о его количестве. Если клещи реагируют на количество запаховых веществ, то доля реагирующих должна увеличиваться при увеличении веса человека. Если их реакция зависит от качества запаха, т. е. индивидуальных особенностей человека, то изменение доли реагирующих иксодид не должно зависеть от его веса.

При оптимальной скорости ветра определяли чувствительность клещей к запаху 3-х групп людей, проходивших в 4-х и 6 м от клещей. Первую – представляли близкие по весу и возрасту мужчины. Одного из них, в возрасте 54 года (вес 72 кг, рост 174 см) с 4-х м обнаружили 82,8 % особей, с 6 м – 33 %. Второго в возрасте 40 лет (73 кг, 178 см) – 83,2 % и 34,3 %, третьего – 45 лет (78 кг, 180 см) – 82,3 % и 38,7 %.

Вторая группа мужчин была значительно моложе и легче по весу. На запах мальчика в возрасте 8 лет (вес 25 кг, рост 120 см) клещи положительно реагировали только тогда, когда он находился на расстоянии 2-х м. При скорости ветра 3–4 м/с на него реагировали около 60 % из наблюдаемых клещей. На юношу (20 лет, 60 кг, 170 см) с 4-х метров реагировали 50,5 %, с 6 м – 21,7 %.

Третью группу представляли женщины. Первую – при росте 170 см, весе 60 кг, возрасте 26 лет, с 4-х метров, при оптимальной скорости ветра, обнаруживали 57,2 % подопытных клещей, с 6 м – 31,3 %. Следующую (160 см, 55 кг, 40 лет) с 4 метров – 53,2 % клещей, а с 6 м – 23,2 %.

Судя по соотношениям прореагировавших клещей и веса привлекающих людей, главным фактором вызывающим подготовку клещей к нападению на хозяина, является количество запаха, которое соответствует их весу.

Испытание отдельных запаховых веществ, при незначительном пропитывании ими чистой ткани показало, что репеллент ДЭТА (в виде крема) в количестве 2 см³ вызывает положительную реакцию у клещей с близкого расстояния. С 2-х м 90 % подопытных клещей реагировали на эту ткань положительно, а с расстояния 4 м положительной реакции уже не обнаруживалось. Такая же ткань в следующей серии опытов пропитывалась потом человека, т. е. человек обтирал свое лицо и туловище. Её перемещение в 2 м от клещей вызвало положительную реакцию у 100 % клещей. Но через 20 минут они с 2 м на неё не реагировали. Это показывает, что пот содержит вещества, привлекающие клещей, но они либо очень летучие, так как быстро испаряются и рассеиваются, либо быстро разлагаются на инертные.

Реакция таежного клеща на тепловое излучение

Выше изложенные эксперименты показывают способность клещей воспринимать химические вещества, исходящие от человека, но от тепловых, исходит и тепловое излучение. Как показали наши исследования, у клеща *H. as. asiaticum* тепловое излучение жертвы для ориентации на нее не имеет заметного значения. Таежный клещ обитает в другой климатической зоне, где высокие температуры не характерны, поэтому исключать возможность восприятия им тепловых излучений не следует. Для выявления наличия тепловой

рецепции у таежного клеща провели специальные опыты, в которых на клещей воздействовали либо конвекционным тепловым потоком, либо инфракрасным излучением. Для того, чтобы исключить одновременного присутствия и запаховой компоненты, в качестве источника тепловых излучений использовали 10 литровую алюминиевую канистру, в которую наливали воду с температурой 42 °С, при понижении температуры до 36 °С, воду нагревали до исходного уровня (общеизвестно, что шерсть животных на солнце всегда имеет температуру выше, чем их тело). Конвекционные тепловые потоки переносятся воздушными потоками (ветром), а инфракрасное излучение распространяется равномерно во все стороны от нагретого источника и не зависит от направления ветра.

В наших опытах источник тепловых излучений с помощью канатно-блочной системы подводили на определенное расстояние от клещей, которые находились на специальных веточках. Расстояние между центром боковой поверхности источника тепла и местом нахождения иксодид равнялось 5, 10, 15, 20 и 50 см. Размер боковой стенки, обращенной к клещам, равнялся 34×27 см.

Для различения вида теплового потока, воздействующего на таежного клеща, следили за направлением ветра. При направлении ветра от источника тепла на клещей считали, что на них воздействует тепловой поток, в котором доминирует конвекционный перенос тепла. При направлении ветра от клещей к источнику тепла считали, что на иксодид действует тепловой поток, в котором инфракрасное излучение доминирует, а микро-завихрения, образующиеся при встрече направленных потоков воздуха с преградой, распространяются на небольшое удаление от нее.

Экспериментаторы всегда находились перпендикулярно направлению ветра на расстоянии 15–20 м, поэтому запах от них на клещей не попадал. Одноразовое воздействие на клещей обычно составляло от 10 до 30 сек. Вторично на иксодид воздействовали тепловыми излучениями через 10–15 минут. Положительной реакцией считали распрямление первой пары ног. Как показали опыты, конвекционные тепловые потоки, переносимые ветром, клещи чувствовали на всех исследованных расстояниях (табл. 6).

Тепловое излучение, в котором доминировало ИКИ, воспринималась только на расстоянии 5 и 10 см, что вызывает сомнение, так как в наших опытах был использован не точечный источник, а плоский нагретый предмет. Вероятно, поведенческая реакция, наблюдаемая в этих опытах, была результатом воздействия конвекционного тепла, переносимого микрозавихрениями при ударе ветра о плоскость преграды (нагретого тела). Так, как на расстоянии 10 см клещей реагировало почти в 8 раз меньше чем с 5 см, хотя расчет плотности потока ИКИ показал, что существенной разницы нет, так как мощность потока в 5 см и 10 см составляла 0,14 и 0,13 Вт/см², соответственно. В 15 и 20 см она была 0,11 и 0,08 Вт/см². Таким образом, данная серия экспериментов показала отсутствие у *I. persulcatus*, как и у *H. as. asiaticum*, специальной чувствительности к ИКИ.

Опытов по изучению чувствительности к ИКИ подстерегающих клещей *D. niveus* не проводили, но мы многократно полураздетыми подходили к этим клещам с подветренной стороны на расстояние 30–40 см и положительной реакции клещей не фиксировали, хотя на клещей воздействовало ИКИ, исходящее от нас. Поэтому можно считать, что чувствительностью к ИКИ эти клещи тоже не обладают.

Таблица 6. Реакция таежного клеща на тепловые излучения

Расстояние до клещей от источника тепла в см	Вид теплового излучения			
	конвекционное		инфракрасное	
	наблюдали особей	реагировало в %	наблюдали особей	реагировало в %
5	8	62,5	61	52,5
10	42	61,9	60	6,7
15	54	31,5	25	0,0
20	31	54,8	13	0,0
50	79	48,1	—	—

ОСНОВНЫЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АКТЫ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Согласно некоторым исследованиям, проведенным рядом исследователей (Балашов, 1960; Хижинский, 1963; Морозов, 1966 и др.), клещи не могут постоянно находиться на растениях, ожидая встречи с прокормителем. Они неоднократно спускаются на землю и уходят в подстилку, где у них происходит пополнение запаса влаги в организме. После этого процесса они способны вновь подниматься на растения. Большинство исследований, нашедших отражение в литературе, были проведены на ограниченных размерах небольших опытных площадках.

В данном эксперименте мы попытались выявить с помощью меток, появление новых клещей на учетной тропе, проложенной вдали от лесных троп и дорог, а также определить продолжительность их активной жизни в реальных условиях. Для этого проложили 3 учетных маршрута в разных по растительному составу биотопах. Маршруты были разбиты на 25 метровые отрезки и помечены соответствующими номерами. Клещей собирали стандартным флагом, применяемом для учета численности иксодид, по обеим сторонам маршрута протяженностью 1 км. Отлавливаемых клещей метили групповой меткой, отрезая у пойманных иксодид определенный членик лапки одной из ног, за исключением первой пары. Как показали ранее проведенные специальные опыты, такая ампутация на продолжительность жизни, активность клещей, заметного влияния не оказывала. В случае отлова уже меченых клещей их дополнительно не метили, а лишь фиксировали место нахождения и вновь выпускали. Периодичность сборов составляла 1 раз в 5–6 дней. Время сбора совпадало с периодом максимальной суточной активности иксодид в данной ме-

стности. Разбивка учетного маршрута на строго фиксированные отрезки позволила в большинстве случаев надежно выявлять персональное появление клещей на нем более двух раз.

Учетные маршруты были проложены: по краям зарослей караганы, таволги, растущих на большом лугу, по зарастающей вырубке, захламленной порубочными остатками, по осиннику 10–15 летнего возраста, возникшему на месте старой вырубки. Доля вторично отлавливаемых иксодид в общем балансе, среди собираемых в учетах на флаг, была различной (табл. 7).

Таблица 7. Число клещей, помеченных и пойманных повторно на постоянных маршрутах

Биотоп	Период активности								
	подъем					пик		спад	
	помечено клещей	поймано повторно			помечено клещей	поймано повторно		помечено клещей	поймано повторно
		1 раз	2 раза	3 раза		1 раз	2 раза		1 раз
Кустарниковый луг	162	34	17	4	84	8	1	—	—
Вырубка	94	18	4	0	84	18	0	156	8
Молодой осинник	34	12	0	0	60	4	0	66	6

В биотопе кустарникового луга большая часть из встреченных 2 и более раз была из сборов, предшествовавших пику численности. Время, прошедшее от первой до последней поимки клещей на флаг, составляло от 5 до 30 дней, но наибольший возврат клещей наблюдался через 10–15 дней. У большинства встреченных после мечения 2 раза, период повторных отловов также составлял от 20 до 30 дней, лишь у 2 особей он равнялся 40 дням. 3 раза в течение трех недель на маршруте отловилось всего 4 особи. Клещи, помеченные в конце периода максимальной численности, второй раз встречались реже. И продолжительность периода повторных встреч была меньше 16 дней. Следует отметить, что пик численности в этом биотопе был очень растянутый во времени и не имел четких границ, он продолжался с середины мая до начала июня. На проложенной по выручке тропе вторично клещи встречались реже по сравнению с выше описанным биотопом. Наибольший возврат (23,4 %) и период повторных отловов (до 30 дней) отмечен у иксодид, помеченных в период подъема численности, из них дважды встречено лишь несколько особей (табл. 7). Доля вторично отлавливаемых, из помеченных во время пика численности, была несколько ниже (21,4 %). Они встречались только на протяжении 20 дней, но более 2 раз клещи из этой группы не встречались. Наименьший возврат (5,1 %) и более короткий (до 10 дней) период встреч наблюдался у клещей, помеченных во время спада численности.

В биотопе молодого осинника более двух раз клещи не встречались, а наибольший возврат (35,3 %), среди меченых клещей был в период подъема численности (табл. 7). Время повторных отловов составляло всего 11 дней. Клещи, помеченные в период пика численности и после него, в основном встречались через 5 и редко через 10 дней. Доля таких иксодид была низкой и составила 6,7 % и 9,1 %. Более чем 2 раза иксодиды на этом маршруте не встречались.

Данный эксперимент показал, что в реальных условиях новые клещи постоянно появляются на учетном маршруте в течение всего периода активности, следовательно, можно предположить, что это происходит у всех лесных троп и дорог.

Наличие факта повторного вылова помеченных клещей говорит об их способности оставаться вблизи тропы, а их отловы через 1 или даже 2, 3 сбора говорят о том, что они могут быть в недостижимости флага, т.е. находиться в подстилке на поверхности почвы в неактивном состоянии. Вполне возможен вынос клещей с тропы. Мы неоднократно отлавливали помеченных клещей на удалении до 50 метров от места последней их поимки, и попасть туда они могли только в результате их переноса прокормителем, закрепиться на котором они по ряду причин не смогли.

Возможности обнаружения таежным клещом полового партнера

Концентрация клещей *I. persulcatus* в отдельных местах для ожидания прокормителя может одновременно значительно облегчать встречу полов вне хозяина. Рядом исследователей было показано, что таежные клещи могут копулировать вне прокормителя. Поэтому у них в комплексе поведенческих актов во время активности при ожидании прокормителей может присутствовать и половое поведение, что отличает их от представителей родов *Dermacentor* и *Hyalomma*. По мере старения популяции доля оплодотворенных самок, находящихся на растительности, увеличивается (Репкина, 1973; Успенский и др., 1978; Бабенко и др., 1979 и т. д.).

Теоретически возможность встречи полов вне хозяина может происходить, если у них имеется дистантная феромонная коммуникация. То, что иксодовые клещи обладают феромонной коммуникацией, показано в работах ряда авторов (Леонovich, 1979; Sonenshine et al., 1982; Gothe, 1987; Norval et al., 1991; и др.). Ими выявлены вещества для привлечения самцов самками у одних видов, у других видов они привлекают особей обоего пола. Половые и агрегационные феромоны выявлены у представителей родов *Amblyomma*, *Ornithodoros*, *Rhipicephalus*, *Boophilus*, *Dermacentor*. Но для таежного клеща таких исследований не проводилось. Лишь для *I. ricinus* J.F. Graf (1975, 1978) показал возможное наличие у самок полового феромона. Поэтому мы попытались определить у них сам факт наличия феромонной коммуникации между полами, и определить радиус восприятия полового феромона вне хозяина.

Для определения радиуса феромонной коммуникации у таежного клеща провели три серии экспериментов. В первой серии исследовали наличие факта перемещения самцов к неоплодотворенным самкам с расстояний 10, 25 и 50

см. Во второй – наоборот, проверяли способность самцов привлекать самок. В третьей серии проверяли наличие коммуникации полов по следовым меткам, которые, возможно, оставляют клещи во время подъема на растение.

В первых двух сериях группу самцов или виргинных самок помещали в садок, а меченных групповой меткой особей противоположного пола выпускали на расстояниях 10, 25 и 50 см в четырех противостоящих точках.

После выпуска самцы или соответственно самки постепенно расплзались во все стороны. На садках с особями противоположного пола при наличии естественной растительности, сравнимой по высоте с садками, они обнаруживались редко. В опыте при выпуске самцов в 10 см от садка с самками, в течение 20 дней, из 103 выпущенных на садке с самками было обнаружено только 2 особи. При выпуске 273 самцов в 25 см от самок на садке не было обнаружено ни одного. Из 320 самцов, выпущенных в 50 см, встречено 2. Таким образом, данная серия опытов показала отсутствие явного направленного перемещения самцов к самкам с расстояния 10 и более сантиметров.

При выпуске самцов на площадках, имеющих очень редкую растительность высотой менее 5 см, на садках они обнаруживались чаще. Так, с 10 см к самкам пришло 16 из 200 выпущенных, а с расстояния 25 см – 12 из 250. Тем не менее, эти результаты, по нашему мнению, получены не по причине привлечения самцов самками, а вследствие отсутствия достаточно высокой растительности на площадке, на которой они бы могли подняться для ожидания встречи с хозяином. Это заставляло клещей совершать разнообразные перемещения и приводило к более частым случайным встречам с садками, где они задерживались, находясь над землей, что заставляет их делать врожденный рефлекс.

При проведении второй серии опытов выяснилось, что на пространственное распределение самок, садок с самцами также заметного влияния не оказывает. Так, в одном опыте к садку с 10 см из 99 выпущенных самок не пришло ни одной, а в другом с 25 см из 200 – 2 особи. Общая картина их распределения была хаотической. В совокупности рассмотренные серии свидетельствуют об отсутствии дистантной коммуникации и целенаправленного перемещения между половыми партнерами таежного клеща с расстояния 10 см и более.

В последней серии клещей выпускали на искусственную площадку, в качестве которой использовали лист фанеры площадью до 2,5 м². Растительность моделировали деревянными стержнями диаметром 0,8 и высотой до 40 см. Использование густо расположенных кругами палочек (с интервалом 5–7 см между ними на площади более 1 м²) не выявило направленного движения особей в сторону противоположного пола. В этой серии на искусственную растительность поднималось до 70 % клещей.

Прямые наблюдения за поведением клещей показали, что они перемещаются с частой сменой направления движения, причем при наличии наклона предпочитают двигаться в сторону подъема. На стержни клещи поднимаются лишь после того, как заденут их первой парой ног. На вершине после ее обследования они обычно принимают позу покоя, а некоторые спускаются вниз

и ползут дальше. Оставшиеся на вершине клещи обычно находятся на ней от нескольких минут до 3 суток (очень редко) и затем покидают её. Практически в течение суток почти все клещи меняют место ожидания прокормителя. Через сутки начинается сокращение числа особей ожидающих прокормителя из-за ухода их, вероятно, в подстилку. По мере старения популяции частота смены места ожидания уменьшается, так как особи находятся на одном месте более продолжительное время. Если на площадке имеется листва или иные растительные остатки и активный клещ, ищущий место для ожидания хозяина, наткнулся на них, то он обязательно поднимается и подолгу обследует их, затем опускается вниз и продолжает движение пока не встретит более высокий объект. Никакого предпочтения, занятых другими клещами стержней, ползающие по площадке особи не оказывали. Такое перемещение клещей при отсутствии запаха теплоткровного приводит к относительно равномерному распределению их на модельной растительности и частой смене места ожидания хозяина. Но разреженная (по сравнению с естественным в нашем регионе травостоем) искусственная “растительность” снижала вероятность случайной встречи клещей с отдельными “травинками”, вследствие этого значительная часть особей уходила за пределы экспериментальной площадки, где дистантно следить за их перемещением даже с применением оптических приборов невозможно.

Многочасовые наблюдения за поведением отдельных особей показали, что клещи реагируют друг на друга обычно при контакте. Как на горизонтальной, так и на вертикальной поверхности самец обычно реагирует на виргинную самку только после того, как заденет ее первой парой ног. После касания первой парой ног спинной поверхности самки она замирает на месте, и самец некоторое время (1–2 мин) обследует ее, затем закрепляется под ней. После закрепления самца самка может продолжить свое движение. Аналогичное действие на самку оказывает и прикосновение лапок или антенн других членистоногих (муравьев, жуков и т. п.), что мы неоднократно наблюдали. Во время обследования вершины стержня поднявшийся туда самец всегда находит сидящую в позе покоя самку. Целенаправленные его движения в этот момент или случайные – определить невозможно.

Все же о наличии дистантного восприятия самцом виргинной самки говорят наши многократные наблюдения. Так, если к находящемуся в позе покоя самцу поднялась виргинная самка, то через некоторое время (обычно не более 10–20 с) он активизируется и начинает частые перемещения по вершине и довольно быстро находит ее. Такую реакцию самца на появившуюся самку фиксировали десятки раз во время прямых многочасовых наблюдений. Все это указывает на то, что самцы воспринимают какой-то сигнал от самки. По-видимому, от нее исходит запах полового феромона, который, вероятно, имеет очень небольшую концентрацию, поэтому расстояние, с которого его может почувствовать самец, небольшое, около 1 см. Многократно мы наблюдали резкое изменение направления движения самца в сторону самки и на поверхности модельной площадки. И в этих случаях они меняли направление своего

движения с расстояния 1–2 см (более точно это расстояние с помощью оптических средств определить невозможно). Все это указывает на то, что радиус феромонной коммуникации у таежного клеща вне хозяина, т. е. в естественных местах обитания, составляет около 1 см.

ОСОБЕННОСТИ ОБИТАНИЯ КЛЕЩЕЙ РОДА *Ixodes* НА АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Знание особенностей поведения таежного клеща на всех этапах его пищевого поведения, направленных на реализацию важнейших жизненных функций, позволяет довольно точно определить и места их вероятного нахождения как в естественных биотопах, так и искусственно созданных человеком парках, садах, скверах, а также в окрестностях крупных городов, которые имеют большую антропогенную нагрузку.

Для того, чтобы клещи смогли прижиться на территории города необходимы условия для осуществления ими полной программы пищевого поведения. Для этого, во-первых, на земле должно быть много укромных мест, где у сытых самок должно проходить созревание яиц и последующее развитие преимагинальных стадий, а отродившиеся имаго проходят период дозревания и зимуют. Затем у них под влиянием комплекса экологических факторов мотивируется первая ступень пищевого поведения, включающая комплекс двигательных актов для нахождения вертикальных стеблей растений, на которых они могут ожидать встречи с прокормителем. Во-вторых, клещи, которые не смогли за определенное время попасть на прокормителя, должны иметь возможность быстро найти места повышенной влажности, чтобы восполнять запас влаги, теряемой организмом при ожидании, во время горизонтальных и вертикальных перемещениях.

На территории г. Томска был прослежен уровень заселенности клещами рода *Ixodes* наиболее крупных парков, садов, лесопарков, аллей, скверов и т.п. Возраст этих посадок различается значительно, есть среди них созданные более чем 100 лет назад, есть и более молодые массивы посадок. Все они находятся в разной степени ухоженности. Одни регулярно окультуриваются, другие не подвергаются очистке или она проводится очень редко или частично. В каждом из этих массивов складываются своеобразные экологические условия, что не может не сказаться на уровне заселенности их клещами. На окраинах г. Томска в непосредственной близости от жилых построек растут как естественные леса, так и искусственные посадки возрастом 40 и более лет.

Непосредственно внутри города среди построек расположены такие крупные парки, как Лагерный сад, Университетская роща, Городской сад, Буффсад, опытное хозяйство Ботанического сада, Михайловская роща и серия более мелких скверов и аллей. На окраинах города у границы жилых строений расположены стадион Политехнического университета, лесопарк вдоль Иркутского тракта, кладбище Южное, Мокрушинский лесопарк, лесопарк Академгородка, лесопарк Спичечной фабрики и Областной клинической больницы.

цы. Все перечисленные зеленые зоны отличаются по рельефу, составу растительности, уровню антропогенной нагрузки.

Мониторинговые учетные или эпизодические сборы клещей проводили в названных зеленых территориях города, начиная с момента схода снега весной, и продолжались до окончания встречаемости клещей. Результаты сборов клещей приведены в табл. 8.

Таблица 8. Встречаемость клещей на территориях городских парков (1996–2005 гг.)

Места сборов клещей	Средняя численность иксодид на 1 учетный км за сезон года									
	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
Университетская роща	0,14 ±0,14	0,11 ±0,11	0,0	1,20 ±0,4	1,00 ±0,4	0,20 ±0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Лагерный сад	0,14 ±0,14	1,49 ±0,53	0,63 ±0,48	2,50 ±0,87	1,50 ±0,64	0,0	0,0	2,78 ±0,56	1,25 ±1,2	2,4 ±1,3
Опытное хозяйство Бот.сада	0,32 ±0,15	0,16 ±0,11	–	–	–	–	–	–	–	–
Михайловская роща	0,17 ±0,16	0,0	–	0,08 ±0,08	0,0	–	–	–	–	1,4 ±1,2
Городской сад	0,0	0,0	–	0,0	0,0	–	0,0	0,0	0,0	0,0
Буфф-сад	–	0,0	0,0	–	0,0	–	–	0,0	–	0,0

Примечание. Прочерк обозначает, что учетных сборов не было

Исследования показали, что клещи обнаруживаются, только в тех парках, где имеются большие участки покрытые древесно-кустарниковой растительностью с выраженным травянистым ярусом и где сохраняется, накапливаясь годами осенний лиственный, веточный и травяной опад. Там, где ежегодно или периодически отмершая растительность убирается и вывозится, клещи в учетных сборах на стандартный флаг не отлавливаются (Городской и Буфф сады, а также аллеи и скверы). Численность иксодид очень низкая (Университетская роща, Михайловская роща, опытное хозяйство Ботанического сада), где опад частично механически разрушается людьми.

Следует отметить, что в городских парках нет четко выраженной концентрации клещей вдоль тропинок и дорожек. Происходит это, по нашему мнению, в результате того, что довольно много людей перемещаются хаотично и поэтому не создается четко выраженного потока пахучих веществ, который вызывает направленное передвижение иксодид, что происходит в естественных местах их обитания.

Главным критерием пригодности парка для заселения его клещами и дальнейшего поддержания высокой численности является наличие развитой подстилки на его большей территории. Только в таких условиях клещи могут осуществлять в полном объеме программу пищевого поведения. Если подстилка слабо выражена вследствие механического разрушения гуляющими людьми и переуплотнена, то клещи в поисках оптимальных условий для вос-

полнения запасов влаги или поиска мест сытыми самками для яйцекладки вынуждены долго передвигаться, и значительное их количество погибает от обезвоживания, так как известно (Балашов, 1998), что при передвижении у них резко увеличивается потеря влаги организмом. Особенно трудно выжить в таких условиях преимагинальным стадиям даже при наличии большого числа прокормителей в качестве которых, согласно нашим исследованиям, бывают домовая и полевая мыши, птицы, гнездящиеся здесь, а также прикормленные горожанами бурундуки и белки (в некоторых парках).

В лесах, прилегающих к городским постройкам, условия обитания клещей рода *Ixodes* более благоприятные, так как их территория большая, а антропогенная нагрузка на единицу площади меньше. Здесь перемещение людей происходит главным образом по тропинкам и пешеходным дорожкам. Осенний опад сохраняется и образует проминающуюся под ногами подстилку на большей части этих лесопарков. Результаты многолетних мониторинговых сборов клещей приведены в табл. 9.

Наименьшая численность иксодид в начальный период наблюдений отмечалась на территории межвузовского стадиона и в лесопарке ОКБ. В первом – клещи отлавливались главным образом среди искусственных ленточных посадок сосны и кустарников с примесью осины и березы, а их численность росла весь период наблюдений, благодаря постепенному предотвращению весенних палов. В районе ОКБ значительного увеличения не было из-за очень высокой рекреационной нагрузки. На территории Мокрушинского лесопарка численность иксодид невысокая, хотя превышает численность иксодид в городских парках. Обширная территория этого парка, также как и вышеописанная, имеет значительные площади искусственных 40 летних посадок, но сплошных, а не ленточных. Значительная площадь занята естественными березовыми, с небольшой примесью других пород, лесами. Так же имеются большие лесные поляны. Лесопарк имеет редкую сеть грунтовых дорог и пешеходных тропинок. Клещи здесь встречаются главным образом по опушкам леса и вдоль пешеходных дорожек. На большей части этого лесного массива лиственной опад не образует мощной подстилки из-за большого количества молодых сосновых посадок и разреженности березового леса. Как следствие, количество клещей невелико и лишь в отдельные годы составляет несколько особей на 1 км учетного маршрута (табл. 9).

Кладбище «Южное» самый маленький по площади лесопарк, расположенный на окраине города. Он имеет общую площадь около 0,5 км², где захоронения прекращены в начале 60-х годов XX века. На территории кладбища имеется довольно плотный древостой из лиственных пород (береза, осина, тополь, сосна) 100-летнего возраста, имеется многочисленный подрост древесный, а также развит кустарниковый ярус. Травянистый ярус в зависимости от освещенности того или иного участка представлен либо разнотравьем, либо высокотравными крупнолистными видами растений. Уборка лиственного опада производится только на участках воинских захоронений. На остальной терри-

тории он накапливается из года в год и образует довольно мощную, проминающуюся под ногами, подстилку.

Кладбище мало посещаемое, за исключением отдельных поминальных дней. Здесь относительно высокая численность иксодид (табл. 9). Клеши встречаются с момента стаивания снега до конца июня, а в наиболее умеренно теплые и влажные летние периоды – до конца первой декады июля. Распределение клещей по территории неравномерное, наибольшее их количество обнаруживается вдоль тропинок и дорожек, а вдали от них клещи встречаются реже. Отсутствуют они только на участках воинских захоронений, так как там ежегодно убирается весь лиственный опад.

В других лесопарках, примыкающих к городу, численность иксодид имеет относительно небольшие колебания по годам наблюдений и составляет от 2 до 7 особей на 1 учетный км, в среднем, за сезон.

Таблица 9. Встречаемость клещей в лесах, расположенных на окраинах города

Места сборов клещей	Средняя численность клещей за сезон года на 1 учетный км									
	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
Мокрушинский лесопарк	1,92 ±0,72	–	–	1,45 ±0,89	1,91 ±1,01	1,38 ±0,46	5,33 ±2,52	1,87 ±0,52	4,56 ±1,92	1,28 ±0,8
Стадион ТПУ	0,40 ±0,20	0,72 ±0,21	1,10 ±0,95	2,78 ±1,54	2,71 ±1,33	3,96 ±1,99	5,29 ±2,43	12,58 ±5,04	4,56 ±1,38	5,8 ±2,12
Кладбище Южное	3,00 ±0,79	3,03 ±1,08	3,15 ±0,76	7,22 ±2,44	3,66 ±2,11	3,73 ±1,34	5,14 ±3,18	17,80 ±9,76	11,74 ±4,3	30,3 ±8,9
Иркутский тракт	2,17 ±0,43	4,07 ±1,75	2,80 ±0,46	4,41 ±1,32	2,91 ±1,14	2,17 ±0,43	–	–	–	–
Академгородок	3,71 ±0,60	–	–	7,10 ±1,66	4,00 ±1,40	–	–	–	–	–
Кладбище Восточное	3,25 ±0,94	–	–	5,87 ±0,72	2,10 ±0,51	–	–	–	–	–
Лесопарк ОКБ	–	–	0,34 ±0,19	–	0,78 ±0,34	–	–	1,09 ±0,67	–	–

Примечание. Прочерк обозначает, что учётных сборов не проводили

Следует отметить, что на территории города и на его ближайших окраинах в учетах отлавливаются 2 вида рода *Ixodes*, это виды *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* Rom. 1946, причем, в последние годы он (*I. pavlovskyi*) доминирует по численности практически во всех исследованных местах, где подстилка менее толстая и травяной покров разрежен. Наши наблюдения показали, что его поведение не отличается от – *I. persulcatus*, но он ожидает прокормителя на высоте до 20 см.

Более высокая численность клещей в примыкающих к городу лесах создается благодаря тому, что там имеется больше мест, где они могут быстро находить благоприятные места, и вероятность их гибели от обезвоживания зна-

чительно снижается. Здесь существенно больше численность и шире круг прокормителей, как преимагинальных фаз, так и имаго. Последние могут питаться не только на домашних и бродячих собаках, но и на зайцах, которые периодически заходят в эти леса. Более упорядоченное передвижение людей создает условия для концентрации клещей вдоль троп и дорог, чем облегчается встреча полов. В целом, в этих лесах поведенческие акты, направленные на поиск мест ожидания прокормителя или мест для восполнения запасов влаги, расходуют значительно меньше энергии, так как не требуется преодолевать значительных открытых пространств.

Несмотря на низкую численность иксодид на территории города они представляют серьезную угрозу, так как являются переносчиками ряда опасных природно-очаговых инфекций. Специальные исследования показали наличие в городских клещах вируса клещевого энцефалита и боррелий, вызывающих болезнь Лайма (Романенко, 1999; Романенко, Панкова, 2001; Панкина и др., 2006).

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПОВЕДЕНИЕ ИКСОДИД

Как отмечал выдающийся российский энтомолог и паразитолог В.Н. Беклемишев (1951), одним из важнейших этапов в становлении паразитизма у членистоногих является перестройка поведения и соответствующие изменения в нервно-чувствительном аппарате, обеспечивающих нахождение прокормителя. Проведенные нами полевые исследования поведения иксодовых клещей, обитающих в разных климатических зонах, подтверждают высказывание В.Н. Беклемишева. Каждый из исследованных видов, в соответствии с экологическими условиями, имеет определенный набор поведенческих актов и способен ориентироваться по стимулам, исходящим от потенциальных прокормителей. Эти программы поведения обеспечивают им максимальное приспособление к абиотическим факторам окружающей среды.

Некоторые этапы поведения являются общими для всех исследованных видов не зависимо от условий обитания. Одним из таких этапов является «уход в укрытие» для защиты от неблагоприятных условий окружающей среды, выделенный С.А. Леоновичем (1989, 2005) для клещей с пассивным способом нападения и имеющих особую программу поискового поведения. По нашему мнению, программа поведения «уход в укрытие» присутствует и у клещей с активным способом нападения на прокормителя. Как и большинство животных, клещи имеют характерный для вида температурный оптимум, и влажностный режим окружающего воздуха, который, по нашему мнению, является важнейшим регулирующим фактором.

Любое членистоногое теряет влагу за счет того, что некоторое ее количество постепенно выходит через покровы и дыхательную систему. Чем ниже относительная влажность воздуха, тем большее количество воды испаряется, что приводит к быстрому обезвоживанию организма членистоногого. Наибольшее количество воды теряется клещами во время нахождения их в активной фазе,

когда они активно ищут прокормителя, и несколько меньше – при пассивном ожидании его, находясь на растительности. В это время запасы ее в организме неизбежно уменьшаются, так как идущие в организме метаболические процессы, связаны с расходом ее запасов (Lees, Milne, 1951; Балашов, 1960; Needham, Teel, 1991). Поэтому можно считать, что любой вид клещей, если он обитает в условиях относительной влажности воздуха значительно меньше 100 %, неизбежно подвергается риску погибнуть от обезвоживания. Это, вероятно, относится ко всем иксодидам, ведущим более или менее подвижный образ жизни. Поэтому виды, которые ведут открытый, наземный, активный образ жизни, для того, чтобы избежать иссушения, должны обладать чувствительной системой, способной оценивать количество влаги в организме и, соответственно, менять мотивы поведения. Например, прекращать преследование жертвы (у клещей рода *Hyalomma*), или уходить с места ожидания прокормителя (у родов *Ixodes* и *Dermacentor*). Наши исследования показывают, что у клещей, ожидающих встречи или преследующих прокормителя, периодически меняется мотив поведения, а это свидетельствует о наличии у них механизма оценки запаса воды в организме. Поэтому все исследованные клещи имеют ограниченное время активности, по истечении которого они перестают реагировать на стимулы, исходящие от прокормителя, и уходят в укрытия или подстилку, где впадают в неактивное состояние. В это время у них происходит восполнение запаса влаги.

Для клещей, обитающих в аридной зоне (пустыни и полупустыни), время активного поиска прокормителя и нападения на него ограничено десятками минут. За этот период они способны преодолевать максимум 100, а чаще 60–80 м, после чего у них происходит смена мотива поведения, и они начинают поиск укрытия, где впадают в неактивное состояние. Подобную смену поведения мы наблюдали во время проведения экспериментов с *H. as. asiaticum*. Поэтому приходилось постоянно учитывать пройденное расстояние каждым подопытным клещом и, кроме того, в перерывах укрывать клещей в тени (Романенко, 1977, 1979, 2002).

Клещи *I. persulcatus*, хотя и обитают в лесной зоне, где относительная влажность воздуха несравненно выше, чем в пустыне, всячески избегают прямых солнечных лучей во время ожидания прокормителя. Тем не менее, наши прямые наблюдения показывают, что они находятся на самых удобных местах ожидания непостоянно (Романенко, 1988, 1991, 2006). Они периодически уходят на поверхность почвы, где, перемещаясь по поверхности, а затем в подстилке, находят места повышенной влажности и там проводят длительное время, не реагируя на потенциальных прокормителей. Поэтому в наших опытах мы повторно отлавливали клещей, обычно, только после длительного периода, прошедшего с момента их мечения при первой поимке (Романенко, 1988). В нашем опыте (Романенко, 1984) по привлечению клещей альтернативными сигналами к тропам пребывание клещей в неактивном состоянии в подстилке привело к тому, что по окончании эксперимента только часть осо-

бей (107 из 195, выпущенных на опытную площадку), была найдена на поверхности.

Самые долгоживущие клещи рода *Dermacentor*, вероятно, не могут долго находиться на растениях в ожидании хозяина, и тоже периодически спускаются с них для нахождения мест повышенной влажности в подстилке. Вертикальные, регулярные миграции этих клещей наблюдали W.D. McEnroe, M.A. McEnroe (1973), Robertson et al. (1975), Н.М. Окулова (1978), М.Я. Рухьян (1987) и др. Поиск убежища у подстерегающих пастбищных клещей основывается на способности к ориентации по градиенту влажности воздуха в наземном слое воздуха, т. е. на использовании гигротропизма во время поиска мест с повышенным содержанием паров воды в воздухе. Наши многочисленные наблюдения и опыты, а также обширные литературные сведения говорят о наличии у клещей такого рода тропизма (Lees, 1946; Лутта, Шульман, 1958; Балашов, 1960; Хижинский, 1963; W.D. McEnroe, M.A. McEnroe, 1973; Gigon, 1985; Леонович, 1989; Романенко, 2002, 2003, 2005 и др.).

Возможно, что активный способ нападения на прокормителя у клещей рода *Hyalomma*, с использованием органов зрения выработался в ходе эволюции не только как приспособление к открытым пространствам зоны их обитания. Главное, что эти клещи приобрели, переходя на зрительное восприятие прокормителя – значительное сокращение времени поиска источника пищи. Этот факт для них очень важен, так как зрительная рецепция позволяет более надежно определить наличие прокормителя на расстояниях быстрой его досягаемости, а менотаксическая ориентация по солнцу служит надежным способом для максимального сокращения пути к цели. Редкая растительность пустынь так же способствует быстрому передвижению по поверхности земли, что позволяет данным клещам выживать в сухих условиях при низкой относительной влажности воздуха и избегать перегрева под палящими лучами солнца днем, а также находить прокормителя при невысокой плотности крупных диких животных. Они способны узнавать о приближении прокормителя не только визуально, но и во время нахождения в укрытиях, благодаря тому, что способны улавливать микросотрясения земли, вызываемое идущими животными (Романенко, 1979). Кроме того, в этот период они воспринимают и запах теплокровного. То есть, эти рецепторные системы способны мотивировать первую ступень поискового поведения (выход из убежища) и сразу же – переход на вторую ступень (поиск и преследование потенциального прокормителя).

У клещей, обитающих в более влажных условиях (р. *Dermacentor*), где на поверхности почвы имеется довольно густой растительный покров, выработался в ходе эволюции иной способ нападения на прокормителя – подстерегающий (пассивный). Произошло это потому, что быстрое передвижение клещей, с целью максимального быстрого попадания на прокормителя по поверхности земли невозможно при наличии относительно густой растительности. Пассивный способ нападения на прокормителя заставил их перейти на иной

способ обнаружения его, т. е. по химическому сигналу, исходящему от животного. Для ожидания прокормителя эти клещи стали подниматься на растительность, где располагаются на краевых листьях, стеблях высокотравной растительности, веточках кустарников и т. п., чтобы при зацеплении за хозяина сразу перейти на его тело. Одновременно с этим у них произошло значительное увеличение чувствительности органа хеморецепции. Клещи рода *Dermacentor* стали способны улавливать запах животного с большого расстояния, измеряемого 10 и более метрами (Романенко, 2006). Роль имеющихся у них глаз ограничена, так как они способны воспринимать только резкое падение освещенности, но это при определенных условиях может обеспечивать подготовку к зацеплению за прокормителя.

Клещи рода *Ixodes* не имеют глаз, поэтому они изначально используют для ориентации только органы хеморецепции, как наиболее помехоустойчивые в биотопах с богатым растительным покровом. Некоторые представители этого рода (*I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *I. ricinus*) так же, как и клещи рода *Dermacentor*, тоже для ожидания прокормителя поднимаются на растительность.

Несмотря на пассивное ожидание, время нахождения клещей вне укрытий тоже ограничено, но несравненно более продолжительное, чем у пустынного клеща, хотя на уровне травяного покрова влажность воздуха несколько выше, чем над ним (Gigon, 1985). Поэтому клещи обязательно опускаются на поверхность почвы, где в подстилке находят места высокой влажности воздуха.

Пассивное ожидание хозяина у этих клещей сочетается с активным поиском мест, где встреча с прокормителем более вероятна. Для этого они совершают горизонтальные миграции, руководствуясь, слабыми химическими сигналами, исходящими с мест регулярного прохода животных и остаточному запаху, остающемуся на тропах и лесных дорогах (Романенко, 1984, 1985). В своих экспериментах нам удалось показать, что эти клещи способны относительно точно перемещаться в сторону источника эпизодического запаха, не реагируя при этом на вибрацию почвы, вызванную передвигающимся животным. Подобное перемещение и концентрацию этих клещей у троп и лесных дорог наблюдали многие исследователи, такие, как П.И. Мариковский (1959), Н.Г. Олсуфьев, (1953), В.И. Волков, К.С. Татаренко (1966), М.К. Чильдебаев (1985), J.F. Carroll, J.J. Grasela (1986), Г.А. Данчикова (1990) и др.

Кроме активного перемещения в сторону троп и дорог, клещи совершают регулярные перемещения в местах ожидания жертвы. При отсутствии привлекающих стимулов, клещи переходят с одного места на другое. Особенно активен в этом отношении таежный клещ. Этот вид клещей, находясь в активном состоянии, обязательно регулярно меняет свое место ожидания – опускается с одной травинки и поднимается на первую, встретившуюся на его пути, если время ожидания затягивается. Это приводит к сокращению продолжительности цикла активности, но увеличивает вероятность встречи с половым партнером в природе (Романенко, 2006). Более частая смена мест наблюдается у клещей в первой половине сезона их активности. Наши наблюдения и эксперименты показали, что радиус феромонной коммуникации у них относительно небольшой и составляет около 1 см. Поэтому частые перемещения (обычно на

одном месте они находятся менее 1 суток, редко более продолжительное время) способствуют повышению вероятности случайной встречи с половым партнером либо в месте ожидания на растении, либо на поверхности земли при перемещении на новое место, в том числе, при движении в сторону привлекающего стимула. Рефлекс подъема на любое возвышение, которое он задевает своей первой парой ног, приводит к тому, что их движение в абсолютном, прямолинейном выражении к цели чрезвычайно замедляется, но повышается вероятность случайной встречи с половым партнером. Следует отметить, что реагирует таежный клещ на вертикальные (возвышающиеся над землей) объекты, только тогда, когда он находится в активном состоянии.

Клещи, испытывающие дефицит влаги и ищущие места для ее восполнения, на вертикальные объекты не реагируют. Они стараются уйти в подстилку, под растительные остатки. Поэтому для всех клещей родов *Dermacentor* и *Ixodes* необходимым условием их выживания является наличие на поверхности почвы скопления растительных остатков, то есть подстилки, где поддерживается наиболее высокая влажность воздуха на уровне 90 % и выше. Клещи рода *Ixodes* очень чувствительны к наличию подстилки на поверхности почвы. Поэтому таежный клещ отсутствует на покосах и выпасах, где подстилка не накапливается. Хотя там он может обитать около зарослей кустарников, где опад сохраняется и постоянно накапливается, несмотря на то, что солнечная инсоляция около кустарников лишь несколько меньше, чем рядом с ними. Концентрация клещей вдоль опушек лесных массивов, отмечаемая рядом исследователей, тоже, вероятно, связана с тем, что там имеется значительный сохраняющийся и накапливающийся лиственный опад, который позволяет не только выживать активным имаго, но и создает условия для прохождения развития преимагинальным стадиям, опавшим после насыщения с мелких млекопитающих, которые всегда концентрируются по опушкам. Клещи, находящиеся в имагинальной стадии, тоже находят здесь необходимые условия для выживания, несмотря на то, что уровень солнечной инсоляции выше, чем под пологом леса.

Решающая роль подстилки в сохранении жизни клещей рода *Ixodes* выявлена нами при определении заселенности клещами городских парков, садов и скверов. Наши исследования показали, что для того, чтобы клещи смогли прижиться на территории парка и поддерживать свою численность, необходимым условием является наличие подстилки. Без нее они не могут выжить, так как их стереотип поведения заставит долго искать места повышенной влажности. Затягивание по времени программы поведения «уход в подстилку» связано с очень большой потерей влаги, и, следовательно, ведет к гибели от иссушения. Поэтому в антропогенно нарушенных биотопах наблюдается сокращение продолжительности сезона активности клещей р. *Ixodes* на III–VI декад. В г. Томске клещей нет в тех парках, садах, скверах, где ежегодно убирается растительный опад, или проходят регулярные весенние палы. Причем, только густая трава и плотный древостой не могут обеспечить выживаемость таежного клеща.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное полевое исследование, с применением оригинальных методик, поведения представителей 3 родов иксодовых клещей показало, что основную роль в обеспечении жизненного цикла иксодид играет поведение взрослых фаз. Оно направлено на сохранение жизни имаго и обеспечивает эмбриональное и постэмбриональное развитие. Поведение всегда взаимосвязано с условиями обитания и отражает уровень приспособленности клещей. Без развития поведенческих адаптаций, направленных, кроме того, на обеспечение закономерной встречи паразита с хозяином, все остальные преобразования представляются невозможными.

Все виды иксодовых клещей имеют набор поведенческих актов и обладают соответствующей ориентационной реакцией, направленной на восприятие и ориентацию по температурному и влажностному градиентам воздуха окружающей среды (реакция на абиотические факторы). J.H. Camin, R.W. Drenner (1978) называют этот комплекс первой ступенью ориентационной реакции иксодид с пассивным способом нападения на прокормителя. С.А. Леонович (2002) относит его к *первой ступени* программы поиска, но он (Леонович, 1989) дополняет эту ступень поведения способностью клещей двигаться в зону потенциального контакта с хозяином, ориентируясь по сигналам, исходящим от него. Наши наблюдения и ряд опытов, проведенных в местах естественного обитания, говорят о том, что после выхода из укрытий, движение в зону контакта у всех клещей в той или иной степени связано с реакцией, по крайней мере, на слабые сигналы, исходящие от хозяина (визуальные или химические в зависимости от типа нападения). У клещей с активным типом нападения первая ступень поискового поведения запускается не только абиотическими факторами. В этом процессе имеет значение и реакция механорецепторов, воспринимающих микро сотрясение почвы, и реакция хеморецепторных органов, улавливающих слабые сигналы от жертвы.

В основе поведенческих адаптаций, для поиска потенциального хозяина, у клещей с активным типом нападения (*H. as. asiaticum*) лежит способность реагировать на зрительные стимулы. Аридные биотопы способствовали тому, что зрение у пустынного клеща приобрело главенствующее значение на *второй ступени* поискового пищевого поведения. При этом, клещ способен к ментаксической ориентации по солнцу, и обладает кратковременной памятью на направление движения относительно солнца, несмотря на относительно простое строение центральной нервной системы.

У клещей с пассивным типом нападения в основе поведенческих адаптаций (во время 2-й ступени поискового поведения) лежит высоко чувствительная хеморецепторная система. Эта система, по-видимому, не обладает видоспецифической чувствительностью к запаху хозяина, но чутко улавливает любое отклонение в структуре химических компонентов, имеющих отличие от фонового запаха окружающей среды.

Программы поведения, направленные на обеспечение попадания на прокормителя, могут запускаться по-разному. Но их запуск, возможен только в

тех случаях, когда уровень запаса влаги в организме выше критического, который обеспечивает клещу возможность некоторое время находиться вне укрытия и двигаться. После запуска процесса активации клещи выходят из укрытий, и дальнейший набор поведенческих реакций зависит от свойственного виду типа нападения. У подстерегающих видов он включает ориентацию по температуре, влажности, реакциям отрицательного гео-, фототропизма и другим абиотическим факторам независимо от присутствия хозяина. По этим стимулам клещи передвигаются и поднимаются на растения на видоспецифическую для вида высоту. В этот момент у них высокая чувствительность на химические вещества, входящие в так называемый запах прокормителя. Слабые и мощные запаховые стимулы могут влиять на направление перемещения клеща, находящегося на земле. В результате этого у них проявляется более или менее направленный вектор движения к источнику запаха, и они концентрируются вдоль лесных троп и дорог. Но скорость перемещения в реальных условиях невысокая – несколько десятков сантиметров в сутки, хотя абсолютная их скорость движения, измеренная в лабораторных условиях или на ровных искусственных площадках, по данным Н.М. Окуловой (1986), значительно выше.

Активация у клещей, имеющих активный способ нападения, не всегда сопровождается обязательным выходом из укрытий. Это связано с тем, что в условиях аридной зоны, где обитают представители рода *Hyalomma*, выход из него сопряжен с большим риском подвергнуться тепловому воздействию солнца и сухому воздуху, что может вызвать значительные потери влаги. Поэтому чаще всего клещи покидают укрытия, и у них запускается комплекс поведенческих актов, обеспечивающих поиск и нападение на прокормителя, когда они своей рецепторной системой начинают воспринимать либо сотрясение почвы, либо запаховые сигналы от животного.

У клещей с активным типом нападения, так же как и видов с подстерегающим типом нападения, имеется *третья ступень* поискового поведения, обеспечивающая уход в укрытие. Она запускается теми же сигналами центральной нервной системы, что и у клещей с пассивным типом нападения, анализирующей состояние организма в целом.

Этолого-экологической адаптацией к обитанию в густом растительном покрове является выявленная нами особая программа поведения, связанная с поиском нового места встречи с прокормителем, когда время ожидания встречи с ним затягивается, и сигналы о его наличии не поступают. Эта программа обеспечивает частую смену места ожидания у клеща *I. persulcatus*, находящегося в активном состоянии, и она же повышает вероятность встречи полов при малом радиусе феромонной коммуникации.

ВЫВОДЫ

1. Независимо от типа нападения на прокормителя, пастбищные иксодовые клещи обладают трехступенчатой программой поискового пищевого поведения, в том числе и *H. as. asiaticum*.

2. В основе поведенческих адаптаций взрослых клещей к поиску потенциального прокормителя у клещей рода *Hyalomma*, обитателей открытых, аридных ландшафтов пустынной и полупустынной климатических зон, лежат зрительные стимулы, а в качестве ведущего рецептора – глаза.

3. Запуск поисковой реакции у клещей *H. as. asiaticum*, находящихся в активном состоянии, осуществляется при восприятии ими запаха теплокровного животного или вибрации почвы от него. Это позволяет клещам находиться на поверхности почвы минимальное время, что продлевает период их жизни в аридных условиях района обитания.

4. Использование зрительной рецепции у клещей *H. as. asiaticum* основано на восприятии угловых размеров, контрастной разницы в освещенности привлекающего объекта и фона местности. Во время движения к цели клещи используют менотаксическую ориентацию по солнцу.

5. Освоение закрытых биотопов привело к утрате зрения у клещей рода *Ixodes* и развитию совершенного обоняния, как наиболее помехоустойчивой рецепции в этих условиях. У клещей, обитающих в полукрытых биотопах степной зоны (р. *Dermacentor*), зрительная реакция сохранилась, как дополнительная при доминирующей роли тоже хеморецепции.

6. Уход в убежище является очень важным этапом в пищевом поведенческом поведении клещей. Клещи, имеющие в своем поведении эту программу, имеют высокую численность и довольно широкий ареал обитания: *I. persulcatus* – таежная и лесная зона, представители рода *Dermacentor* – степи и лесостепи, а – р. *Hyalomma* обжили даже пустыни и полупустыни.

7. Пассивное ожидание прокормителя у клещей родов *Ixodes* и *Dermacentor* сочетается с активным поиском новых мест для ожидания хозяина, когда нет сигналов от прокормителя. Кроме того, клещи этих родов обладают способностью к горизонтальным перемещениям на расстояния 5–10 м под влиянием периодического запахового стимула, что приводит к постепенной их концентрации вдоль дорог и троп.

8. Пастбищные клещи родов *Dermacentor* и *Ixodes* обладают высокой чувствительностью к запаху человека, но возможность обнаружения проходящего человека клещом зависит от расстояния между ними, веса человека, направления и скорости ветра, а также от возраста клещей. Пол привлекающего человека и его возраст не играют заметной роли в этом процессе.

9. У всех исследованных клещей отсутствует чувствительность к инфракрасному излучению и, следовательно, способность ориентироваться по этому сигналу.

10. Заселение новых биотопов клещами *I. persulcatus* возможно, если создаются экологические условия для реализации многоступенчатой поведенческой программы, обеспечивающей выживание клещей.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Плеханов Г.Ф., Купрессова В.Б., Трофимов Л.Г., Романенко В.Н. Поведение клеща *H. asiaticum* P. Sch. et E. Schl. при поиске объектов питания // Этология насекомых и клещей. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1977. – С. 87–108.
2. Купрессова В.Б., Трофимов Л.Г., Романенко В.Н. Роль зрения в ориентации имаго *H. as. asiaticum* P. Sch. et E. Schl. // Управление поведением животных. – М.: Наука, 1977. – С. 172–173.
3. Романенко В.Н. Поведение клеща *Hyalomma asiaticum asiaticum* P. Sch. et E. Schl. // Материалы региональной научно-практической конференции. Секция естественных наук. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1977. – С. 7–9.
4. Романенко В.Н. Экологические аспекты ориентации клеща *Hyalomma asiaticum asiaticum* P. Sch. et E. Schl. // Пространственная ориентация насекомых и клещей. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. – С. 100–109.
5. Романенко В.Н. Роль химических и вибрационных стимулов в привлечении клещей *Ixodes persulcatus* к тропам // Ориентация насекомых и клещей. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. – С. 124–127.
6. Романенко В.Н. Обновление населения таежного клеща на постоянных маршрутах // Пятое Всесоюзное акарологическое совещание. – Фрунзе, 1985. – С. 246–248.
7. Романенко В.Н. Реакция таежного клеща на конвекционные тепловые потоки и инфракрасное излучение (Ixodidae) // Паразитология. – 1985. – № 3. – С. 186–189.
8. Романенко В.Н. Особенности поведения имаго *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Экология и география членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 259.
9. Романенко В.Н. Повторный вылов таежных клещей на постоянных маршрутах // Паразитология. – 1988. – № 3. – С. 261–263.
10. Романенко В.Н. Чувствительность имаго таежного клеща (Ixodidae) к запаху человека в разные периоды активной жизни // Вопросы экологии беспозвоночных. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. – С. 163–168.
11. Романенко В.Н. Поведенческая реакция клеща *Dermacentor daghestanicus* при обнаружении прокормителя // Успехи медицинской энтомологии и акарологии в СССР. Л.: Наука, 1990. – С. 127–129.
12. Романенко В.Н. Возможности химической коммуникации у таежного клеща // Ориентация членистоногих. Томск: Изд-во ун-та, 1991. – С. 83–87.
13. Романенко В.Н. Особенности распределения таежного клеща (Ixodidae) в г. Томске // Паразитология. – 1999. – № 1. – С. 61–65.
14. Романенко В.Н., Панкова Т.Ф. Зараженность таежного клеща боррелиями на территории г. Томска // Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии. – Томск, 2001. – С. 111–112.
15. Романенко В.Н. Особенности поведения некоторых видов иксодовых клещей, обитающих в различных экологических условиях // Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы. Материалы международной научной конференции. – Алматы, 2002. – С. 308–309.

16. Романенко В.Н. Экологические условия обитания таежного клеща на территории крупного города // Экология, биоразнообразие и значение кровососущих насекомых и клещей России. – Великий Новгород, 2002. – С. 108–110.
17. Романенко В.Н. Поведение иксодовых клещей как один из способов адаптации к условиям обитания // Вестник Томского государственного университета. Сер. биол. науки, 2003. – № 8. – С. 179–183.
18. Романенко В.Н. Иксодовые клещи, встречающиеся на территории г. Томска и в прилегающих лесах // Сибирская экологическая конференция. – Новосибирск, 2004. – С. 398–399.
19. Романенко В.Н. Поведенческая реакция таежного клеща на запах разных людей // Вестник Томского государственного университета. Сер. «Естественные науки», 2004. – № 11. – С. 130 – 131.
20. Романенко В.Н. Чекалкина Н.Б. Видовой состав иксодовых клещей на территории г. Томска // Вестник Томского государственного университета. Сер. «Естественные науки», 2004. – № 11. – С. 132–134
21. Романенко В.Н. Встречаемость клещей *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* в лесопарках, окружающих г. Томск // Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. Кемерово: Компания Юнити, 2005а. Вып. 3. – С. 53–59.
22. Романенко В.Н. Этология таежного клеща // Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. Кемерово: Компания Юнити, 2005б. Вып. 3. – С. 59–63.
23. Романенко В.Н. Видовой состав клещей рода *Ixodes* в антропогенно нарушенных биотопах // Алтай: экология и природопользование. – Бийск: РИО БПГУ, 2005в. – С. 129–134.
24. Романенко В.Н. Зрительные возможности клеща *Hyalomma asiaticum asiaticum* (Ixodidae) // Паразитология, 2005г, № 3. – С. 186–190.
25. Романенко В.Н. Особенности биологии иксодовых клещей, обитающих в окрестностях г. Томска // Паразитология, 2005д, № 5. – С. 365–370.
26. Романенко В.Н., Панкина Т.М. Исследование зараженности клещей рода *Ixodes* боррелиями в окрестностях г. Томска // Паразитологические исследования в Сибири и Дальнем Востоке. Новосибирск: Издательская компания «Арт-Авеню», 2005. – С. 166–168.
27. Романенко В.Н. Поведение таежного клеща в местах ожидания прокормителя // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов, М.: 2006. – С. 240–241.
28. Панкина Т.М., Истраткина С.В., Романенко В.Н. Эпидемиологическая роль иксодовых клещей в Томской области // Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. – Кемерово: Компания Юнити, 2006. – С. 44–48.
29. Романенко В.Н. Видовой состав иксодовых клещей, нападающих на человека на окраинах г. Томска // Энтомологические исследования в Северной Азии. – Новосибирск, 2006. – С. 420–430.

30. Романенко В.Н. Поведенческая чувствительность клещей *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae) к запаху человека // Зоологический журнал, 2006. № 11. – С. 1382–1385.

