

УДК 576.895.

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

© 2019 г. С. А. Леонович\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург 199034, Россия  
\*e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2019 г.

После доработки 10.04.2019 г.

Принята к публикации 15.04.2019 г.

На основе литературных и собственных данных проанализированы основные аспекты полового поведения (поиск полового партнера, копуляция, репродуктивная изоляция) в двух основных таксономических группировках иксодовых клещей (Prostriata и Metastriata). Предложена гипотеза эволюции полового поведения иксодовых клещей, объясняющая развитие характерной для каждой из групп системы химической половой коммуникации.

**Ключевые слова:** иксодовые клещи, Prostriata, Metastriata, поиск партнера, копуляция, эволюция поведения.

**DOI:** 10.1134/S0031184719040033

Половое поведение является одним из важнейших аспектов поведенческой активности клещей, обеспечивая отыскание полового партнера, копуляцию и, в итоге, успешное осуществление жизненного цикла. В литературе имеется множество работ, описывающих различные аспекты половой активности отдельных видов. Однако обобщающих публикаций по этой проблеме, позволяющих оценить эволюционное становление полового поведения в основных таксономических группировках, в литературе не имеется. Настоящий обзор преследует цель заполнить указанный пробел и рассмотреть существующие данные с позиции эволюционного анализа.

Иксодовые клещи (сем. Ixodidae) – временные эктопаразиты с длительным питанием, переносчики возбудителей множества опасных трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных.

Жизненный цикл иксодового клеща состоит из следующих фаз развития – яйца, личинки, нимфы и взрослого клеща. На каждой стадии развития клещ питается однократно, питание продолжается долго (не менее нескольких суток), клещ сильно увеличивается в размерах, после чего в большинстве случаев отпадает с хозяина. Линька и поиск нового хозяина происходят во внешней среде: либо в подстилке или почве, либо в гнезде или норе хозяина. Таким образом, иксодовые клещи в своем жизненном цикле чередуют периоды паразитизма и свободного существования.

Большинство видов иксодовых клещей характеризуются 3-хозяинным жизненным циклом, при котором каждая фаза развития (личинка, нимфа, взрослый клещ) питается на своем хозяине. 2- и 1-хозяинный жизненный цикл встречается только у представителей группы *Metastricata* (подсем. *Rhipicephalinae*) (Barker, Murrel, 2002).

Общепринятого мнения о происхождении и эволюции иксодовых клещей в настоящее время не существует. По мнению некоторых исследователей (Hoogstraal, 1978; Hoogstraal, Kim, 1985), иксодовые клещи первично паразитировали на рептилиях, от которых млекопитающие и унаследовали этих временных эктопаразитов. Согласно другим представлениям (Филиппова, 1977) первые этапы эволюции иксодовых клещей были связаны исключительно с птицами и млекопитающими.

В большинстве публикаций все авторы указывают на четкое разделение иксодовых клещей на 2 основные группы, одна из которых представлена родом *Ixodes*, а вторая включает остальные роды клещей (Barker, Murrel, 2004; Nava et al., 2009; Guglielmo et al., 2014; другие работы). Этим группам придается разный таксономический ранг, и чаще всего, они обозначаются как *Prostricata* и *Metastricata*. При этом все авторы сходятся в одном – *Prostricata* является более древней группой по сравнению с *Metastricata*, хотя эволюционные взаимоотношения между двумя этими группами, по мнению разных авторов, столь же противоречивы. По мнению Балашова (1998), все разделения на над-родовые и внутривидовые таксоны представляются дискуссионными, за исключением разделения иксодид на 2 главных ствола *Prostricata* и *Metastricata*. Автор полностью разделяет точку зрения Ю.С. Балашова.

Группа *Prostricata* представлена в современной мировой фауне единственным родом *Ixodes* (249 видов и от 16 до 18 подвидов) (Barker, Murrel, 2002, 2008). Группа *Metastricata*, включает представителей всех остальных родов, а именно: *Amblyomma* (143 вида), *Anomalohymalaya* (3), *Bothriocroton* (6), *Cosmiomma* (1), *Cornupalpatum* (1), *Dermacentor* (36), *Haemaphysalis* (166), *Hyalomma* (27) [после ряда ревизий и использования молекулярных данных, некоторые роды (например, *Boophilus*) были в качестве подродов включены в состав других родов] (Barker, Murrel, 2008; Durden, Beati, 2014).

Половое поведение клещей складывается из 2 основных этапов, каждый из которых имеет свое значение для обеспечения продолжения жизненного цикла.

Первый этап – отыскание полового партнера. Второй этап – распознавание партнера и копуляция. Каждый из этих этапов специфичен и различается у клещей групп *Prostricata* и *Metastricata*. Дело в том, что в первой группе сперматогенез уже завершен после линьки нимфы, а во второй группе для его завершения необходимо питание кровью прокормителя (Балашов, 1998). Отсюда проистекает разница в возможности и необходимости поиска, обнаружения самки и копуляции голодными либо напитавшимися самцами.

### **Поиск полового партнера у клещей *Prostricata***

Среди представителей *Prostricata* (т.е. рода *Ixodes*) встречаются как виды, проводящие непаразитическую часть жизненного цикла в норах или гнездах, так и виды, проводящие непаразитическую часть цикла вне нор (гнездово-норовые и пастбищные паразиты по старой терминологии, или нидобионты и немобионты, по современной терминологии, см. Леонович, 2018).

Перелинявшие из нимф взрослые клещи-немобионты («пастбищные» паразиты) рода *Ixodes* находятся в лесной подстилке, причем их горизонтальные перемещения весьма ограничены (Леонович, 2005; Romanenko et al., 2016). Вместе с тем, нахождение в природе (т.е. вне хозяина) достаточно большого количества оплодотворенных самок (Репкина, 1973) позволило высказать предположение о том, что этот контакт обеспечивается феромонами – продуцируемыми самками летучими химическими соединениями, привлекающими самцов. Сперматогенез у самцов завершается в процессе послелиночного доразвития нимф, и голодные (непитавшиеся) самцы способны к копуляции. Неудивительно, что у многих видов рода *Ixodes* развивается афагия самцов.

Данные по наличию или отсутствию феромонов у клещей рода *Ixodes* достаточно противоречивы.

Первые работы, посвященные данному вопросу (Graf, 1975, 1978), представляются малоубедительными, по причине полного отсутствия количественных данных проведенных опытов. Несмотря на это, цитированные работы зачастую приводятся в некоторых монографиях как достоверные (см., например, Балашов, 1998). В поведенческих экспериментах на *Ixodes holocyclus* Neumann, 1899 (Trevorrow et al., 1977), а также на *I. ricinus* (Linnaeus, 1758) и *I. persulcatus* Schulze, 1930 (Успенский, Емельянова, 1980) данные Графа не подтвердились. По мнению цитированных авторов, клещи рода *Ixodes* продуцируют не половой феромон, а феромон скопления.

По данным чешских исследователей, в процессе питания самки европейского лесного клеща продуцируют некий аттрактант, привлекающий самцов, правда, с небольшого расстояния (Vouman et al., 1999). В лабораторных экспериментах с использованием 4-лучевого ольфактометра, 90.6–97.6% самцов привлекались к частично или полностью напитанным самкам, против 55.6–62.5% самцов, реагирующих на голодных самок.

В наших опытах с клещами *I. ricinus* и *I. persulcatus* из природных популяций не удалось обнаружить присутствие каких-либо факторов феромонной природы, обеспечивающих скопление клещей или привлечение самца к самке.

В то же время, наблюдения и специальные эксперименты в естественных местообитаниях таежного клеща, проведенные известным томским иксодологом В.Н. Романенко показали, что самцы реагируют на самок, но только с очень близких расстояний. Радиус половой феромонной коммуникации у них составляет 1–2 см, а половой феромон выделяет самка. Поэтому частые перемещения (обычно на одном месте они находятся в среднем 1 сут., редко более) способствуют повышению вероятности случайной встречи с половым партнером либо в месте ожидания на растении, либо на поверхности земли при перемещении на новое место (Романенко, 2006)

Нахождение голодных самок голодными самцами своего вида в природе, по всей видимости, представляется процессом случайным, так как встреча с половым партнером даже иного вида приводит к копуляции. Именно этим можно объяснить обнаружение в природных условиях Карелии, где совместно обитают таежный (*I. persulcatus*) и европейский лесной (*I. ricinus*) клещи, огромное количество гибридных личинок (22%) (Bugmyrin et al., 2015). В цитированной работе личинки гибридов, полученные в ходе экспериментально гибридизации, четко отличались от родительских видов по размеру щетинок на скутуме и аллоскутуме (Bugmyrin et al., 2015). Естественная природная

гибридизация между клещами *I. persulcatus* и *I. pavlovskiy* Pomerantsev, 1946 была показана и молекулярными методами (Kovalev et al., 2016).

Следует отметить, что такая гибридизация не приводит к эволюционному результату. Межвидовые скрещивания, проведенные в лабораторных условиях между контактирующими в природе евразийскими видами *I. ricinus* и *I. persulcatus*, а также с географически изолированными от них североамериканскими видами *I. scapularis* Say, 1821 и *I. pacificus* Cooley et Kohls, 1943 показали, что при всех родительских комбинациях клещи разных видов успешно спаривались, напитавшиеся самки отложили яйца и из них развились особи первого гибридного поколения. Межвидовые гибриды были полностью стерильны при скрещиваниях между собой и с клещами родительских видов.

Половое поведение гнездово-норовых представителей Prostriata не привлекало внимание исследователей и остается неизученным. Можно предположить, что постоянное нахождение в ограниченных пространственно условиях норы обеспечивает закономерное нахождение голодными самцами самок, тем более, что для большинства нидобионтов (гнездово-норовых клещей) рода *Ixodes* характерен паразитизм на одном хозяине или ограниченном круге хозяев (Buczek et al., 2006).

### Поиск полового партнера у клещей группы *Metastricata*

У клещей *Metastricata* встреча полов происходит исключительно на хозяине, так как сперматогенез и овогенез завершаются в ходе многодневного питания кровью (Kiszewski et al., 2001). Основная роль при этом принадлежит половым феромонам – летучим веществам, информирующим самца о местонахождении самки, готовой к спариванию (т. е. завершившей овогенез). Полный обзор половых феромонов, обеспечивающих поиск полового партнера на хозяине, содержится в обзоре Зоненшайна (Sonenshine, 2004). Вкратце процесс этот сводится к следующему. Прикрепившиеся к хозяину самки в процессе питания завершают овогенез, после чего их особые фовеальные железы (парные железы, находящиеся на дорзальной поверхности идиосомы и отсутствующие у клещей группы Prostriata), начинают продуцировать летучий феромон 2,6-дихлорфенол (2,6-ДХФ). Самцы, прикрепившиеся к хозяину, после многодневного питания завершают сперматогенез и становятся чувствительными к 2,6-ДХФ, после чего открепляются от места кровососания, отыскивают самку, и прикрепляются рядом с ней, или сразу копулируя, или завершая полностью сперматогенез уже питаясь кровью рядом с самкой (Sonenshine, 2004; Леонович, 2005). Дополнительным фактором, обеспечивающим увеличение вероятности копуляции, служит задержка развития неоплодотворенных самок и их длительное пребывание на хозяине в таком состоянии (Балашов, 1967). Выработка феромона при этом не блокируется, что и обеспечивает нахождение самцами таких недопитавшихся самок.

У клещей *Amblyomma hebraeum* Koch, 1844 и *A. Maculatum* Koch, 1844 обнаружены феромоны скопления, вырабатываемые самцами в процессе питания, и привлекающие голодных самок и нимф (Rechav, Whitehead, 1977; Sonenshine, 2004). В подобном случае самки не способны питаться на хозяине в отсутствие питающихся самцов, и сигналом к прикреплению самок служит феромон скопления, выделяемый самцами. Присутствие «феромона скопления на хозяине», выделяемого питающимися самцами и привлекающий самок (а также нимф) служит дополнительным гарантом возможного оплодотворения: самки будут присасываться только к хозяину, на котором имеются самцы, гарантируя себе оплодотворение (Sonenshine, 2004; Леонович, 2005).

Интересно, что 2,6-ДХФ не является видоспецифичным феромоном, привлекая к завершившим (или завершающим) овогенез самкам любых видов *Metastricata* (Леонович, 2005). Тем не менее, в отличие от *Prostricata*, межвидовые и межродовые гибриды у клещей этой группы выявляются крайне редко. Видимо, межвидовая изоляция обеспечивается главным образом контактными феромонами, иначе называемыми генитальными феромонами (Sonenshine, 2004) (см. ниже). При этом никакой поведенческой реакции на 2,6-дихлорфенол ни у одного вида *Prostricata* не было обнаружено (Леонович, 2005).

Поиск голодными самцами самок у *Metastricata*, как было отмечено, невозможен, поэтому поиск партнера у гнездово-норовых (немобионтов) метастриатных клещей, видимо, происходит аналогичному таковому немобионтов (пастбищных видов), хотя следует отметить, что этот вопрос специального освещения в литературе не получил.

### Копуляция

Процесс копуляции у всех иксодовых клещей очень сходен, и подробно описан в монографии Балашова (1998). Поведение самцов складывается из нескольких последовательных этапов. После установления контакта с самкой самец заползает на ее дорзальную сторону, затем переползает на вентральную поверхность всегда через задний отдел идиосомы. Самец закрепляется на самке с помощью II и III пары ног так, что вентральные поверхности особей обращены друг к другу. Затем самец с помощью сенсорного аппарата ротовых органов (сенсилл пальп и хелицер) исследует покровы вокруг генитального отверстия самки и через него вводит гипостом и хелицеры во влагалище. Хоботок клеща при этом располагается перпендикулярно спинному щитку, а пальпы остаются снаружи (Балашов, 1998; Bouman et al., 1999). Расширяющие движения хоботка заканчиваются выделением сперматофора, и с помощью пальцев хелицер сперматофор вводится внутрь полового отверстия самки, его шейка надрезается при помощи хелицер, и содержимое сперматофора изливается во влагалище.

Исследование самцом покровов вокруг полового отверстия самки – очень важный этап копуляции, который, по всей видимости, определяется генитальными контактными феромонами. Эти феромоны были выделены из экстрактов кутикулы самок. Они представляют собой сложную смесь холестерилловых эфиров, холестерилолеата, стеролов, гидроксизидизона и жирных кислот (Sonenshine, 2004; Леонович, 2005). Рецепторы феромона копуляции обнаружены на хелицерах, это безволосковые контактные хеморецепторные сенсиллы хелицер (Philips, Sonenshine, 1993); часть таких контактных хеморецепторных сенсилл располагается на пальпах (Leonovich, Dusbabek, 1991). Скорее всего, хотя прямо это показано не было, именно генитальные феромоны способствуют определению самцом самки своего (или близкородственного) вида и служат пусковым механизмом собственно копуляции (введения хоботка в половое отверстие).

В некоторых случаях копуляция может быть однократной, причем последующие попытки копуляции блокируются выделяемыми оплодотворенной самкой веществами химической природы. В экспериментах с Y-образным ольфактометром было показано, что оплодотворенные питавшиеся самки клеща *I. ricinus* выделяют некие химические вещества, ингибирующие копулятивную активность самцов. Одно из этих веществ было определено как метил-3-хлоро-4-метоксибензоат (Bouman et al., 2003). Подобное явление было обнаружено у *Ixodes scapularis* Say, 1821, причем у питавшихся самок реакция ингибиции повторных копуляций сильно ослабевала (Kiszewski, Spielman, 2002).

В то же время, у некоторых видов копуляция может быть многократной. Клещи *I. uriae* White, 1852 паразитируют на колониальных морских птицах в циркумполярных районах обеих полушарий. Как показали специальные исследования, они способны к неоднократным спариваниям. Изучение потомства самок, собранных в природе, с использованием микросателлитных маркеров (McCoу, Tіrard, 2002), показало, что неоднократные спаривания приводят к генетическому разнообразию потомства, т. е. в потомстве одной самки обнаруживаются генетически разнородные личинки. Таким образом, генетическое многообразие потомства может быть обеспечено одной самкой, которую оплодотворили несколько самцов.

### Репродуктивная изоляция

Репродуктивная изоляция близких видов рода *Ixodes*, по-видимому, обусловлена их генетической несовместимостью, так как морфологические преграды для межвидовых спариваний и переноса сперматофоров у изученных евразийских клещей *I. ricinus* и *I. persulcatus*, а также североамериканских видов *I. scapularis* Say, 1821 и *I. pacificus* Cooley and Kohls, 1943 выявлены не были (Балашов и др., 1998).

Вместе с тем, репродуктивная межвидовая изоляция при копуляции близкородственных видов может осуществляться за счет разницы в размерах копулятивных структур. Как было показано Филипповой (2001), у клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* минимальное сечение генитальной щели самки *I. persulcatus* превосходит максимальное поперечное сечение гипостома самца *I. pavlovskyi* без перекрывания, что создает морфологические предпосылки для копуляции при таком сочетании партнеров. Однако генитальная щель самки *I. pavlovskyi* достоверно меньше наибольшего поперечного сечения гипостома самца *I. persulcatus*, что служит препятствием для копуляции партнеров при таком их сочетании или сильно ее ограничивает (Филиппова, 2002). Таким образом, самцы таежного клеща не могут копулировать с самками клеща Павловского, а вот самцы последнего, наоборот, успешно копулируют с самками таежного клеща. По аналогии с данными о гибридах *I. ricinus* и *I. persulcatus*, дающих фертильное потомство (Bugmugin et al., 2015), становится понятным, что в местах возникающей симпатрии рано или поздно клещ Павловского вытеснит таежного клеща.

При этом в местах возникающей симпатрии *I. ricinus* и *I. persulcatus* ни один из этих видов не вытесняет другого, а возникает мозаичное распределение, сохраняющееся в течение длительного времени (Ульянова и др., 1969).

Репродуктивная изоляция у клещей группы *Metastrіata*, видимо, в большинстве случаев, определяется генитальными феромонами (Sonenshine, 2004; Леонович, 2005). В то же время, у представителей примитивных групп метастриатных клещей подобная изоляция осуществляется за счет поведения самок. Так, у австралийских паразитов рептилий – клещей *Aponomma hydrosaurii* (Denny, 1843), *Amblyomma limbatum* Neumann, 1899 и *A. albolimbatum* Neumann, 1907 – при контакте с самцом чужого вида самка тесно прижимается вентральной стороной к хозяину, не давая чужому самцу добраться до гонопора. Для своего же самца – приподнимает тело, давая возможность самцу начать процесс копуляции (Andrews, Bull, 1982). Таким образом, самки примитивных групп клещей способны распознавать самцов своего вида при непосредственном с ним контакте.



## Партеногенез (размножение без полового партнера)

Впервые партеногенез среди иксодовых клещей был обнаружен у *Amblyomma rotundatum* Koch, 1844 (Aragão, 1912), облигатно партеногенетического вида, паразита лягушек и рептилий, предпочитающего тростниковую жабу *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758). Позднее, факультативный партеногенез был обнаружен еще у ряда видов иксодид: *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* Canestrini 1888 (Stone, 1963), *Dermacentor variabilis* (Say, 1821) (Gladney, Dawkins, 1971) и *Haemaphysalis leporispalustris* (Packard, 1896) (Labruna, Leite, 1997). Среди Prostriata такой способ размножения был обнаружен и у клещей из рода *Ixodes*, в частности у *Ixodes (Ixodes) jellisoni* Cooley et Kohls, 1938, постоянного обитателя нор грызунов (Lane et al., 1999). Откладка небольшого числа жизнеспособных партеногенетических яиц неоплодотворенными самками описана для ряда видов клещей Metastricata [*Hyalomma anatolicum* Koch, 1844, *H. marginatum* Koch, 1844, *Rhipicephalus bursa* (Canestrini and Fanzago, 1877), *Rh. sanguineus* (Latreille, 1806), *Haemaphysalis punctata* (Canestrini and Fanzago, 1877) и некоторых других] (Балашов, 1998). Большинство таких яиц гибнет, личинки развиваются только из очень небольшого числа яиц. Это явление показывает, как мог развиваться партеногенез у иксодовых клещей. В данном случае его можно рассматривать как один из способов сохранения некоторого количества клещей в популяции вне зависимости от наличия и доступности самцов.

Очень немногие виды клещей успешно размножаются путем партеногенеза. В качестве примера можно привести *Amblyomma rotundatum* Koch, 1844 – обитателя тропических и субтропических районов Америки, и некоторые популяции *Haemaphysalis longicornis* Neumann, 1901. Спорадический партеногенез был зарегистрирован у клещей *Dermacentor variabilis* (Say, 1821), *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* (Canestrini, 1877), *Hyalomma anatolicum*, *Rhipicephalus bursa* и *Amblyomma dissimile* (Oliver, 1989) (Ribeiro, Gonzales, 1980).

У клеща *Haemaphysalis longicornis* имеются 2 репродуктивные стратегии: половое размножение и облигатный партеногенез. Стратегии эти реализуются в разных популяциях, представители которых совершенно неразличимы морфологически, но сильно различаются цитогенетически (Chen et al., 2013). Так, в популяциях с половым размножением для клещей характерен диплоидный набор хромосом, а для партеногенетических – триплоидный. При этом отсутствуют и различия между представителями разных популяций по генам 12SrDNA, 16SrDNA, COI, и ITS-2 (Chen et al., 2013). Специальные исследования показали, что японские и корейские популяции *H. longicornis* представлены диплоидными бисексуальными расами (20+ XX♀; 20+X♂), триплоидными облигатными партеногенетическими расами (30–35 хромосом) и анеуплоидной расой способной как к половому, так и партеногенетическому размножению (22–28 хромосом). Гибридизация между представителями диплоидной и триплоидной рас оказалась невозможной, и успешной была только между представителями самцов диплоидной расы и развившимися партеногенетически самками анеуплоидной расы (Oliver et al., 1973)

## Эволюция полового поведения

Эволюцию полового поведения иксодовых клещей трудно анализировать, не представляя себе их первичных хозяев, которые, по мнению разных авторов, могли быть представленными как рептилиями или амфибиями, так и, с другой стороны, древними птицами или млекопитающими (Балашов, 1998). Поэтому самые ранние этапы такого поведения анализу не поддаются.

На наш взгляд, копуляция современных видов клещей отражает эволюционное развитие этого процесса. Примитивные глаза, а во многих случаях и полное отсутствие глаз, ставят на первое место в процессе обнаружения полового партнера химическую коммуникацию (хеморецепцию). Никогда самец не приступает к копуляции, предварительно не забравшись на дорзальную поверхность самки; исследовав дорзальную поверхность, он заползает на вентральную поверхность самки всегда через район анального отверстия, и никогда через район гнатосомы, поворачивая тело на 180°, и фактически исследуя всю дорзальную поверхность самки (Балашов, 1998; Vouman et al., 1999). Возможно, таким путем самцы определяли видовую (или родовую) принадлежность самки (дорзальная сторона самки покрыта множеством дермальных желез). Кстати, фовеальные железы, продуцирующие половой феромон-аттрактант у клещей *Metastriata*, скорее всего, являются дериватами дермальных желез (Леонович, 1981). Генитальные феромоны контактной природы (Sonenshine, 2004), возможно, самые древние феромоны клещей. Они характерны для всех без исключения видов, и их распознавание возможно только при контакте сенсилл пальпального органа и хелицеральных сенсилл с половым отверстием самки. У всех видов иксодид пальпальный рецепторный орган обязательно содержит специализированные сенсиллы, рецепторы контактных генитальных феромонов. Такие рецепторы были обнаружены в составе сенсилл пальцев хелицер (Леонович, 2005). Химическая природа генитальных феромонов чрезвычайно разнообразна и, видимо, видоспецифична (Sonenshine, 2004).

Следующий эволюционный этап наиболее вероятно был связан с разделением иксодид на группы *Prostriata* и *Metastriata*. Здесь следует проанализировать некоторые аспекты сенсорной физиологии клещей, непосредственно влияющие на их половое поведение.

У всех иксодовых клещей на тарзальных сегментах передних ног находится чувствительный орган Галлера (Леонович, 2005). Этот сложный орган содержит обонятельные сенсиллы, а также сенсиллы, реагирующие на температуру и влажность.

У иксодовых клещей в состав этого органа входят особые сенсиллы, никак не реагирующие на запаховые стимулы потенциального хозяина, но отвечающие за рецепцию полового феромона (2,6-ДХФ) у клещей группы *Metastriata*. До наших исследований роль этих сенсилл у клещей *Prostriata* оставалась загадочной, пока в их составе не были обнаружены фенольный и лактоновый рецепторы (Leonovich, 2004). Причем фенольный рецептор обладал чрезвычайно низким порогом чувствительности, и что самое удивительное, отвечал спайками импульсов на самые низкие концентрации 2,6-ДХФ, при полном отсутствии поведенческой реакции на запах этого вещества.

Было высказано предположение, что реакция сенсилл органа Галлера клещей рода *Ixodes* (*Prostriata*) на 2,6-ДХФ и лактоны маскирует иную реакцию на сходные производные.



Лактоны были обнаружены в составе запахов шерсти некоторых млекопитающих, включая волосы человека (Goetz et al., 1988), коровью шерсть (Steullet, 1993), шерсть овцебыка (Flood et al., 1989). Из фенольных производных о-крезол (орто-метилфенол), отличающийся от 2,6-дихлорфенола присутствием метиловой группы вместо хлора (электрофизиологическая реакция на это вещество у клеща *Ixodes ricinus* была ярко выражена) (Leonovich, 2004), был обнаружен в составе запаха феромонов множества млекопитающих: в запахах pedalной железы антилопы-бонтбока *Damalis cusdor casdorcas* (Burger et al., 1977), хвостовой железы оленя *Cervus elafus* (Bakke, Figenschou, 1983), преорбитальной железы серого дукера *Sylvicapra grimmia* (Burger et al., 1990), бобровой струи американского бобра *Castor canadensis* (Tang et al., 1993). При этом чрезвычайно важен тот факт, что 2,6-ДХФ не выделяется ни одной из фаз развития *I. ricinus*. Тщательно и многократно повторенные биохимические эксперименты с использованием различных хроматографических методов позволили доказать это совершенно определенно (Prof. P. Diehl, личное сообщение). Согласно нашим данным, ни таежный, ни европейский лесной клещи никак поведенчески не реагируют на 2,6-ДХФ.

Исходя из вышеизложенных фактов, логично предположить, что выраженная реакция фенольного рецептора на 2,6-дихлорфенол является реакцией-маской ответа на какие-либо компоненты природных запахов хозяев, типа ортометилфенола. Реальный релизер, вызывающий поведенческий ответ (принятие позы активного ожидания), скорее всего является многокомпонентным, и в качестве одного из компонентов выступает фенольное производное. Для таежного клеща *Ixodes persulcatus* показано принятие позы активного ожидания при приближении потенциального прокормителя (человека) на расстояние 15–20 м (Романенко, 1984). Понятно, что релизером данной реакции не может служить  $\text{CO}_2$ , содержащийся в выдыхаемом прокормителем воздухе, так как дистанция слишком велика. Это должно быть какое-либо высоко летучее вещество, сильно отличающееся от природных запахов растительного происхождения. Можно предположить, что это некий многокомпонентный релизер, основу которого составляет фенольное производное (возможно, ортометилфенол), продуцируемое млекопитающим-прокормителем и воспринимаемое обонятельными сенсиллами органа Галлера.

Можно высказать предположение, что предки иксодовых клещей использовали характерные запаховые компоненты (фенольной основы) потенциальных прокормителей для обнаружения хозяев с дистанций более удаленных, нежели это позволяла реакция на температуру тела, углекислый газ, сероводород, и др. Для рецепции этих веществ в пределах органа Галлера развился специализированный отдел – дистальный бугорок органа Галлера (у аргасовых клещей такого отдела в органе Галлера нет) (Леонович, 2005). В дальнейшем же адаптация к конкретным экологическим условиям (формирование типа нападения и поиска полового партнера) привела к изменению роли частично специализированных сенсилл дистального бугорка органа Галлера и воспринимаемых ими веществ у иксодовых клещей групп Prostriata и Metastriata. У Prostriata, особенно адаптированных к обитанию в лесных (закрытых) стациях, специализация шла в направлении понижения порога чувствительности, скоррелированного с изменением поведения (выработка позы активного ожидания после обнаружения хозяина

на большом расстоянии и соответственно готовность к прицеплению). Представители *Metastrinata* приобрели способность вырабатывать одно из фенольных производных – 2,6-дихлорфенол, в одном из типов видоизмененных дермальных желез, сконцентрированных в *foveae dorsales* на идиосоме. Этот процесс, в свою очередь, зависел от поглощения крови в процессе питания (только так можно было получить необходимые компоненты для формирования летучего секрета фенольной природы). Таким образом, он мог быть увязан со спермато- и овогенезом, завершающимися в процессе кровососания у *Metastrinata*, а значит, в дальнейшем, приобрести у этих клещей характер специализированного полового феромона, сигнализирующего готовому к копуляции самцу о наличии и местонахождении на теле хозяина самки, завершившей овогенез и способной к спариванию. Выраженная электрофизиологическая реакция сенсилл дистального бугорка *I. ricinus* на 2,6-ДХФ при отсутствии какой-либо поведенческой реакции (Leonovich, 2004), в сочетании с остальными вышеприведенными данными, служит, на наш взгляд, прекрасным подтверждением высказанной гипотезе. При этом за развитие способности реагировать на приближение потенциального хозяина с большого расстояния представителям *Prostrinata* с подстерегающим типом нападения пришлось заплатить невозможностью формирования феромонной системы, подобной таковой *Metastrinata*. Становление феромонной системы, гарантирующей самке оплодотворение, способствовало развитию характерных для *Metastrinata* особенностей питания и размножения и привело к биологическому прогрессу этой группы.

У нидобионтов (Леонович, 2018), обитателей гнезд и нор, возможности встречи половых партнеров своего вида, на наш взгляд, более благоприятны, в сравнении с немобионтами (обитателями пастбищ). Видимо, поэтому половое поведение таких видов сохранило множество древних черт, ограничиваясь процессом копуляции и распознаванием полового партнера в ходе этого процесса.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) – переносчики болезней человека и животных. Л., Наука, 320 с.
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с.
- Балашов Ю.С., Григорьева Л.А., Оливер Дж. 1998. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus* – *I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae). Энтомологическое обозрение 77 (3): 713–721.
- Леонович С.А. 1981. О наличии полового феромона у иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). Паразитология 15 (2): 150–156.
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб., Наука, 235 с.
- Леонович С.А. 2018. О типах паразитизма иксодовых клещей (Ixodidae). Современная паразитология – основные тренды и вызовы. Материалы VI Съезда Паразитологического общества: Международная конференция (15–19 октября 2019 г., Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург). Ред. К.В. Галлактионов, С.Г. Медведев, А.Ю. Рысс, А.О. Фролов. Санкт-Петербург, Издательство Лема, с. 143.
- Репкина Л.В. 1973. Встречаемость оплодотворенных голодных самок *Ixodes persulcatus* P. Sch. в природе. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 237–239.
- Романенко В.Н. 1984. Роль химического и вибрационного стимулов в привлечении клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. к тропам. В кн. Ориентация насекомых и клещей (Томск: Изд. ТГУ):124–127.
- Романенко В.Н. 2007. Подвижность таежного клеща (Parasitiformes, Ixodidae) в местах ожидания прокормителя и его феромонная коммуникация. Вестник Томского государственного университета 1: 41–49.

- Ульянова Н.И., Бессонова М.А., Захарова В.В., Кленов К.Н., Сухомлинова О.И. 1969. Иксодовые клещи Ленинградской области как хранители возбудителей некоторых бактериальных болезней человека и животных. *Паразитология* **3** (3): 223–227.
- Успенский И.В., Емельянова О.Ю. 1980. О наличии феромонных связей у клещей рода *Ixodes*. Зоологический журнал **59** (1): 669–704.
- Филиппова Н.А. 2001. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии. *Паразитология* **35** (5): 361–375.
- Филиппова Н.А. 2002. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus*–*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*–*I. ricinus* (Ixodidae). *Паразитология* **36** (6): 457–468.
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4. вып. 4. Л., Наука, 386 с.
- Andrews R.H., Bull C.M. 1982. Mating behavior and reproductive isolation of three species of reptile ticks. *Animal Behavior* **30**: 514–24. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80064-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80064-X)
- Andrews R.H., Bull C.M. 1983. Premating reproductive isolation between geographically isolated populations of an Australian reptile tick. *Journal of Parasitology* **69** (6): 1125–1130. DOI: 10.2307/3280876
- Aragão B.H. 1912. Contribuição para sistemática e biologia dos ixodídeos. Partenogênese em carrapatos. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **4**: 96–119
- Barker C.F., Murrell A. 2002. Phylogeny, evolution and historical zoogeography of ticks: a review of recent progress. *Experimental and Applied Acarology* **28**: 55–68. DOI: 10.1023/A:1025333830086
- Barker S., Murrell A., 2004. Systematics and evolution of ticks with list of valid genus and species names. *Parasitology* **129** Supplement (7): 15–36. DOI: 10.1017/S0031182004005207
- Barker S.C., Walker A.R. 2014. Ticks of Australia. The species that infest domestic animals and humans. *Zootaxa* **3816** (1). DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3816.1.1>
- Bouman E.A.P., Dusbábek F., Simek P., Zahradníková H. 2003. Methyl 3-chloro-4-methoxybenzoate, a new candidate semiochemical inhibiting copulation behaviour of *Ixodes ricinus* (L.) males. *Physiological Entomology* **28**: 276–282.
- Bouman E.A. P., Zemek R., Dusbábek F., Socha R. 1999. Sexual behavior of the sheep tick, *Ixodes ricinus* (L.) (Acari, Ixodidae). Proceedings of the 3rd International Conference on Urban Pests (Prague, 1999) (Hronov, Czech Republic, 1999): 255–260.
- Buczek A., Kubrak T., Sałata M., Bartosik K., Olszewski T., Stępień K. 2006. Biological features of non-nidicolous and nidicolous ticks (Acari: Ixodida). In: *Arthropods. Epidemiological importance* (Koliber, Lublin): 55–65.
- Bugmyrin S.V., Belova O.A., Ieshko E.P., Bespyatova L.A., Karganova G.G. 2015. Morphological differentiation of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* hybrid larvae in experiment and under natural conditions. *Ticks and Tick-borne Diseases* **6**: 129–133. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2014.11.001>
- Burger B.V., Le Roux M., Garbers C.F., Spies H.S.C., Bigalke R.C., Pachler K.G.R., Vessels P.L., Christ V., Maurer K.H. 1977. Further compounds from the pedal gland of the Bontebok (*Damaliscus dorcas dorcas*). *Zeitschrift für Naturforschung* **32**: 49–56.
- Burger B.V., Pretorius B.J., Spies H.S.C., Bigalke R.C., Grierson G.R. 1990. Mammalian pheromones VIII. Chemical characterization of preorbital gland secretion of grey duiker, *Sylvicapra gramma* (Artiodactyla: Bovidae). *Journal of Chemical Ecology* **16**: 397–416.
- Chen X., Xu S., Yu Z., Guo L., Yang S., Liu L., Yang X., Liu J. 2013. Multiple lines of evidence on the genetic relatedness of the parthenogenetic and bisexual *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae). *Infection, Genetics and Evolution* **21**: 308–314. doi: 10.1016/j.meegid.2013.12.002.
- Dantas-Torres F., Chomel B.B., Otranto D. 2012. Ticks and tick-borne diseases: a one health perspective. *Trends in Parasitology* **28** (10): 437–446. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2012.07.003>
- De Bruyne M., Guerin P.M. 1998. Contact chemostimuli in the mating behaviour of the cattle tick, *Boophilus microplus*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* **39**: 65–80.
- Durden L.A., Beati L. 2014. Modern tick systematics. In: *Biology of ticks*, 2<sup>nd</sup> edition. Vol. 1 (Oxford University Press): 17–58.
- Flood P.F., Abrams S.R., Muir G.D., Rowell J.E. 1989. Odor of the muskox. A preliminary investigation. *Journal of Chemical Ecology* **15**: 2207–2217.

- Gladney W.J., Dawkins C. 1971. Parthenogenetic reproduction by *Dermacentor variabilis* (Acarina: Ixodidae). *Annals of the Entomological Society of America* **64**: 1285–1289.
- Goetz N., Kaba G., Good D., Hussler G., Bore P. 1988. Detection and identification of volatile compounds evolved from human hair and scalp using headspace gas chromatography. *Journal of American Chemical Society* **39**: 1–13.
- Graf J.F. 1975. Ecologie et ethologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (Ixodides: Ixodidae). Cinquene note: mise en evidence d'une pheromone sexuelle chez *Ixodes ricinus*. *Acarologia* **17**: 436–441.
- Graf J.F. 1978. Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. (Ixodoidea: Ixodidae), 2 partie. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **52**: 241–253.
- Guglielmono A.A., Moorhouse D.E. 1986. Reproduction in *Amblyomma triguttatum triguttatum* *Acarologia* **27**: 235–239.
- Guglielmono A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Peña A., Horak I.G. 2014. The hard ticks of the world (Acari: Ixodida: Ixodidae) (Springer, Dordrecht). DOI: 10.1007/978-94-007-7497-1\_24.
- Hoogstraal H. 1978. Biology of ticks. In: *Tick-borne diseases and their vectors: Proceedings of a conference* (Edinburgh University Press): 3–14.
- Hoogstraal H., Kim K.C. 1985. Tick and mammal coevolution, with emphasis on *Haemaphysalis*. In *Coevolution of parasitic arthropods and mammals* (New York, Wiley Interscience): 505–568.
- Hoogstraal H., Roberts F.H., Kohls G.M., Tipton V.J. 1968. Review of *Haemaphysalis longicornis* Neumann (resurrected) of Australia, New Zealand, New Caledonia, Fiji, Japan, Korea, and Northeastern China and USSR, and its parthenogenetic and bisexual populations. *Journal of Parasitology* **54** (6): 1197–1213.
- Kiszewski A.E., Matuschka F.-R., Spielman A. 2001. Mating strategies and spermiogenesis in ixodid ticks. *Annual Review of Entomology* **46**: 167–182.
- Kiszewski A.E., Spielman A. 2002. Preprandial inhibition of re-mating in *Ixodes* ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* **39** (6): 847–853. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.167>
- Klompen H., Dobson S.J., Barker S. C. 2002. A new subfamily, Bothriocrotoninae n. subfam., for the genus *Bothriocroton* Keirans, King & Sharrad, 1994 status amend. (Ixodida: Ixodidae), and the synonymy of *Aponomma* Neumann, 1899 with *Amblyomma* Koch, 1844. *Systematic Parasitology* **53**: 101–107.
- Kovalev S.Y., Golovljova I.V., Mukhacheva T.A. 2016. Natural hybridization between *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* ticks evidenced by molecular genetics methods. *Ticks and Tick-Borne Diseases* **7** (1): 113–118. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2015.09.005.
- Labruna M.B., Leite R.C. 1997. Reproductive aspects of *Haemaphysalis leporispalustris*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **92** (3): 373–376. <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02761997000300013>
- Lane R.S., Peavey C.A., Padgett K.A., Henderson M. Life history of *Ixodes (Ixodes) jellisoni* (Acari: Ixodidae) and its vector competence for *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Journal of Medical Entomology* **36** (3): 329–340.
- Leonovich S.A. 2004. Phenol and lactone receptors in the distal sensilla of the Haller's organ in *Ixodes ricinus* ticks and their possible role in host perception. *Experimental and Applied Acarology* **32** (1–3): 89–102.
- Leonovich S.A., Dusbabek, F. 1991. Pheromone receptive subsystem in ticks: correlation between stimulus conducting structures and evolution of behavior. *Modern Acarology* (Academia (Prague) and SPB Publ. (The Hague) **1**: 53–58.
- McCoy K.D., Tirard C. 2002. Reproductive strategies of the seabird tick *Ixodes uriae* (Acari: Ixodidae). *Journal of Parasitology* **88** (4): 813–816. DOI: 10.1645/0022-3395(2002)088[0813:RSOTST]2.0.CO;2
- Nava S., Guglielmono A.A., Mangold A.J. 2009. Overview of systematics and evolution of ticks. *Frontiers in Bioscience* **14**: 2857–2877.
- Oliver J.H. 1971. Parthenogenesis in mites and ticks. *American Zoologist* **11**(2): 283–299.
- Oliver J.H. Jr. 1989. Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **20**: 397–430.
- Oliver J.H. Jr., Tanaka K., Sawada M. 1973. Cytogenetics of ticks (Acari: Ixodoidea). 12. Chromosome and hybridization studies of bisexual and parthenogenetic *Haemaphysalis longicornis* races from Japan and Korea. *Chromosoma* **42** (3): 269–288.
- Philips J.S., Sonenshine D.E. 1993. Role of the male claw sensilla in the perception of female mounting sex pheromone in *Dermacentor variabilis*, *Dermacentor andersoni* and *Amblyomma americanum*. *Experimental and Applied Acarology* **17**: 631–653.

- Rechav Y.H., Whitehead G.B. 1977. Assembly pheromones produced by males of *Amblyomma hebreum* Koch. In: Tick-borne diseases and their vectors. Wilde J.K.H. (ed.) (Edinburgh, University of Edinburgh): 18–22.
- Ribeiro V.L.S., Gonzales J.C. 1980. A partenogênese no *Boophilus microplus* (Canestrini, 1887). Arquivos Faculdade de Veterinária Universidade Federal do Rio Grande do Sul **8**: 93–108.
- Romanenko V., Leonovich S., Shcherbakov M. 2016. Horizontal migrations of the tick *Ixodes pavlovskyi* toward a pedestrian walkway in an urban biotope (Tomsk, Western Siberia). Ticks and Tick-Borne Diseases **7** (5): 1035–1043. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2016.05.012.
- Sonenshine D.E., Roe R.M. (editors). 2014. Biology of ticks, 2nd edition. Volume 1: structure, systematics, physiology, and molecular biology (Oxford University Press), 560 p.
- Sonenshine D.E. 2004. Pheromones and other semiochemicals of ticks and their use in tick control. Parasitology **129** (Supplement): 405–425.
- Sonenshine D.E. 2006. Tick pheromones and their use in tick control. Annual Review of Entomology **51**: 557–80. DOI: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151150.
- Steuillet P. 1993. Perception of vertebrate volatiles in the tropical bont tick, *Amblyomma variegatum* Fabricius. Ph.D. Thesis. University of Neuchâtel, Neuchâtel, Switzerland.
- Stone B.F. 1963. Parthenogenesis in the cattle tick, *Boophilus microplus*. Nature **200**: 1233.
- Tang R., Webster F.X., Muller-Schwarze D. 1993. Phenolic compounds from male castoreum of the North American beaver, *Castor canadensis*. Journal of Chemical Ecology **19**: 1491–1500.
- Treverrow N.L., Stone B.F., Cowie M. 1977. Aggregation pheromones in 2 Australian hard ticks, *Ixodes holocyclus* and *Aponomma concolor*. Experientia **33**: 680–682.
- Yuval B., Deblinger R.D., Spielman, A. 1990. Mating behavior of male deer ticks *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae). Journal of Insect Behavior **3** (6):765–772. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01065964>

## COMPARATIVE ANALYSIS OF SEXUAL BEHAVIOR IN IXODID TICKS (IXODIDAE)

S. A. Leonovich

**Keywords:** ixodid ticks, Prostriata, Metastricata, identification of sexual partner, copulation, evolution of behavior.

### SUMMARY

In the present review, the main aspects of sexual behavior (finding and identification of sexual partner, copulation, reproductive isolation) in two main groups of hard ticks (Prostriata and Metastricata) are analyzed on the basis of literary and own data. A hypothesis dealing with main evolutionary trends in the development of sexual behavior in Ixodidae is proposed.