

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ (БЕЗ ДИАПАУЗЫ)
ЛИЧИНОК И НИМФ Ixodes persulcatus P. Sch.
В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ**

М. А. Рубина и Л. В. Бабенко

Институт медицинской паразитологии и тропической медицины
им. Е. И. Марциновского Минздрава СССР

Проведено изучение особенностей развития личинок и нимф *Ixodes persulcatus* P. Sch. без диапаузы под влиянием времени их питания, температуры лесной подстилки в период развития клещей, климатических особенностей разных частей ареала вида и экологических особенностей отдельных географических популяций.

Данных о продолжительности развития личинок и нимф *I. persulcatus* в природных условиях разных частей ареала этого вида опубликовано довольно много (Хейсин и др., 1954; Мишин, 1956; Бабенко, 1956; Думина, 1957; Калмыков, 1961; Бабенко и Рубина, 1961, 1963; Ягодинский и Александров, 1963; Рубина и Бабенко, 1963; Вавилова и др., 1965; Шихарбиев, 1965; Беляева, 1966; Жмаева, 1966, и др.). Однако сопоставление этих материалов практически невозможно, поскольку в большинстве работ методика наблюдений и конкретные условия в местах их проведения описаны недостаточно четко, а анализ причин, определяющих продолжительность развития клещей, как правило, отсутствует или касается в основном сроков появления у них диапаузы.

В статье приведены данные об изменчивости сроков развития личинок и нимф *I. persulcatus* без диапаузы под влиянием следующих факторов: времени питания клещей, температуры лесной подстилки в период их развития, особенностей температурного режима вегетационного сезона в разные годы, климатических особенностей разных частей ареала вида и экологических особенностей отдельных географических популяций.¹

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение развития клещей мы проводили в трех пунктах: на севере Московской обл. (ст. Вербилки, на границе Дмитровского и Талдомского р-нов), в центральной части Красноярского края (с. Б. Кемчуг Козульского р-на) и на юге этого края, в горах Западного Саяна (пос. Майно, Хакасской автономной обл.). Использованы также данные о развитии клещей в Южном Приморье (окрестности Владивостока) в 1964 г.²

Ежедекадно, начиная с I—II декады мая и до конца сезона работы, в лабораторных условиях на белых мышах кормили партии личинок и нимф, собранных голодными с растительности и с животных,³ либо выпло-

¹ Материалы доложены на Первом акарологическом совещании (Рубина, Бабенко, 1966).

² Пользуемся случаем поблагодарить сотрудников Паразитологического отдела Приморской краевой СЭС В. С. Дорохову, М. А. Кирилову и В. Е. Вавилову за предоставленные нам материалы.

³ В последнем случае недопитавшихся клещей докармливали в лаборатории, сытых — помещали сразу в подстилку.

дившихся в садках и соответствующих по возрасту и условиям содержания природной популяции. Кормление осуществляли свободным способом с использованием воротничков. Сытых клещей по 10—20 особей помещали в мешочки из мельничного газа в поверхностные слои лесной подстилки на глубину до 1 см. Глубина естественной концентрации сытых личинок и нимф предварительно была определена свободным выпуском сытых особей в специальные сетчатые садки с лесной подстилкой. Каждый мешочек с клещами снабжали этикеткой и заводили карточку для регистрации хода развития клещей. Проверки проводили раз в 5—6 дней, отмечая число особей погибших, подвижных, потерявших подвижность, т. е. готовящихся к линьке, и число перелинявших. В конце сезона работы составляли сводные таблицы, в которых отражали все особенности развития каждой партии клещей и температуру воздуха и лесной подстилки (по данным собственных регулярных наблюдений и ближайшей метеостанции).

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

Общеизвестно, что длительность развития личинок и нимф *I. persulcatus* в природных условиях меняется в зависимости от времени питания клещей: особи, питавшиеся весной, в начале лета, развиваются медленнее, чем особи питавшиеся в более поздние сроки.

Мы проанализировали это явление на примере данных, полученных в Подмоскowie и в Козульском р-не Красноярского края (табл. 1). Средняя продолжительность развития личинок в этих точках колеблется примерно в пределах 102—34 дней, нимф — 102—53 дней, при этом постепенное уменьшение этого срока по ходу сезона выражено очень четко: имеется достоверная разница в длительности развития личинок, питавшихся не только в разные месяцы, но и в разные декады одного и того же месяца.

Таблица 1

Продолжительность развития сытых личинок и нимф, питавшихся в разные сроки в течение лета и перелинявших в сезон питания

Место, год наблюдений, фаза	Время питания личинок или нимф		Число особей в опыте	Среднее число дней с момента отпадения с хозяина до линьки	99%-ый доверительный интервал
	месяц	декада			
Темно-хвойный лес близ с. Б. Кемчуг Красноярского края 1962 г. Личинки	Май	II	32	80.6±0.7	78.5—82.7
		III	42	69.5±0.1	69.2—69.8
	Июнь	I	20	63.6±0.9	60.9—66.3
		II	21	58.3±0.5	56.8—59.8
	Июль	III	14	47.2±0.3	47.3—48.1
		I	28	40.1±0.3	39.2—41.0
Елово-березовый лес ст. Вербилки Московской обл., 1963 г. Личинки	Май	II	2	102	—
		III	20	87.7±1.7	82.6—92.8
	Июнь	I	11	74.0±1.6	69.2—78.8
		II	19	69.3±0.4	68.1—70.5
	Июль	III	50	63.2±1.5	58.7—67.7
		I	18	60.2±2.4	53.0—67.4
Осиново-березовый лес ст. Вербилки Московской обл., 1961 г. Нимфы	Май	II	2	102	—
		III	27	76.1±1.0	73.1—79.0
	Июнь	I	18	63.7±1.2	60.1—67.3
		II	12	57.7±1.5	53.2—62.2
	Июль	III	13	57.9±1.3	54.0—61.8
		I	6	57.5±2.3	50.6—64.6
	II	5	53.6±3.0	44.6—62.6	

У нимф в 1961 г.⁴ эта разница статистически достоверна лишь при питании их в первую половину лета. Одним из наиболее вероятных факторов, определяющих отмеченные различия, обычно считают сезонные изменения температуры; фактических данных, подтверждающих это предположение, в литературе нет.

Наши наблюдения позволяют проследить характер связи развития клещей с температурой лесной подстилки. Для расчетов взяты данные о развитии личинок в темнохвойном лесу близ с. Б. Кемчуг Козульского р-на в 1962 г. (табл. 2). Для каждой партии клещей, накормленных и по-

Т а б л и ц а 2
Сезонные изменения сроков развития личинок *I. persulcatus* и температуры лесной подстилки в темнохвойном лесу близ с. Б. Кемчуг (по четырехкратным измерениям в сутки) в 1962 г.

Время питания личинок		Сумма эффективных температур подстилки за 1 день развития личинок данного времени питания			Средняя продолжительность развития личинок (в сутках)	Средняя скорость развития (в %)
месяц	декада	средняя	минимальная	максимальная		
Май	II	21.9	21.6	22.3	80.6	1.24
	III	23.3	22.5	24.2	69.5	1.43
Июнь	I	23.5	23.2	23.8	63.6	1.57
	II	25.4	25.4	25.6	58.3	1.71
Июль	III	26.0	25.4	26.3	47.2	2.11
	I	27.0	26.4	27.6	40.1	2.49
	II *	29.7	28.8	30.7	34.8	2.87

мещенных в лесную подстилку в течение определенной декады, рассчитаны средняя продолжительность развития, его скорость и сумма эффективных⁵ температур подстилки (по четырехкратным измерениям в сутки — в 1, 7, 13 и 19 час.) в среднем за один день их развития.

Эта сумма для особей с разным временем питания не была одинаковой: чем позднее питались клещи, тем при более высокой температуре проходило их развитие и тем выше была его скорость. Коэффициент корреляции между продолжительностью развития клещей и температурой подстилки оказался равным 0.9. Эти данные показывают справедливость предположения о том, что сезонные изменения продолжительности развития личинок *I. persulcatus* находятся в четкой связи с сезонными изменениями температуры среды их обитания.

Тесная связь сроков развития личинок данного вида в природных условиях с температурой выявляется и при сравнении данных за разные годы наблюдений. Так, личинки, питавшиеся в I декаде июня (табл. 3) в каждом из пунктов наблюдений развивались тем быстрее, чем более теплым было соответствующее лето. При этом наиболее длительное развитие особей данного срока питания за все рассматриваемые годы (90.6 дня) отмечено в Подмоскowie в 1962 г., когда сумма среднемесячных температур за июнь—август (по данным метеостанции) составила всего 41.5° и была на 7.5° ниже средней многолетней суммы за те же месяцы. Самое быстрое развитие особей (50.9 дней) имело место в Западном Саяне в 1965 г. при сумме температур 55.8° (на 4.8° выше средней многолетней по этой точке). Таким образом, как и следовало ожидать, между продолжительностью развития без диапаузы личинок *I. persulcatus* и условиями температуры внешней среды выявляется четкая коррелятивная связь. При этом

* Личинки, питавшиеся позже II декады июля, в этот сезон не успели перелинять.

⁴ Материалы за другие годы недостаточны для статистической обработки.

⁵ Эффективной считали температуру выше 9° (Попов, 1962).

Таблица 3

Продолжительность развития личинок, питавшихся в I декаде июня и помещенных в лиственные леса в разных географических точках

Место наблюдений	Год	Сумма средне- месячных температур за июнь, июль, август (по данным метеостан- ции)	Число личи- нок в опы- те	Среднее число дней с момента отпадения с хозяина до ляпки	99%-ый довери- тельный интервал	Средняя скорость развития (в %)
Московская обл., ст. Вер- билки	1961	52.5	39	56.7±1.0	53.7—58.7	1.76
	1962	41.5	25	90.6±0.9	87.9±93.3	1.1
	1963	47.5	11	66.1±0.24	65.3±66.8	1.51
Красноярский край, с. Б. Кемчуг	1960	45.4	52	60.9±1.1	57.6—64.2	1.64
	1961	44.2	18	66.9±1.4	62.7—71.1	1.59
	1962	46.2	21	58.7±0.8	56.3—62.7	1.77
Западный Саян, пос. Майна	1965	55.8	33	50.9±1.7	45.8—56.0	1.96
	1966	52.3	25	60.0±1.0	57.0—63.0	1.66

имеют значение и общие условия погоды в период наблюдений (холодное или теплое лето в среднем) и изменения температуры по ходу вегетационного сезона.

Однако при сравнении данных, полученных в разные годы или в разных точках наблюдений, выявляются и некоторые отклонения от этой закономерности.

На рис. 1 приведены скорости развития личинок *I. persulcatus* в разных условиях температуры, наблюдавшиеся в 1961 и 1962 г. в окрестностях с. Б. Кемчуг. На рисунке ясно видно, что линия, показывающая изменения скорости развития личинок в зависимости от температуры в 1961 г., располагается несколько иначе, чем в 1962 г. Во-первых, оказались различными углы наклона линий скорости развития по отношению к осям координат, а это означает, что чувствительность клещей к изменениям температуры в данные годы была неодинаковой. Действительно, если в 1961 г., при изменении средней эффективной температуры за период развития на 1°, скорость развития клещей менялась лишь на 0.46% (рис. 1), то в 1962 г. в этих условиях она изменялась на 0.93%, т. е. почти в 2 раза сильнее. Кроме того, в зоне низких температур (левая часть графика) скорость развития личинок в 1961 г. была, как правило, заметно выше, чем в 1962 г. (при одинаковой средней суточной температуре за период развития). Отмеченные явления можно объяснить различными условиями погоды: в 1961 г. лето было заметно холоднее, чем в 1962 г. (рис. 2), причем суточные колебания температуры в оба года также не были одинаковыми. Например, в июне 1961 г. разница между среднепятидневыми температурами воздуха в 7 и 13 час. в темнохвойном лесу колебалась в пределах от 5.58 до 13.3°, а среднепятидневные температуры подстилки (рис. 2) испытывали резкие спады (например в III пятидневке июня до 2°),

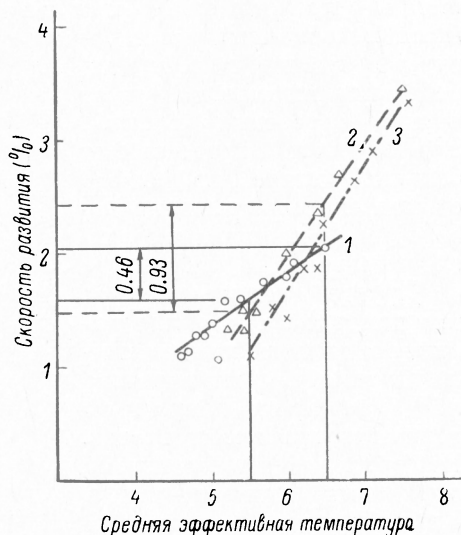


Рис. 1. Связь между скоростью развития личинок *I. persulcatus* и среднесуточной эффективной температурой подстилки в месте их развития (с. Б. Кемчуг, Красноярский край, 1961 и 1962 г.). 1 — осиново-березовый лес, 1961 г.; 2 — осиново-березовый лес, 1962 г.; 3 — темнохвойный лес, 1962 г.

тогда как в июне 1962 г. пределы суточных колебаний температуры были более узкими (от 4.7 до 9.6°), а среднепятидневные температуры подстилки постепенно повышались от 7 до 15°. Таким же образом различались в эти годы и июльские температуры. Суточные и сезонные колебания температуры летом в 1961 г. были выражены значительно резче, чем в 1962 г.,

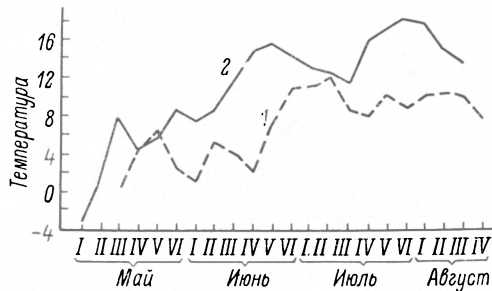


Рис. 2. Среднепятидневные температуры подстилки в темнохвойном лесу (с. Б. Кемчуг, Красноярский край).
1 — 1961 г., 2 — 1962 г.

и проходили на фоне очень низких температур, временами даже ниже порога развития клещей. Существует мнение, что у насекомых температурные колебания, охватывающие зону от нижнего порога развития определенного вида до оптимальных для него температур, могут вести к укорочению сроков развития по сравнению с соответствующими сроками в условиях постоянных температур при той же средней температуре за весь период развития. [Ludwig D. u. Carle R., 1934: цит. по Кожанчикову (1961)]. Хотя против этого вывода в литературе имеются возражения (Кожанчиков, 1961), нам кажется, что в нашем случае мы столкнулись как раз с подобным явлением: относительно большая скорость развития личинок наблюдалась именно в прохладном 1961 г. с его резко выраженными суточными и сезонными колебаниями температуры и именно в зоне наиболее низких температур за период развития клещей. Вопрос этот представляет большой интерес, но для его окончательного решения необходимы специальные экспериментальные работы.

Другое отклонение от закономерной связи продолжительности развития клещей и температуры отмечено при сравнении данных из разных географических точек. Наблюдения проведены за личинками, питавшимися в I декаду июня и развивавшимися в лиственных лесах четырех разных районов (рис. 3). Чтобы сгладить разницу погодных условий сезона, использовали данные за годы, в которые суммарная температура летних месяцев приближалась к средней многолетней.

Из рис. 3 видно, что в Московской обл. в 1963 г. при сумме среднемесячных температур за июнь—август (равной 47.5°) развитие личинок длилось 66 дней. В Б. Кемчуге в 1962 г., несмотря на то что сумма соответствующих температур была ниже (46.2°), развитие личинок заняло в среднем лишь 59 дней. В Южном Приморье при значительно теплом лете (в 1964 г. сумма температур равнялась 53.7°) сроки развития клещей оказались длиннее, чем в других пунктах (67 дней).⁶ Наконец, в Западном

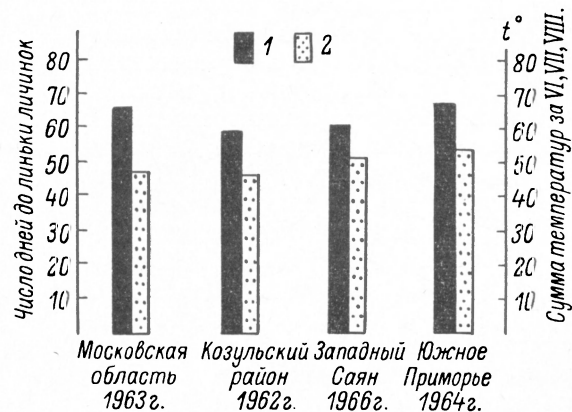


Рис. 3. Продолжительность развития личинок *I. persulcatus* (питавшихся в I декаде июня) в разных географических точках и сумма летних температур в период их развития.

1 — среднее число дней с момента отпадения с хозяина до личинки, 2 — сумма среднесуточных температур за июнь—август (по данным местных метеостанций).

⁶ Данные Приморской краевой СЭС.

Саяне, где сумма летних температур в 1966 г. приближалась к приморской, развитие клещей проходило примерно в такие же короткие сроки, как и в Б. Кемчуге (60 дней).

Подобное несоответствие между температурными условиями и сроками развития клещей в разных частях ареала вида может быть вызвано разными причинами. Во-первых, определенное влияние может оказывать степень континентальности климата в местах проведения наблюдений: для центральной Сибири, например, характерны резкие суточные колебания температуры, в то время как в Южном Приморье они выражены, как известно, значительно слабее. Вполне возможно, что большая скорость развития сибирской популяции объясняется ускоряющим воздействием частых понижений температуры. Во-вторых, эти отличия могут быть связаны с наследственно закрепленными экологическими особенностями разных популяций клещей. Так, в Красноярском крае (как в центральной его части, так и в Западном Саяне) в суровых условиях континентального или горного климата с относительно коротким вегетационным периодом у клещей могли выработаться иные требования к температуре, чем у популяции, обитающей в Южном Приморье с его более ровным климатом, с продолжительным вегетационным периодом, в частности, с теплым августом и сентябрем.

Чтобы проверить, существуют ли стойкие различия в требованиях к условиям среды у отдельных географических популяций клещей, мы поместили личинок из разных популяций, накормленных одновременно, в однородные условия, а именно в лесу, близ с. Б. Кемчуг, потомство самок местных и из Подмосковья, а в Подмосковном стационаре — потомство самок местных, кемчугских и приморских. Особи московской и кемчугской популяций в новых для них условиях развивались в те же сроки, что и местные, т. е. требования к условиям среды обитания у этих популяций оказались примерно одинаковыми. Это дает основание предполагать, что более короткие сроки развития личинок в условиях центральной Сибири (в частности в Кемчугском стационаре), по сравнению с подмосковными, действительно объясняются особенностями резко континентального климата: резкими суточными колебаниями температур в период развития клещей.

Личинки же из Приморья в Подмосковье развивались в большинстве случаев на 12—22 дня дольше, чем местные особи. По-видимому, эта популяция имеет несколько отличные наследственно закрепленные экологические требования, чем подмосковная или сходная с ней по своим требованиям центральносибирская.⁷

ВЫВОДЫ

1. Выявлена статистически достоверная разница длительности развития личинок и нимф *Ixodes persulcatus*, питавшихся в разные периоды вегетационного сезона: особи, насосавшиеся в начале летнего сезона, развиваются дольше, чем питавшиеся в более поздние сроки. Подобные различия наблюдаются даже при питании клещей в разные декады одного месяца.

2. Установлена четкая коррелятивная связь между продолжительностью развития клещей в природных местообитаниях и температурными условиями в период этого развития. Коэффициент корреляции данных величин достигает 0.9 (при анализе данных за определенный год в конкретном местообитании клещей).

3. Как правило, в годы с теплым вегетационным сезоном длительность развития клещей короче, чем в холодный сезон, однако от этой закономерности обнаружены отклонения. Во-первых, реакции личинок на изменения температуры в год с относительно холодным летом оказались более слабыми (коэффициент лабильности развития 0.46), чем в год с более теп-

⁷ Отличия личинок приморской популяции в требованиях к внешним условиям отмечены и при изучении их фотопериодических реакций (Бабенко, 1966).

лым летом (коэффициент лабильности 0.93). Во-вторых, в холодный год скорость развития клещей в зоне низких температур оказалась относительно выше, чем в год более теплый. Последнее обстоятельство мы склонны объяснить ускорением развития клещей под влиянием резких понижений температуры в соответствующий период.

4. При сравнении данных из разных географических точек обнаружены несоответствия продолжительности развития клещей температурным условиям соответствующих мест; в наиболее холодной точке (Козульский р-н Красноярского края) продолжительность развития была наименьшей, и, наоборот, в самом теплом участке (Южное Приморье) — самой большой. Это мы объясняем двумя факторами: ускоряющим воздействием резких колебаний температуры в условиях континентального климата центральной Сибири и большей требовательностью приморской популяции к условиям внешней среды, в частности к температуре.

Л и т е р а т у р а

- Б а б е н к о Л. В. 1956. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *I. ricinus* и *I. persulcatus* P. Sch. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 4 : 346—352.
- Б а б е н к о Л. В. 1966. К вопросу о диапаузе личинок *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae). Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на характер развития клещей. Первое акарологическое совещание. Тез. докл., М.—Л. : 21—22.
- Б а б е н к о Л. В. и Р у б и н а М. А. 1961. О сроках развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Красноярском крае и прогнозах его обилия. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 4 : 409—416.
- Б а б е н к о Л. В. и Р у б и н а М. А. Упрощение методики прогноза обилия пастбищных клещей р. *Ixodes* и некоторые данные по их биологии. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 1 : 13—17.
- Б е л я е в а Н. С. 1966. Продолжительность развития иксодовых клещей на юге Хабаровского края. Первое акарологическое совещание. Тез. докл., М.—Л. : 31—32.
- В а в и л о в а В. Е., Д о р о х о в а В. С. и К и р и л л о в а М. А. 1965. Некоторые данные о продолжительности развития и сроках линьки клеща *Ixodes persulcatus* в Приморском крае. Тр. Владивостокского инст. эпидемиол. микробиол. и гигиены, 3 : 73—78.
- Д у м и н а А. Л. 1957. Некоторые данные по фенологии клеща *Ixodes persulcatus* в Калининской области. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 1 : 51—52.
- Ж м а е в а З. М. 1966. Цикл развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южнотаежных лесах. Первое акарологическое совещание. Тез. докл., М.—Л. : 94—95.
- К а л м ы к о в П. Г. 1961. Развитие иксодовых клещей в природных условиях островов Японского моря. Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии, Алма-Ата, 3 : 505—509.
- К о ж а н ч и к о в И. В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. М.
- М и ш и н А. В. 1956. Сроки развития клеща иксодес персулькатус в условиях Удмуртской АССР. Сб. автореф. Ижевского мед. инст. : 13—14.
- П о п о в В. М. 1962. Иксодовые клещи Западной Сибири, Томск : 1—260.
- Р у б и н а М. А. и Б а б е н к о Л. В. 1963. О развитии клеща *Ixodes argonophorus* P. Sch. Зоол. журн., 42 (5) : 670—673.
- Р у б и н а М. А. и Б а б е н к о Л. В. 1966. Сравнительные данные о развитии разных географических популяций *Ixodes persulcatus* P. Sch. Первое акарологическое совещание. Тез. докл., М.—Л. : 176—177.
- Х е й с и н Е. М., П а в л о в с к а я О., М а л а х о в а Р. П. и Р ы б а к В. Ф. 1954. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* в природных условиях Карело-Финской АССР. Тр. Карело-Финского гос. унив., 6 : 102—123.
- Ш и х а р б е е в Б. В. 1965. О сроках линьки личинок и нимф у лесного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в очаге клещевого энцефалита на юго-западе Иркутской области. Тр. Иркут. н.-иссл. инст. эпидемиол. и микробиол., 8 : 253—261.
- Я г о д и н с к и й В. Н. и А л е к с а н д р о в Ю. В. 1963. О развитии иксодовых клещей в северном Приморье. Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Матер. конф., Омск : 245—246.
- L u d w i g D. a. C a b l e R. The effect of alternating temperatures on the pupal development of *Drosophila melanogaster*. Physiol. Zool., 1934. 6.

DURATION OF THE DEVELOPMENT (EXCLUDING DIAPAUSE) OF LARVAE
AND NYMPHS OF *IXODES PERSULCATUS* P. SCH. IN NATURE AND ITS
DETERMINING FACTORS

M. A. Rubina and L. V. Babenko

S U M M A R Y

The development of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* P. Sch. (excluding diapause) in relation to season of their feeding, temperature of forest litter during the development of ticks and ecology of individual geographical populations were studied. Statistically valid differences in the duration of the development of larvae and nymphs were established even during their feeding in different decades of the same month. These differences depend on the seasonal changes in the warming of forest litter (coefficient of correlation — 0.9).

There were found deviations from regular relationships between the duration of the development of larvae and temperature: at the same average daily temperature the rate of the development of ticks in years with cold summers and strong daily and seasonal fluctuations in temperature was higher than was that in years with warm even temperature. The same were differences between the rates of the development of larvae in areas with different degrees of continentality of the climate. Hereditary differences in ecological requirement were found in individuals from south Primorje (Far East), which were compared with the Moscow and Siberian populations of *I. persulcatus*.
