

УДК 576.895.421

**ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
ТАЕЖНОГО КЛЕЩА (IXODIDAE)
В ДОЛИННЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ КЕМЧУТСКОГО НАГОРЬЯ
ПО СОСТОЯНИЮ НА 1986—1991 гг.**

© Ю. С. Коротков, Г. С. Кисленко

Установлено, что в обследуемом районе сытые самки таежного клеща откладывают на 1 га за сезон в среднем 25 250 яиц, из которых отрождается 13 750 личинок. Обилие голодных личинок за период зимовки сокращается до 12 500. Из этого количества успешно напитываются кровью хозяев 11 643 особи. Суммарное обилие голодных нимф, перелинявших из сытых личинок, развивавшихся как с диапаузой, так и без нее, достигает осенью 10 933 и сокращается после зимовки до 9895. Суммарное обилие голодных имаго, половина из которого представлена самками, составляет: осенью 1774, весной 1084. Из перезимовавших самок находят прокормителей и успешно насыщаются кровью хозяев всего около 10 особей.

Центральное место в демографических исследованиях занимает оценка воспроизводства популяций в ходе естественной смены поколений. Такие особенности демографических процессов, как высокая продолжительность жизни отдельных видов животных, перекрываемость поколений и т. п., привели к выработке понятия о гипотетическом поколении, которое отражает закономерности воспроизводства популяции в данный момент по ее фазовому и возрастному составу (Коли, 1979). Зависимость демографических параметров от возраста или фазового состояния представляют в виде специальной таблицы (см. таблицу выживания, табл. 5).

Абсолютное большинство полевых экологических исследований таежного клеща *Ixodes persulcatus* Sch. так или иначе затрагивает различные элементы демографической структуры этого вида. Однако до настоящего времени известна единственная попытка полного демографического анализа популяции таежного клеща, предпринятая в западных предгорьях Восточного Саяна сотрудниками ИМПитМ им. Е. И. Марциновского в 1959—1962 гг. Тем не менее такая попытка была не совсем удачной, поскольку представление о численности отдельных фаз развития таежного клеща получилось искаженным из-за недоучета напитавшихся личинок и нимф (Бабенко, Рубина, 1961). Подобные противоречия и несоответствия характерны и для большинства работ, вышедших в последующие годы (Таежный клещ, 1985; Балашов, 1996).

Многолетний опыт работы и подробный анализ литературных данных убедил нас в том, что традиционные методы полевых исследований таежного клеща мало пригодны для оценки демографических параметров (Коротков, 1985). Такая оценка может быть успешной на основе специальных методик учета абсолютной численности клещей различных фаз развития и их прокормителей. Развивая это направление исследований, мы разработали ряд методических приемов, позволяющих избегать грубых ошибок при оценке абсолютной численности голодных имаго и определении сроков детерминации морфогенетической диапаузы у напитавшихся личинок и нимф (Коротков, Кисленко, 1991, 1994, 1995, 1997). Последняя из названных методик

позволила снизить неспецифическую смертность клещей в полевых закладках практически до нуля. Наблюдаемая же смертность колебалась в пределах 5—9 %, в то время как при использовании других методик она достигала 84 (Бабенко, Рубина, 1968) и 90 % (Жмаева, 1969). При нашем участии были внесены определенные поправки, повышающие реалистичность оценки абсолютной численности мелких млекопитающих (Бернштейн и др., 1994).

Чтобы избежать недоучета клещей, паразитирующих на теплокровных хозяевах, мы использовали такие методы добычи прокормителей и сбора эктопаразитов, которые максимально отвечали бы цели проводимых исследований. Численность мелких млекопитающих учитывали по результатам их многодневного отлова живоловками на специальных площадках. Использование живоловок вместо давилок позволило избавиться от необходимости оценивать число клещей, сползающих с мертвых зверьков. Проблема недоучета эктопаразитов снималась за счет содержания отловленных зверьков в специальных клетках с сетчатым дном. Такое содержание длилось до 7 сут, что позволяло собирать с каждого зверька всех напитавшихся клещей. Осмотр животных, добытых отстрелом, производился более тщательно, чем рекомендовано в соответствующих методических пособиях. Это достигалось за счет внимательного осмотра всей поверхности добытого животного и трехкратных повторных осмотров каждого зверька или птицы. Тушки или шкурки животных между каждым осмотром помещали в бязевые мешочки и содержали в холодильнике. Повторные осмотры позволяли дополнительно собирать с мелких животных до 10 % клещей, а со зверьков и птиц среднего размера — до 15—30 %.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1986—1991 гг. на полевом стационаре Красноярской краевой станции Госсанэпиднадзора. Стационар расположен в 100 км западнее Красноярска (Козульский р-н, окрестности с. Большой Кемчуг). Район наших исследований хорошо известен по книге «Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге» (1968). В книге дана подробная характеристика трех основных природнотерриториальных комплексов, представленных на стационаре (Никифоров, 1968). В период нашей работы материал собирался только в долинных темнохвойных лесах, затронутых выборочными рубками. Наш интерес к обследованию данной территории был обусловлен тем, что фаунистические сообщества, ассоциированные здесь с очагами клещевого энцефалита, наиболее типичны для обширных территорий предгорно-таежных и южно-таежных ландшафтов Сибири.

Паразитологически обследованы 495 птиц, 341 землеройка-бурозубка, 8 зайцебеляков (всего по стационару мы располагали данными по 18 зайцам, добытым в различные годы), 122 обыкновенные белки, 871 азиатский бурундук и 1339 мышевидных грызунов. Из позвоночных животных, имеющих второстепенное значение в прокормлении личинок и нимф таежного клеща, добыты 3 белки летяги, 3 ондатры, 1 ласка, 2 горностая. Также использовались данные паразитологического обследования второстепенных видов прокормителей, полученные в 1959—1962 гг. (Никифоров, 1968). В эти годы было обследовано 212 азиатских кротов, 17 ласок, 181 водяная крыса.

Выборочные маршрутные учеты абсолютной численности птиц в 1986—1991 гг. показали, что видовой состав и средняя многолетняя численность пернатых в этот период существенно не отличались от таковых в 1961—1962 гг. (Наумов, 1968). Нередко при сравнении материалов, полученных различными авторами, возникает «систематическая ошибка», способная серьезно повлиять на результаты. Нам удалось избежать такой ошибки, поскольку один из авторов настоящей работы (Кисленко) занимался учетом и отстрелом птиц в составе как первой, так и второй экспедиции.

Обилие зайца, белки и бурундука оценивали по результатам маршрутных учетов общей протяженностью 1311 км (Гибет, Кузьмин, 1963; Кисленко, Коротков, 1990).

Длительность насыщения и показатели прокормления личинок и нимф оценивали по Наумову (1968). В нашей модификации показатели прокормления рассчитывали не сразу за весь сезон, как предлагалось ранее, а по каждой декаде в отдельности с последующим суммированием результатов.

Таблица выживания может быть представлена как вероятность новорожденных особей дожить до определенного возрастного класса или как вероятность дожить до определенной фазы развития. В настоящей работе рассматривается второй вариант таблицы. Особое внимание при ее составлении уделялось оценке реалистичности выбранной нами модели расчета численности таежного клеща на разных фазах его развития. Достоверность модели проверялась по сходимости полученных результатов с данными, опубликованными нами ранее, о таких процессах, как сроки детерминации диапаузы у личинок и нимф, смертность этих фаз развития клеща в период от их насыщения кровью хозяина до линьки, данных о численности голодных и напитавшихся имаго.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период наших исследований наряду с учетом численности массовых видов позвоночных животных, участвующих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща, уделялось повышенное внимание оценке численности млекопитающих среднего размера: зайца-беляка, белки и бурундука. Роль этих видов в прокормлении преимагинальных фаз развития таежного клеща, особенно нимф, изучена недостаточно, о чем свидетельствует широкий спектр мнений по данному вопросу. Сложившиеся представления носят чаще всего концептуальный характер и не подкреплены соответствующим аналитическим материалом. В то же время нетрудно предположить, что исключение какого-либо вида теплокровных из списка прокормителей может привести к значительному искажению результатов оценки числа напитавшихся клещей. Так, неудачная попытка демографического анализа, предприятия на Кемчугском стационаре в 1959—1960 гг., была во многом обусловлена недоучетом нимф на млекопитающих среднего размера, прежде всего на бурундуке (Бабенко, Рубина, 1961).

Обилие основных групп и видов позвоночных животных — прокормителей личинок и нимф показано в табл. 1. Обилие мелких млекопитающих (мелкие грызуны и

Таблица 1

Среднедекадные показатели абсолютной численности теплокровных животных — прокормителей личинок и нимф таежного клеща, за 1986—1991 гг. в расчете на 1 км²

Table 1. Mean decade indices of absolute number of animals being hosts of larvae and nymphs of the taiga tick, per 1 km² in the period of 1986—1991

Месяц	Декада	Число животных на 1 км ²					
		птицы 1-й группы	землеройки	заяц-беляк	белка	бурундук	мыши и полевки
Май	2	146	1580	4.5	6.1	55.7	7070
	3	150	1480	4.5	4.9	135.5	6830
	1	155	1390	6.2	3.6	110.1	5030
Июнь	2	200	2560	6.5	6.9	174.5	6370
	3	255	3460	7	6.3	175.6	10730
	1	260	5010	7.5	5.7	236	16130
Июль	2	300	7800	8.5	7.7	250	18130
	3	375	12300	8.8	9.1	214.2	22500
	1	400	17690	7.4	18.3	293.7	27320
Август	2	390	15990	7	39.9	222.8	25870
	3	350	14930	7	6.1	188.4	25420

Таблица 2

Среднедекадные индексы обилия личинок и нимф таежного клеща на различных видах и группах позвоночных животных за 1986—1991 гг.
Table 2. Mean decade indices of abundance of the taiga tick larvae and nymphs on different species and groups of animals in 1986—1991

Месяц	Декада	Личинки					
		птицы 1-й группы	землеройки	заяц-беляк	белка	бурундук	мыши и полевки
Май	2	0	0.04	0.1	0	0.07	0.05
	3	0	0.19	2	1	0.11	1.29
Июнь	1	1.15	0.74	4.5	2	3.57	2.36
	2	1.14	1.96	6	9.54	9.61	5.33
Июль	3	1.17	1.89	5.5	11.86	8.33	4.8
	1	1.43	1.24	5.8	5	6.04	5.93
Август	2	2.2	0.82	4	2.45	1.7	3.1
	3	0.9	0.49	3	2.54	0.87	1.45
	1	0.55	0.26	0.5	1.11	1.19	0.43
	2	0.09	0.25	0.5	1	0.21	0.2
	3	0	0.06	0	2	2.91	0.28

Таблица 2 (продолжение)

Месяц	Декада	Нимфы					
		птицы 1-й группы	землеройки	заяц-беляк	белка	бурундук	мыши и полевки
Май	2	0	0.007	0.5	0	1.5	0.43
	3	0.5	0.017	7	13.67	5.42	0.89
Июнь	1	2.26	0.090	15	6.33	7.03	0.87
	2	2.32	0.167	18	19.77	7.56	0.99
Июль	3	2.16	0.063	14	30.43	10.23	0.54
	1	2.48	0.043	8	9.4	5.77	0.45
Август	2	2.04	0.080	4	4.55	3.97	0.2
	3	1.93	0.017	2	8.92	3.06	0.2
	1	1.03	0.010	3	7.06	3.01	0.06
	2	0.96	0.008	3	4.66	1.73	0.03
	3	1	0.002	4	6	6.64	0.08

землеройки) значительно превосходит обилие всех остальных видов и групп прокормителей. Индекс их доминирования достигает 95—98 %. Среднее многолетнее обилие мелких грызунов в расчете на 1 км² составляет в начале весенне-летнего сезона 5—7 тыс. и достигает 23—30 тыс. в конце сезона. Обилие землероек ниже и составляет в соответствующие периоды 1.4—1.6 и 15—18 тыс.

Основные особенности сезонной динамики и взаимоотношений преимагинальных фаз развития таежного клеща с птицами и мелкими млекопитающими достаточно подробно показаны на материалах 1959—1962 гг. Отметим только некоторые особенности, которые установлены в период наших исследований.

1. Период активности личинок и нимф длится с конца 1-й—начала 2-й декады мая до конца августа и, возможно, охватывает 1-ю декаду сентября (табл. 2). Характерно, что в 3-й декаде августа наблюдается заметный всплеск активности личинок и нимф. Особенно интенсивно эти паразиты нападают на виды животных, ведущих в этот период активную заготовку кормов на зиму. Так, индекс обилия личинок и нимф вырос в период со 2-й по 3-ю декаду августа на белке соответственно с 1 до 2 и с 4.7

Таблица 3

Среднедекадные абсолютные показатели прокормления личинок и нимф таежного клеща на различных видах и группах позвоночных животных за 1986—1991 гг. в расчете на 1 га

Table 3. Mean decade feeding indices of the taiga tick larvae and nymphs on different species and groups of animals per 1 ha in 1986—1991

Месяц	Декада	Личинки					
		птицы 1-й группы	землеройки	заяц-беляк	белка	бурундук	мыши и полевки
Май	2	0	1.8	0	0	0.12	12.2
	3	0	9.5	0.3	0.17	0.49	314
	1	5.56	32	0.9	0.23	12.29	434
Июнь	2	7.12	156.6	1.2	2.05	52.41	1296.5
	3	9.3	204	1.2	2.33	45.68	1899.2
	1	11.66	194.3	1.4	0.9	44.55	3275.2
Июль	2	20.59	198.9	1.1	0.59	13.3	2034
	3	11.64	208.9	0.9	0.79	6.41	1365.8
	1	6.88	144.9	0.1	0.65	10.96	541.3
Август	2	1.06	125.9	0.1	1.25	1.49	292.2
	3	0	28.7	0.0	0.42	18.84	293.7
	Итого*	74	1306	7	9	207	10005

Таблица 3 (продолжение)

Месяц	Декада	Нимфы					
		птицы 1-й группы	землеройки	заяц-беляк	белка	бурундук	мыши и полевки
Май	2	0	0.3	0.1	0	2.5	92.1
	3	2.43	0.8	1.1	2.24	24.5	202.5
	1	10.33	3.8	2.8	0.7	23.4	133
Июнь	2	13.68	12.9	3.6	4.12	40	191.5
	3	16.21	6.6	3	5.81	54.5	176.6
	1	19.01	6.6	1.8	1.63	41.3	221
Июль	2	18.05	18.9	1	1.06	30	109.6
	3	23.55	6.8	0.6	2.69	21.9	150.5
	1	12.19	5.4	0.7	3.91	26.8	47.5
Август	2	11	3.7	0.6	5.62	12	27.3
	3	11.36	1	0.9	1.22	41.7	70.6
	Итого*	138	67	16	29	319	1422

* Округлено до целых чисел.

до 6, на бурундуке — с 0.2 до 2.9 и с 1.7 до 6.6. Незначительное увеличение числа паразитирующих клещей в этот период отмечено и на мелких млекопитающих. Индекс обилия преимаго на птицах, землеройках и зайце в 3-й декаде августа или оставался на уровне, характерном для предшествующей декады, или снижался. Различия в сезонной динамике интенсивности поражения отдельных видов прокормителей личинками и нимфами свидетельствуют, на наш взгляд, о том, что в условиях Средней Сибири предосенний всплеск активности преимаго не связан с активацией особей, перелинявших в текущем сезоне, как предполагали некоторые исследователи, а вызван повышенной активностью особей старших возрастных групп, перелинявших в прошлом сезоне. Наши наблюдения показывают, что перелинявшие в текущем сезоне личинки, нимфы и имаго малоактивны и зимуют в состоянии поведенческой

Таблица 4

Средние многолетние показатели прокормления личинок и нимф таежного клеща в абсолютном и относительном выражении на различных видах и группах позвоночных животных, по данным за 1986—1991 гг.

Table 4. Mean feeding indices of the taiga tick larvae and nymphs in absolute and relative figures on different species and groups of animals during the period of 1986—1991

Вид и группа прокормителей	Показатель прокормления (особей/га)		Доля прокормленных клещей, %	
	личинки	нимфы	личинки	нимфы
Птицы 1-й группы	74	138	0.64	6.69
Прочие виды птиц	32	66	0.27	3.2
Землеройки	1305	67	11.21	3.25
Заяц-беляк	7	16	0.06	0.77
Белка	9	29	0.08	1.41
Бурундук	207	319	1.78	15.46
Мелкие грызуны	10005	1422	85.93	68.93
Прочие виды	≤ 4	≤ 6	0.03	0.29
Всего	11643	2063	100	100

диапаузы. Их реактивация наступает в лабораторных условиях после содержания в холодильнике, а в природе — после зимовки.

2. Среди млекопитающих среднего размера заметную роль в прокормлении преимагинальных фаз развития клеща играет бурундук, благодаря не только высоким индексам обилия клещей на нем, но и достаточно высокой его численности, которая по нашим учетам оказалась в 5—7 раз выше, чем было установлено ранее. Обилие бурундука до выхода молодых особей из нор достигает 110—135 особей на 1 км², а после выхода — 200—300 особей. Установленные нами показатели обилия преимаго были также выше. Если в 1959—1962 гг. (Никифоров, 1968) индекс обилия личинок и нимф в среднем за июнь—июль составил 1.5 и 2, то в период наших наблюдений соответственно 5 и 6.2, т. е. выше более чем в 3 раза.

Отмеченные особенности дают основание для пересмотра сложившегося представления о роли бурундука как второстепенного прокормителя преимагинальных фаз развития таежного клеща в Средней Сибири (Лабзин, 1985). Сравнение абсолютных показателей прокормления, установленных для различных видов и групп позвоночных животных (табл. 3, 4), показывает, что один только бурундук выкармливает почти в 3 раза больше личинок, чем все птицы 1-й экологической группы (207 и 84), и в 2.3 раза больше нимф (319 и 138). Его доля в общей сумме всех прокормленных нимф достигает 15.5 % и уступает только доле нимф, прокормленных всеми видами мелких грызунов.

Мелкие грызуны доминируют в прокормлении как личинок, так и нимф. Эти теплокровные выкармливают за сезон свыше 10 тыс. личинок и 1.4 тыс. нимф на 1 га, что в процентном выражении от суммы клещей, выкормленных всеми видами и группами позвоночных, составляет примерно 86 и 69 %. Землеройки, несмотря на их многочисленность, выкармливают всего 11.2 % личинок и 3.2 % нимф. Всего же на мелких млекопитающих питается около 97 % личинок и 72 % нимф. Всеми видами птиц прокармливаются менее 1 % личинок и приблизительно 10 % нимф (табл. 4).

Роль зайца и белки в прокормлении личинок ничтожно мала (сотые доли процента). Роль этих видов в прокормлении нимф также невелика. На зайца и белку приходится соответственно менее 1 и 1.5 % от всех выкормленных нимф.

Таблица 5

Таблица выживания таежного клеща
в темнохвойно-лиственных лесах Кемчугского нагорья
в среднем за 1986—1991 гг.

Table 5. Mean survival indices of the taiga tick in the coniferous
and leaf forests in the Kremetchug upland during the period of 1986—1991

Фаза и стадия развития	Число особей на 1 га	Выживаемость, %	Смертность, %	Удельная смертность, %
Яйцо	25250	100		
Голодная личинка (осень)	13750	54.4	45.6	45.6
» » (весна)	12500	49.5	4.9	9
Сытая личинка	11643	46.1	3.4	6.9
Голодная нимфа (осень)	10933	43.3	2.8	6.1
» » (весна)	9895	39.2	4.1	9.5
Сытая нимфа	2063	8.2	31	77.8
Голодное имаго (осень)	1774	7	1.2	14.6
» » (весна)	1084	4.3	2.7	38.9
Сытая самка (всего имаго)	10.1 (20.2)	0.08	4.2	98.1
Сытая самка (всего имаго), давшая жизнеспособную яйцекладку	5.5 (11)	0.04	0.04	45

Всеми же видами теплокровных животных за сезон прокармливается около 12 000 личинок и более 2000 нимф. Такого количества нимф оказывается достаточно для отрождения и последующей зимовки в среднем 1084 голодных взрослых клещей при колебаниях в отдельные годы в пределах 641—1950 особей на 1 га (Коротков, Кисленко, 1994, 1997).

Полученные нами данные, значительная часть которых была опубликована ранее (Коротков, Кисленко, 1994, 1995, 1997, и др.), дают достаточную информацию о численности и выживаемости таежного клеща на всех фазах его развития — от яйца до половозрелой особи (табл. 5). Выживаемость отражает процентную долю особей, доживающих до определенной фазы жизненного цикла от исходного количества отложенных яиц. Смертность — вероятность погибнуть в возрастном или межфазовом интервале от x до $x + 1$. Эта величина вычисляется как разность между двумя последовательными значениями выживаемости. Удельная смертность означает долю клещей на какой-либо фазе развития x , погибающих до достижения фазы развития $x + 1$.

Известно, что на 1 га обследуемой территории прокармливается в среднем около 10 (10.1) самок (Коротков, Кисленко, 1997). Эти самки откладывают суммарно примерно 25 250 яиц. Из этого количества яиц отрождается к осени текущего года 13 750 личинок. Потенциальная численность гипотетического нового поколения снижается при этом на 45.6 %. Столь высокая смертность в данный период развития клеща весьма характерна для районов с умеренно теплым и коротким летом. В условиях таежных лесов Кемчугского нагорья личинки успевают вылупиться до наступления холодов только из яиц, отложенных самками в первой половине весенне-летнего сезона, обычно в период с мая до начала июля (Бабенко, Рубина, 1968).

Голодные личинки хорошо переносят зимовку. Удельная смертность в этот период составляет всего 9 %. Большинство перезимовавших личинок находит прокормителей главным образом среди мелких млекопитающих. Успешно питаются свыше 11 600 личинок из числа 12 500 перезимовавших голодных особей. Удельная смертность клещей на данном этапе невысокая и составляет всего 6.9 %. Сытые личинки в основной своей массе, независимо от того, прошло ли их развитие с диапаузой

или без нее, успешно линяют в нимф. Удельная смертность клещей в этот период составляет около 6 %.

Осенняя численность голодных нимф превышает 10 900 особей. Голодные нимфы зимуют так же успешно, как и личинки. К весне насчитывается около 9900 голодных нимф. Однако из них только 2063 особи находят прокормителей и насыщаются кровью хозяев. Удельная смертность нимф на этом этапе достигает почти 78 %. Значительная часть напитавшихся нимф линяет в имаго к осени текущего или следующего года. Суммарное обилие перелинявших клещей превышает 1770 особей. Удельная смертность в период от насыщения нимф до превращения их в имаго составляет 14.6 %, что более чем в 2 раза выше, чем при переходе от сытой личинки к голодной нимфе. В значительной степени это связано с более длительным периодом развития нимф, среди которых в диапаузу впадает 56.3 % напитавшихся особей, а среди личинок только 19.6 %.

Голодные имаго переносят зимовку несколько хуже, чем голодные нимфы и личинки. Удельная смертность перечисленных фаз развития клеща составляет соответственно 39.8, 9.5 и 9 %. Из 1084 успешно перелинявших голодных взрослых клещей, среди которых примерно половину составляют самки, только единичные особи находят прокормителей и успешно продолжают развитие. Среднее число напитавшихся самок составляет 10 (10.1), или менее 2 % от числа всех перезимовавших. Из числа этих самок только 5—6 особей напитываются кровью хозяев в первой половине лета и способны отложить яйца, развитие которых заканчивается отрождением личинок до наступления холодов.

Таблица выживания рассматривается в экологии как одна из важнейших демографических характеристик, отражающих стратегию популяции по ее адаптации к конкретным условиям существования. Она служит своеобразным популяционным паспортом, в котором отражены конкретные числовые параметры онтогенетического развития. Таблица дает достаточно отчетливое представление и об основных механизмах управления численностью таежного клеща на разных фазах его развития.

Так, в условиях таежных лесов Кемчугского нагорья наиболее заметное влияние внешних условий на численность потомства таежного клеща проявляется в период яйцекладки и выплода голодных личинок, а также в период зимовки голодных имаго. Удельная смертность клещей на этих этапах онтогенеза составляет соответственно 45.6 и 38.9 %. Вместе с тем зимовка сытых личинок и нимф протекает достаточно успешно. Их смертность в этот период не превышает 10 %.

Удельная смертность питающихся фаз развития таежного клеща в наиболее значительной степени обусловлена биотическими факторами, среди которых важнейшее место занимают паразито-хозяйинные отношения. Все эти фазы развития клеща в той или иной степени испытывают дефицит прокормителей. Недостаток хозяев наиболее остро отражается на числе напитавшихся взрослых клещей. Смертность самок в период ожидания хозяина превышает 98 %. Несколько меньшая (77.8 %), но все же достаточно высокая смертность наблюдается и в период ожидания хозяев нимфами. Удельная смертность личинок из-за дефицита хозяев наименьшая и составляет всего 6.9 %.

Таким образом, абсолютное большинство перезимовавших личинок находят в течение весенне-летнего сезона своих прокормителей, прежде всего среди многочисленных видов мелких млекопитающих. Если бы эти позвоночные выступали в качестве равноценных прокормителей и для нимф, то следовало бы ожидать такой же или даже значительно меньшей удельной смертности среди последних. В действительности же этого не наблюдается. По-видимому, такое состояние определяется тем, что нимфы отдают предпочтение прокормителям среднего размера, таким как белка, бурундук, заяц и др. Нимфы так же охотно присасываются и к птицам 1-й экологической группы. В условиях нашего стационара на млекопитающих среднего размера и птиц 1-й группы приходится до 30 % всех прокормленных нимф, хотя совокупная численность таких прокормителей в 60 с лишним раз ниже численности мелких млекопитающих.

Если принять во внимание то обстоятельство, что списки прокормителей личинок и нимф почти совпадают, то можно представить, что причиной повышенной смертности не напитавшихся нимф является не общий дефицит прокормителей, а прежде всего дефицит специфических хозяев, перечисленных выше.

Разработанные нами методические подходы и полученные демографические параметры предполагается использовать далее при анализе причин годовых колебаний численности *I. persulcatus* в таежных лесах Средней Сибири.

Список литературы

- Бабенко Л. В., Рубина М. Ф. О сроках развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Красноярском крае и прогнозах его обилия // Мед. паразитол. 1961. № 4. С. 409—416.
- Бабенко Л. В., Рубина М. А. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара // Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., 1968. С. 138—168.
- Балашов Ю. С. Место иксодовых клещей (*Ixodidae*) в лесных экосистемах // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 193—202.
- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С., Коротков Ю. С. Оценка численности рыжей полевки по результатам абсолютного и относительного учетов // Синантропные грызуны М., 1994. С. 204—210.
- Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., 1968. 432 с.
- Гибет Л. А., Кузьмин И. Ф. Картирование обилия и распространения бурундука в Северном Заангарье // Вопросы зоологической картографии. М., 1963. С. 34—36.
- Жмаева З. М. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южно-таежных лесах // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969. С. 118—141.
- Кисленко Г. С., Коротков Ю. С. Количественная характеристика бурундука природных очагов арбовирусных инфекций Средней Сибири // V съезд Всесоюз. териологического о-ва АН СССР. Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 81—82.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. Пер. с англ. М., 1979. 362 с.
- Коротков Ю. С. Регуляция скорости размножения и выживания таежного клеща в обработанных акарицидами очагах клещевого энцефалита // Антропогенное воздействие на условия существования природных очагов болезней человека. М., 1985. С. 130—139.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Морфогенетическая диапауза таежного клеща и методы ее количественной оценки в условиях полевого эксперимента // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 6. С. 494—503.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Абсолютное и относительное обилие имаго таежного клеща (*Ixodidae*) в долинных темнохвойно-лиственных лесах северо-западных отрогов Восточного Саяна // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 3. С. 177—186.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Соотношение светового и гидротермического факторов в детерминации морфогенетической диапаузы личинок и нимф таежного клеща на северо-западных отрогах Восточного Саяна // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 3. С. 145—153.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Распределение голодных и сытых имаго таежного клеща (*Ixodidae*) на площадках абсолютного учета численности // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 1. С. 3—11.
- Лабзин В. В. Паразитирование на млекопитающих // Таежный клещ *Ixodes persulcatus*. Л., 1985. С. 291—307.
- Никифоров Л. П. Природные условия Красноярского края // Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., 1968. С. 15—27.
- Никифоров Л. П. Размещение, обилие и значение в очаге крупных и средних млекопитающих // Там же. С. 46—51.
- Наумов Р. Л. Взаимоотношения личинок и нимф таежного клеща с птицами Кемчугского стационара // Там же. С. 188—204.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Sxhulze (*Acarina, Ixodidae*). Ред. Н. А. Филиппова. Л., 1985. 416 с.

DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF THE TAIGA TICK POPULATION (IXODIDAE)
IN CONIFEROUS FORESTS OF THE KEMCHUG UPLAND IN 1986—1991

Yu. S. Korotkov, G. S. Kislenco

Key words: *Ixodes persulcatus*, demographic structure.

SUMMARY

It is recovered, that full engorged females of *Ixodes persulcatus* lay average of 25 250 eggs per 1 ha during the season in the test area. It produces 13 750 larvae. The abundance of hungry larvae is reduced up to 12 500 during the winter period. 11 643 larvae become engorged. The total abundance of hungry nymphs counts: 10 933 in autumn, and 9895 in spring. The total abundance of hungry adults, half of which is represented by females, makes 1774 in autumn, and 1084 in spring. About 10 females found their hosts and became successfully engorged.
