

УРОВНИ ОБИЛИЯ ПОПУЛЯЦИЙ НОСИТЕЛЕЙ И ПЕРЕНОСЧИКОВ ВИРУСА В ОЧАГЕ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА

Р. Л. Наумов

Институт медицинской паразитологии и тропической медицины
им. Е. И. Марциновского МЗ СССР, Москва

По данным 14—17-летних исследований в Западном Саяне описывается характер годовых колебаний обилия мелких млекопитающих и имаго таежного клеща, обилия прокормившихся личинок и нимф. Высказано предположение о перспективности использования критических диапазонов обилия как меры стабильности популяций таежного клеща и для классификации очагов клещевого энцефалита.

По определению Беклемишева (1959) очаг клещевого энцефалита есть популяция возбудителя вместе с поддерживающими ее существование популяциями позвоночных — носителей и членистоногих — переносчиков вируса. Очевидно, и это показано во множестве публикаций, что численность популяции возбудителя некоторым образом связана с численностью популяций носителей и переносчиков. Поэтому представляется интересным оценить уровни колебания численности популяций как носителей, так и переносчиков, что может оказаться полезным для оценки и классификации очагов клещевого энцефалита.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования проведены силами Саянской экспедиции ИМП и ТМ¹ на северном макросклоне Джойского хребта Западного Саяна с 1964 по 1981 г. на 20—40 ключевых участках, характеризующих 11 высотно-поясных комплексов (ВПК), относящихся к поясам лесостепи и подтайги и подпоясам горно-черневых и горно-таежных лесов пояса горно-таежных темнохвойных лесов (Смагин, 1980). Описание ВПК см.: Наумов и др., 1981; ВПК № 7, где была ликвидирована популяция клещей, в настоящей работе не рассматривается. Для каждого ВПК для периода в 14—18 лет получены следующие оценки.

1) Обилие мелких млекопитающих (*ММ*) — среднее по трем декадам июля число зверьков на 100 ловушко-ночей.

2) Обилие прокормившихся личинок (нимф) — *FL (FN)* — среднее число личинок (нимф) на зверьках на 100 ловушко-ночей; в работе используется сумма среднедекадных показателей за сезон паразитирования личинок (нимф) — оценка уровня прокормления гемипопуляций (Беклемишев, 1960) личинок или нимф *Ixodes persulcatus*.

3) Обилие имаго клещей (*MI*) — число клещей, напавших на учетчика и флаг на 1 км пути; в работе используется сумма среднедекадных показателей обилия имаго за сезон их активности.

Для получения декадных характеристик каждого ВПК отработывали 200—800 ловушко-ночей для отлова млекопитающих и 1—6 км учета имаго клещей.

¹ Сбором материала, помимо автора статьи, в разные годы руководили М. А. Рубина, Е. А. Арумова (имаго клещей), Г. И. Сизова, В. С. Бельмаков, В. П. Щербак, В. В. Лабзин (мелкие млекопитающие, личинки и нимфы клещей).

Т а б л и ц а 1

Среднее обилие мелких млекопитающих (*ММ*) и имаго клещей (*МІ*) и обилие прокормившихся личинок (*FL*) и нимф (*FN*) в различных ВПК северного макросклона Джойского хребта Западного Саяна и среднее изменение показателей от года к году (*v*) (в *n* раз).

Пояс или подпояс	№ ВПК	Высота над уровнем моря (в м)	Тип растительности	Зверьки		Личинки		Нимфы		Имаго	
				<i>ММ</i>	<i>v</i>	<i>FL</i>	<i>v</i>	<i>FN</i>	<i>v</i>	<i>MI</i>	<i>v</i>
Лесостепи	1	300—500	Сосново-березовые островные леса	1.8	5.3	10.4	28.5	1.5	9.2	Нет данных	
Подтайги	2	400—800	Сосново-березовые леса южных склонов	1.4	3.8	18.0	20.3	2.1	24.3	43	1.9
	3	400—900	Сосново-березовые леса северных склонов	2.3	11.6	25.5	25.7	4.3	28.2	61	2.4
	4	400—500	Сосново-березовые леса широкой долины реки	3.4	3.9	35.5	35.8	3.7	12.0	11	2.3
Горно-черневых лесов	5	400—600	Сосново-березовые леса узкой долины ручья	6.6	4.9	66.1	16.1	9.6	11.3	72	1.8
	6	700—1000	Осинники на северных склонах	7.7	4.0	88.8	7.4	9.9	1.9	180	2.0
	8	600—800	Темнохвойно-лиственные леса северных склонов	10.7	2.8	217.5	4.0	36.3	2.3	565	1.8
Горно-таежных темнохвойных лесов	9	800—1000	Пихтово-кедровые разнотравные леса	14.8	1.9	186.7	3.6	25.5	2.5	112	1.8
	10	1000—1200	Кедрово-пихтовые зеленомошно-черничные и разнотравные леса	11.3	2.7	51.1	4.3	10.0	2.6	20	6.8
	11	1200—1400	Зеленомошно-черничные кедровники и кедровое редколесье	9.2	3.3	12.7	9.7	2.6	13.0	Нет имаго	

Краткая характеристика ВПК и популяций мелких млекопитающих и таежного клеща. Средние за период наблюдений характеристики для 10 ВПК приведены в табл. 1. ВПК в таблице расположены в порядке удаления от степи и в порядке возрастания высот (последний принцип нарушают леса широкой долины реки — ВПК № 4 и узкой долины ручья — ВПК № 5). С увеличением высоты местности на 100 м количество осадков возрастает на 70—100 мм, среднесуточная температура уменьшается примерно на 0.6°, сумма эффективных температур — на 100°, продолжительность вегетационного периода — на 6 дней (Протопопов, 1965; Наумов, 1975).

Обилие зверьков постепенно увеличивается с увеличением высоты местности (с увеличением количества осадков и как следствие этого — увеличением богатства травяного яруса леса), достигая максимума в пихтово-кедровых лесах, изобилующих убежищами и наиболее богатых в кормовом отношении одновременно для зеленоядных и семеноядных видов зверьков.

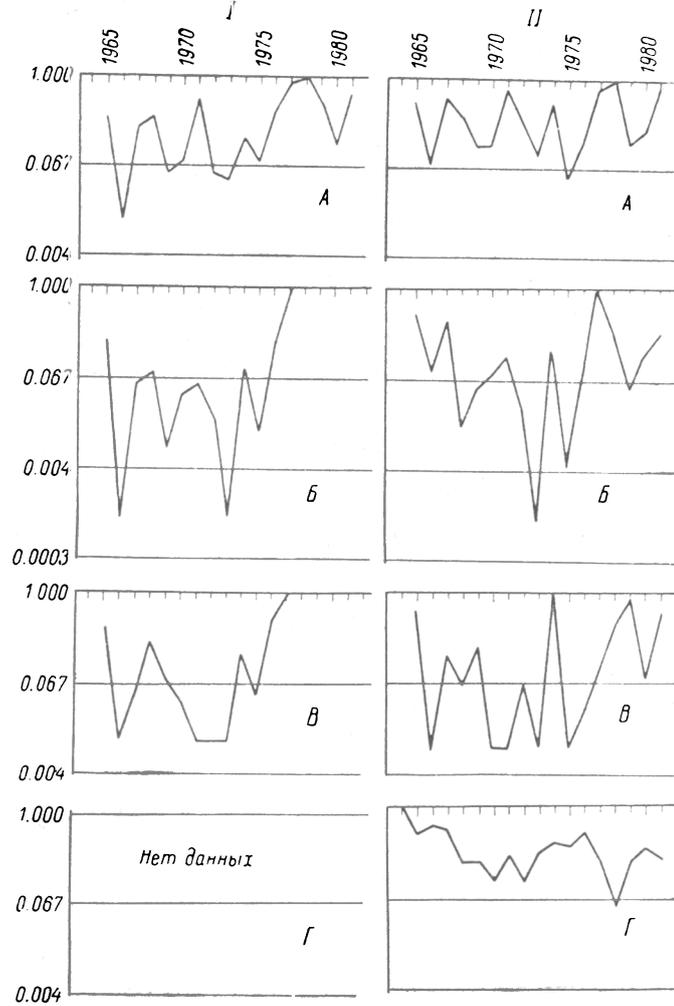
Благоденствие популяции гигрофильных таежных клещей зависит как от климатических особенностей местности (температура, влажность), так и от наличия прокормителей. Наилучшее сочетание этих условий складывается в подпоясе горно-черневых лесов и нижней части подпояса горно-таежных лесов (ВПК № 5—9), особенно в черневых темнохвойно-лиственных лесах (№ 8). Ниже и выше этих ВПК условия для жизни таежного клеща ухудшаются. С уменьшением высот популяция клещей испытывает все более и более острый дефицит влажности, к которому наиболее чувствительны яйца и личинки, и дефицит прокормителей личинок и нимф клещей. В более высоко расположенных ВПК популяция клещей испытывает дефицит тепла, на который наиболее остро реагируют развивающиеся яйца и нимфы.

Сила действия лимитирующих факторов сказывается на стабильности популяций зверьков и гемипопуляций личинок, нимф и имаго таежного клеща. Для обилия зверьков и прокормления личинок и нимф средний уровень изменчивости показателей от года к году, как правило, минимален в наиболее благоприятных для них ВПК на рубеже горно-черневых и горно-таежных лесов и увеличивается по мере ухудшения условий существования (табл. 1). Параллельно уменьшается обилие зверьков и уровень прокормления личинок и нимф (коэффициенты корреляции между средним обилием зверьков и прокормлением личинок и нимф, с одной стороны, и средней изменчивостью этих показателей от года к году — с другой, составили соответственно — 0.61, —0.64, —0.59). Изменчивость обилия имаго клещей в смежные годы невелика и в пределах изученных ВПК не зависит от уровня обилия. Лишь у температурного предела обитания колебания обилия имаго в смежные годы значительно выше.

Пределы колебания обилия мелких млекопитающих и имаго клещей и уровня прокормления личинок и нимф. Недавно было показано (Жирмунский и др., 1981), что в большинстве случаев, при достаточной длительности наблюдений численность популяций различных видов животных колеблется в пределах диапазона, определяемого $e^e = 15.15$ (e — основание натуральных логарифмов). В некоторых, хорошо изученных случаях переход популяции в другой диапазон численностей сопровождался структурной ее перестройкой.

Из рассматриваемых в нашей работе популяций наиболее устойчивыми к действию абиотических факторов должны быть гомойотермные животные — мелкие млекопитающие. Колебания их обилия в 5 ВПК из 10 лишь незначительно выходят за пределы диапазона, определяемого e^e , а в 2 ВПК горной тайги (№ 9 и 10) достигают лишь 7-кратных размеров (табл. 2). В лесостепи (ВПК № 1) в год глубокой депрессии (1966) обилие зверьков снизилось до едва определяемого уровня — в 67 раз по сравнению с максимальным для этого участка. Почти столь же глубокая депрессия два года подряд наблюдалась в подтаежных лесах северных склонов (ВПК № 3), где снижение обилия по сравнению с максимальным было 49-кратным. Весьма вероятно, что столь глубокая депрессия связана со слабой выраженностью подлеска и однородностью растительности этого ВПК, что ухудшает условия выживаемости зверьков в экстремальные годы, не предоставляя возможности выбора (Адамович, 1980). В пользу этого предположения говорят и очень резкие перепады обилия зверьков в этом ВПК

в смежные годы (табл. 1). В черневых лесах узкой долины ручья один год дал 38-кратное падение обилия зверьков по сравнению с максимальным. В остальных случаях незначительный переход обилия зверьков за пределы критического уровня численности, возможно, связан с оценочным характером показателей обилия, на величину которых может влиять погода и ряд других объективных и субъективных факторов (примеры годовых колебаний обилия см. на рисунке).



Размах годовых колебаний обилия мелких млекопитающих и имаго таежного клеща и показателей прокормления личинок и нимф в различных поясах и подпоясах Западного Саяна (в долях от максимального значения; логарифмическая шкала).

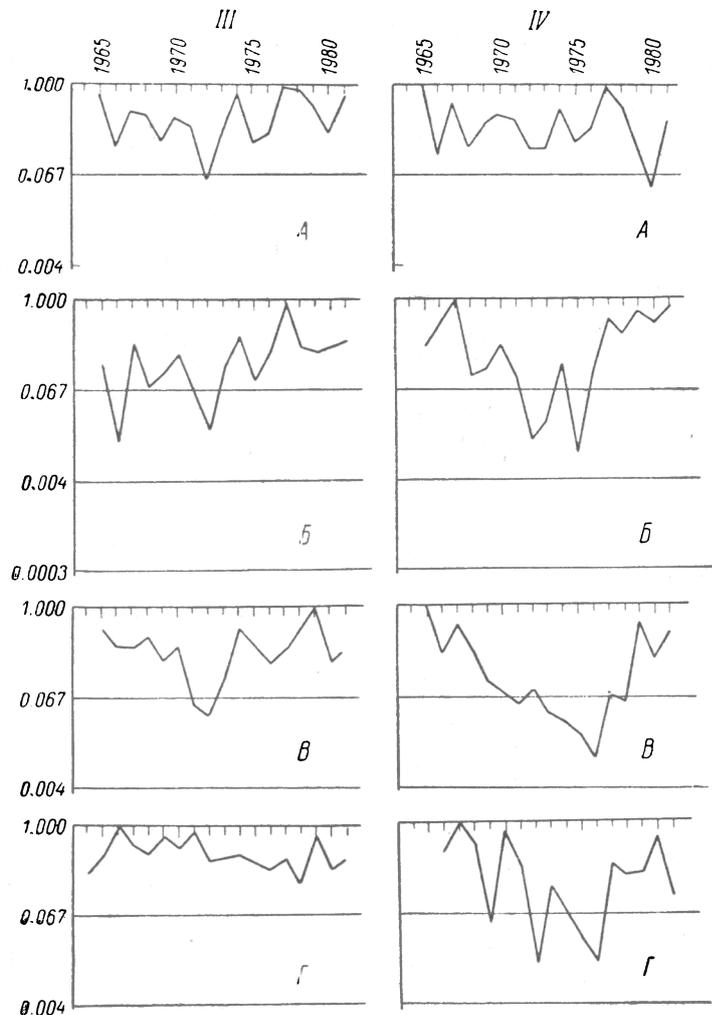
I — пояс лесостепи, II — пояс подтайги, III — подпояс черневых лесов, IV — подпояс горной тайги. А — обилие мелких млекопитающих, Б — показатель прокормления личинок, В — показатель прокормления нимф, Г — обилие имаго таежного клеща.

Таким образом, обилие мелких млекопитающих отличается весьма высокой стабильностью, особенно в оптимальных местообитаниях. По мере общего ухудшения условий существования действие лимитирующих факторов проявляется острее, увеличивая амплитуду колебания обилия в пессимальных местообитаниях. Но и здесь изменения обилия зверьков сохраняют характер стационарных колебаний. Лишь 1—2 раза за 16—17 лет в 3 ВПК наблюдались значительные спады обилия, захватившие 1 или 2 года. Реализация высокого воспроизводительного потенциала в последующий год возвращала популяцию в первый диапазон численностей.

Таежный клещ во всех фазах своего развития отличается высокой гигрофильностью (оптимальная влажность порядка 95%) и требованиями к определенной

сумме тепла, необходимого для завершения развития клещей на каждой фазе. Следовательно, этот вид, более зависимый от внешних условий, чем мелкие млекопитающие, должен острее реагировать на изменения погодных условий разных лет по сравнению с подвижными гомойотермными животными.

Наиболее чувствительны к дефициту тепла и влаги развивающиеся яйца таежного клеща (Шашина, 1981), что может привести к резким колебаниям их выживаемости и, следовательно, к резким изменениям запаса активных голод-



ных личинок. Уровень обилия активных голодных личинок, видимо, влияет на уровень их прокормления на мелких млекопитающих. На уровень прокормления личинок влияет также обилие прокормителей. Коэффициенты корреляции двух последних явлений превышают 0.6 (табл. 3). Лишь в ВПК с постоянно высоким обилием зверьков (№ 9 и 10, в меньшей мере — № 11) эта связь менее существенна и недостоверна. Если колебания обилия зверьков совпадут по фазе с колебаниями запаса активных голодных личинок, это должно привести к еще более резким колебаниям обилия прокормившихся личинок, которые могут быть усилены влиянием погодных условий. Действительно, кратность колебания обилия прокормившихся личинок достигает сотен, охватывая три диапазона критических уровней численности.

В лесостепи, отличающейся наибольшей сухостью и низким обилием зверьков, обилие прокормившихся личинок колеблется преимущественно во втором диапазоне критических уровней численности [от e^0 до $(e^0)^2$] от 1/15 до 1/230 максимального уровня прокормления.

Таблица 2

Отклонение показателей обилия зверьков и клещей от максимального (в n раз) и число отклонений за пределы I диапазона критических уровней численности

Показатели	Характер отклонений	№ ВПК				
		1	2	3	4	5
Обилие зверьков	Максимальное	66.8	17.8	48.8	18.1	37.7
	Среднее	10.5	5.2	13.0	6.3	8.3
	Число отклонений за пределы I диапазона	4	1	4	2	2
Прокормление личинок	Максимальное	798	397	361	1950	315
	Среднее	140.3	46.9	49.4	131.6	39.6
	Число отклонений за пределы I диапазона	8	6	4	5	3
Прокормление нимф	Максимальное	88	111	242	111	185
	Среднее	36.4	39.3	67.6	12.2	14.2
	Число отклонений за пределы I диапазона	7	8	6	3	1
Обилие имаго клещей	Максимальное	—	19.3	8.1	16.3	5.7
	Среднее	—	4.7	3.2	8.6	2.7
	Число отклонений за пределы I диапазона	—	1	0	3	0

Таблица 2 (продолжение)

Показатели	Характер отклонений	№ ВПК				
		6	8	9	10	11
Обилие зверьков	Максимальное	17.7	17.1	6.7	6.8	20.6
	Среднее	6.2	3.7	2.8	2.7	4.5
	Число отклонений за пределы I диапазона	2	1	0	0	1
Прокормление личинок	Максимальное	97	61	65	111	548
	Среднее	13.7	11.9	9.7	16.4	44.3
	Число отклонений за пределы I диапазона	4	3	3	3	8
Прокормление нимф	Максимальное	10	24	31	90	114
	Среднее	4.8	5.8	7.0	17.6	43.6
	Число отклонений за пределы I диапазона	0	2	2	5	8
Обилие имаго клещей	Максимальное	8.3	5.8	10.2	70.0	—
	Среднее	3.0	2.6	4.0	15.9	—
	Число отклонений за пределы I диапазона	0	0	0	4	—

Таблица 3

Коэффициенты корреляции годовых рядов обилия мелких млекопитающих с обилием прокормившихся личинок (r_L) или нимф (r_N)

№ ВПК	Число лет наблюдений	r_L	r_N	№ ВПК	Число лет наблюдений	r_L	r_N
1	13	0.90	0.86	6	17	0.81	0.07
2	17	0.62	0.32	8	17	0.69	0.49
3	17	0.71	0.41	9	17	0.31	0.09
4	17	0.72	0.40	10	17	0.42	0.34
5	16	0.52	0.44	11	17	0.51	0.38

Среди подтаежных лесов близкая картина колебания обилия прокормившихся личинок наблюдается в лесах южных склонов (ВПК № 2), также отличающихся большой сухостью и низким обилием зверьков (см. рисунок, I, II). Но здесь кривая несколько смещена в сторону первого диапазона. В подтаежных лесах северных склонов (ВПК № 3), где влажность значительно выше, обилие прокормившихся личинок колеблется в основном в пределах первого диапазона уровней численности, дважды опускаясь в третий диапазон. Эти глубокие спады, как и в большинстве других ВПК, совпадают с депрессиями численности зверьков. В лесах широкой долины притока Енисея — реки Уй (ВПК № 4) на колебания обилия прокормившихся личинок, видимо, существенное влияние оказывает также скот, который в большом числе стали выпасать здесь с 1968 г., что привело к пастбищной депрессии растительности. Обилие прокармливаемых личинок колеблется здесь в пределах двух диапазонов, но в год глубокой депрессии численности зверьков опускается в третий диапазон.

С улучшением условий прокормления, развития и выживания личинок по мере увеличения высоты местности амплитуда колебания уровня их прокормления уменьшается. В черневых лесах узкой долины ручья (ВПК № 5) обилие прокормившихся личинок колеблется преимущественно в пределах первого диапазона, но близко к нижней его границе и дважды (в годы депрессии численности зверьков) достигает рубежа второго и третьего диапазонов. В черневых осинниках, черневых темнохвойно-лиственных лесах и горно-таежных разнотравных пихтово-кедровых лесах (ВПК № 6, 8 и 9) имеется наилучшее сочетание условий прокормления, развития и выживания личинок. Здесь обилие прокормившихся личинок колеблется с наименьшей амплитудой — в пределах первого диапазона численностей, лишь 1—2 раза за период наблюдений значительно опускаясь в пределы второго диапазона.

Выше в горы, с ухудшением температурных условий развития клещей, амплитуда колебаний снова возрастает (см. рисунок, III, IV), охватывая 2 диапазона на высотах 1000—1200 м (ВПК № 10) и 3 диапазона на высотах более 1200 м (ВПК № 11).

Таким образом, в оптимальных условиях гемипопуляция личинок отличается не только высоким уровнем обилия, но и наибольшей стабильностью. С усилением влияния лимитирующих факторов (дефицит влажности и обилия прокормителей или дефицит тепла) обилие прокармливаемых личинок снижается и резко возрастает амплитуда его колебаний. Последний признак следует рассматривать как свидетельство нестабильности гемипопуляций личинок в таких местах, большой их подверженности влиянию внешних факторов.

Напитавшаяся личинка линяет в нимфу осенью в год питания или после диапаузы, осенью следующего года. Наличие морфофизиологической диапаузы у таежного клеща — фактор, стабилизирующий численность популяции. В случае экстремальной ситуации, приводящей к очень резкому сокращению прокормления личинок (глубокая депрессия численности прокормителей, массовая гибель кладок и др.), запас голодных нимф может оказаться достаточно велик за счет диапаузировавших личинок питания предыдущего года. Доля таких нимф в популяции может достигать 90% и более (Наумов, 1975). В результате действия этого стабилизирующего механизма годовые колебания запаса нимф меньше зависят от погодных условий разных сезонов. Менее существенна также связь обилия прокормившихся нимф с обилием прокормителей (табл. 3).

Стабилизирующее влияние диапаузы приводит к уменьшению амплитуды колебаний обилия прокормившихся нимф, которая не выходит за пределы двух диапазонов численности (у личинок — 3 диапазона). В черневых лесах и нижней части горно-таежных лесов (ВПК № 5—9), наиболее благоприятных для нимф, обилие прокормившихся нимф, как правило, не выходит за пределы одного диапазона. Выше и ниже этих ВПК, по мере усиления лимитирующего действия дефицита тепла или дефицита прокормителей и влажности, амплитуда колебаний увеличивается, захватывая второй диапазон.

Напитавшиеся нимфы также могут диапаузировать перед линькой в имаго. Таким образом, на обилие имаго дважды воздействует стабилизирующий механизм — личиночная и нимфальная диапаузы.

Кроме того, если более 90% личинок прокармливаются на мелких млекопитающих и лишь единицы процентов — на птицах, то доля нимф, прокармливаемых на птицах, примерно на порядок выше, в некоторых случаях — до 50% (Наумов, 1968). Птицам характерен более стабильный уровень численности, чем мелким млекопитающим. В результате воздействия двух диапазонов и питания нимф не только на мелких млекопитающих, но и на птицах уровень гемипопуляции имаго отличается еще большей стабильностью, чем нимф, и амплитуда его колебаний не выходит за пределы критического диапазона численностей. Лишь в крайне неблагоприятных местообитаниях — в горной тайге на высотах 1000—1200 м (ВПК № 10) — амплитуда колебаний обилия имаго охватывает 2 диапазона. Здесь сумма температур и продолжительность вегетационного периода находятся у порога развития нимф, более требовательных к теплу и линияющих примерно на месяц позже личинок. Поэтому чуть более раннее наступление холодов в горах, не затронув личинок, может вызвать 100%-ную гибель нимф как диапаузировавших (питания предыдущего года), так и развивавшихся без диапаузы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные материалы показывают, что в Западном Саяне амплитуда колебания обилия прокормившихся за сезон личинок таежного клеща охватывает до 3 диапазонов критических уровней численности, определяемых пределами $e^{\circ}=15$, 15 каждый, амплитуда колебания обилия прокормившихся нимф — до 2 диапазонов. Обилие имаго клещей и мелких млекопитающих, как правило, не выходят за пределы одного диапазона и их изменения носят характер стационарных колебаний. Уменьшение амплитуды колебания обилия клещей от личинок к имаго связано, видимо, со стабилизирующим влиянием личиночной диапаузы на обилие нимф, личиночной и нимфальной — на обилие имаго. Кроме того, стабильность обилия имаго поддерживается благодаря большей полигостальности нимф по сравнению с личинками.

У мелких млекопитающих и клещей колебания максимальны в наименее благоприятных для их существования местообитаниях. В оптимальных условиях колебания обилия даже личинок редко выходят за пределы одного диапазона.

Согласно выводам Жирмунского с соавторами (1981) переход популяции в другой диапазон критических уровней численности сопровождается структурной ее перестройкой. В настоящее время мы не располагаем инструментами для оценки изменения структурной организации популяций таежного клеща, и поэтому не можем использовать знание характера колебаний обилия для суждения о структуре его популяции. Но критические уровни численности уже сейчас могут служить критерием стабильности популяций этого вида. Обилие гемипопуляций имаго весьма стабильно и, как явствует из приведенных выше данных, лишь в местообитаниях с часто повторяющимися экстремальными условиями его колебания выходят за пределы одного диапазона. В связи с этим более информативны для оценки стабильности популяции клещей колебания обилия прокормившихся нимф и особенно личинок, захватывающие 2 и 3 диапазона критических уровней численности.

Уровень стабильности гемипопуляций прежде всего личинок и нимф — не только характеристика популяции переносчика, но и обстоятельство, влияющее на характер эпизоотического процесса. Следовательно, использование критических уровней численности как меры стабильности популяций переносчика (а также и популяций носителя) — сочленов паразитарной системы — может оказаться перспективным для классификации очагов с учетом этого признака, влияющего не только на обилие возбудителя, но и на условия изменения штаммового состава вирусной популяции.

Л и т е р а т у р а

А д а м о в и ч В. Л. Использование ландшафтной карты для пространственной дифференциации внутривидовых группировок мышевидных грызунов. — Экология, 1980, вып. 5, с. 48—55.

- Беклемишев В. Н. Некоторые вопросы эпидемиологии и эпизоотологии клещевого энцефалита. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1959, т. 28, вып. 3, с. 310—318.
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций. — Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, Отд. биол., 1960, т. 65, вып. 2, с. 41—50.
- Жирмунский А. В., Кузьмин В. И., Яблоков А. В. Критические уровни развития популяционных систем. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, вып. 1, с. 19—37.
- Наумов Р. Л. Взаимоотношение личинок и нимф таежного клеща с птицами кемчугского стационара. — В кн.: Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., Медицина, 1968, с. 76—100.
- Наумов Р. Л. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы, его определяющие. III. Развитие личинок и нимф и состав клещей разных генераций в популяции имаго. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1975, т. 44, вып. 1, с. 10—16.
- Наумов Р. Л., Лабзин В. В., Ходченко В. В. Оценка сходства группировок мелких млекопитающих Западного Саяна. — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 3, с. 433—452.
- Протопопов В. В. Биоклимат темнохвойных горных лесов Южной Сибири. М., Наука, 1965, 96 с.
- Смагин В. Н. Принципы и схема лесорастительного районирования горных территорий Южной Сибири. — В кн.: Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, Наука, 1980, с. 5—25.
- Шашина Н. И. Сравнительная экология популяций иксодовых клещей у северных границ их ареалов (в Амурской области и Бурятской АССР). — Автореф. канд. дис. М., 1981. 24 с.

LEVELS OF ABUNDANCE OF CARRIERS AND VECTORS OF VIRUS
IN THE TICK-BORNE ENCEPHALITIS NIDUS

R. L. Naumov

SUMMARY

In 10 altitude-belt complexes of Dzhoysky ridge (West Sajans) during the summer period of 14—17 years the abundance of small mammals and imago of the taiga tick and the abundance of engorged larvae and nymphs of *I. persulcatus* was studied. The obtained results have shown that fluctuations in abundance of mammals and imago of ticks are not, as a rule, beyond the limits of a range of critical levels of abundance, which is defined as $e^e=15.15$. Fluctuations in the abundance of nymphs can cover two ranges and those of larvae up to three ranges. The amplitude of fluctuations in abundance of all groups of animals in question is minimum in optimal altitude-belt complexes and rises with an increasing effect of limiting factors. The decrease in the amplitude of fluctuations of nymphs as compared to larvae and that of imago as compared to nymphs can be, apparently, explained by a stabilizing effect of larval diapause on the abundance of nymphs and larval and nymphal diapause on the abundance of imago. Critical levels of abundance are assumed to be used as criteria of co-members stability in a parasitic system of the tick-borne encephalitis nidus and for classification of nidi with a regard for this character.