

УДК 576.895.421

**МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ТАЕЖНОГО КЛЕЩА (IXODIDAE) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ
СТАНДАРТНЫХ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ**

© Ю. С. Коротков

Проведена ретроспективная оценка динамики численности таежного клеща *Ixodes persulcatus* в хвойно-широколиственных лесах Удмуртской Республики за 1957—1986 гг. Показана возможность оценки абсолютной численности всех фаз развития *I. persulcatus* по относительным показателям и составления демографических таблиц. Самки *I. persulcatus* откладывают на 1 га 20 250 яиц, из которых отрождается примерно 15 000 личинок. Из них успешно перезимовывают 7870, напитывается 6550 особей. Обилие отродившихся нимф достигает 5930, из которых до весны доживает 5110, а напитывается кровью 1390. Обилие отродившихся взрослых клещей осенью составляет 1250, а весной снижается до 780. Кровью хозяев напитывается в среднем около 8 самок. Смертность клещей, обусловленная дефицитом прокормителей, увеличивается от неполовозрелых фаз развития к половозрелой и составляет для личинок, нимф и взрослых особей соответственно 16,6, 72,8 и 97,9 %. Голодные взрослые клещи представлены на 70,4, 28,0 и 1,6 % особями прошедшими 3-, 4- и 5-летний цикл развития.

Демографическая структура популяций таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze оценивается с помощью сложного комплекса параметров, отражающих плодовитость, изменение абсолютной численности по ходу онтогенеза, сезонный ход активности и прокормления, сроки наступления диапаузы напитавшихся личинок и нимф, выживание и смертность на всех фазах и стадиях развития (Таежный..., 1985). Вместе с тем стандартными методами исследований очагов клещевых инфекций предусматриваются только учеты относительной численности переносчика. Обилие голодных и напитавшихся клещей выражается при этом в несопоставимых показателях, а определение сроков наступления диапаузы выполняется только в рамках специальных исследовательских программ. Перечисленные обстоятельства затрудняют проведение развернутого демографического анализа. Однако интерес к данному вопросу неуклонно растет по мере накопления знаний о соотношении относительной и абсолютной численности клещей и их прокормителей, расширению представлений о сроках индукции диапаузы напитавшихся личинок и нимф. Особое значение приобретают материалы о пределах изменения нормы фотопериодической реакции напитавшихся личинок и нимф в различных частях ареала таежного клеща. По нашим данным, максимальные и минимальные сроки наступления диапаузы у 50 % напитавшихся личинок в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии различаются

всего на 4, а у нимф — на 6 сут, а в центральных районах Красноярского края пределы колебаний этого показателя значительно шире и достигают 17 сут (Коротков и др., 1991, 1995). Из этого следует, что для демографического анализа отдельных европейских популяций таежного клеща мы можем с минимальной погрешностью использовать усредненные данные о сроках индукции диапаузы, установленные в специальных исследованиях.

В настоящей работе ставится целью проверить возможность оценки демографических параметров популяций таежного клеща на основе данных об относительной численности отдельных фаз развития, полученных в ходе стандартных паразитологических наблюдений, проводимых региональными центрами госсанэпиднадзора (ЦГСЭН). Основное внимание уделяется методическим аспектам рассматриваемой проблемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу настоящего исследования положены архивные материалы Удмуртского ЦГСЭН за 1957—1986 гг., а также результаты собственных исследований, проведенных в 1983—1985 гг. Весь материал собран на постоянном стационаре расположенном на 18 км западнее г. Ижевска (56.9° с. ш., 53.1° в. д.). Стационар, площадью свыше 25 км², представляет собой участок сплошного хвойно-широколиственного леса, расположенного на волнистой равнине. Из лиственных пород в древостое доминирует липа, обильно плодоносящая примерно 1 раз в 3 года (Елесина, 1969; Бернштейн и др., 1994). Под пологом леса хорошо развиты подлесок и травяной покров. Голодных взрослых клещей учитывали все годы наблюдений на двух постоянных маршрутах, пересекающих все основные биотопы стационара (Елесина, 1969; Коротков и др., 1989). Учеты личинок и нимф проводились с перерывами в 1958—1964, 1967—1975 и 1983—1985 гг. по их обилию на мелких и средних млекопитающих, добытых ловушками Геро, живоловками, в канавки и путем отстрела. Всего обследовано более 5000 зверьков. Отловы мелких млекопитающих и учет паразитирующих на них клещей проводили подекадно. Однако объем собранного материала в отдельные декады часто бывает недостаточным для репрезентативной оценки сезонных процессов. Поэтому учетные материалы ЦГСЭН приходится группировать помесечно. Для этой цели полезно бывает использовать весовые коэффициенты, пропорциональные декадному объему собранного материала и дате проведения каждого учета (Коротков и др., 1991). Обследование птиц не проводилось, но учитывались обобщенные результаты изучения этой группы позвоночных в прокормлении таежного клеща в лесах Вятско-Камского междуречья (Коренберг и др., 1964). Относительная роль птиц в прокормлении таежного клеща здесь не велика — на их долю приходится 1—2 % прокормленных личинок и 1—3 % нимф.

В 1983—1985 гг. основное внимание уделялось оценке абсолютной численности голодных имаго, соотношению абсолютной и относительной численности мелких млекопитающих, индексов обилия личинок и нимф на зверьках, добытых в живоловки и давилки. В эти годы проведено детальное исследование сроков наступления диапаузы напивавшихся личинок и нимф, смертности этих фаз в период от насыщения их кровью хозяина до линьки на следующую фазу развития (Коротков и др., 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность мелких млекопитающих. Оценке абсолютной численности мелких млекопитающих посвящена обширная литература (Коли, 1979, и др.). Одной из актуальных сторон данной проблемы считается разработка методов оценки абсолютной численности по относительным показателям. Установлено, что соотношение между относительной и абсолютной численностью имеет нелинейный характер. К такому выводу приходят многие авторы, использовавшие различные подходы, такие как: 1) сравнение результатов учета зверьков в одноместные и условно многоместные ловушки (Крылов, Кузнецов, 1978); 2) сравнение относительной численности зверьков с их численностью на площадках мечения (Бернштейн и др., 1994, и др.); 3) то же по отношению к численности зверьков на изолированных площадках (Соколов и др., 1974; Коротков и др., 2001, и др.); 4) теоретическая оценка связи между относительными и абсолютными показателями численности (Batcher, Beel, 1970; Коли, 1979, и др.). Предлагалось множество аналитических выражений, устанавливающих связь между абсолютной и относительной численностью зверьков. Мы не приводим здесь какое-либо из этих выражений, которые редко находят практическое применение у зоологов, а даем обобщенные нами итоги найденных соотношений в табличной форме в диапазоне изменения относительной численности зверьков от 1 до 80 особей на 100 ловушко-суток (табл. 1). Из таблицы видно,

Таблица 1

Соотношение между показателями относительной и абсолютной численности мелких грызунов

Table 1. Ratio of indices of the relative and absolute numbers of small rodents

X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄
1	1.0	3.0	3	21	36.0	5.1	108	41	103	7.3	301	61	194	9.5	581
2	2.0	3.1	6	22	38.5	5.3	116	42	104	7.4	313	62	199	9.6	597
3	3.2	3.2	10	23	41.1	5.4	123	43	108	7.6	325	63	205	9.7	614
4	4.4	3.3	13	24	43.8	5.5	131	44	112	7.7	337	64	210	9.9	631
5	5.7	3.4	17	25	46.5	5.6	140	45	117	7.8	350	65	216	10.0	648
6	7.0	3.5	21	26	49.3	5.7	148	46	121	7.9	363	66	221	10.1	665
7	8.4	3.6	25	27	52.2	5.8	157	47	125	8.0	376	67	227	10.2	682
8	9.9	3.7	30	28	55.2	5.9	166	48	130	8.1	389	68	233	10.3	700
9	11.5	3.8	34	29	58.2	6.0	175	49	134	8.2	402	69	239	10.4	718
10	13.1	3.9	39	30	61.3	6.1	184	50	139	8.3	416	70	245	10.5	736
11	14.9	4.1	45	31	64.5	6.2	194	51	143	8.4	430	71	251	10.6	754
12	16.6	4.2	50	32	67.8	6.4	203	52	148	8.5	444	72	257	10.7	772
13	18.5	4.3	55	33	71.1	6.5	213	53	153	8.6	458	72	264	10.8	791
14	20.4	4.4	61	34	74.5	6.6	223	54	158	8.8	473	74	270	10.9	810
15	22.4	4.5	67	35	77.9	6.7	234	55	163	8.9	488	75	276	11.1	829
16	24.5	4.6	74	36	81.5	6.8	244	56	168	9.0	503	76	283	11.2	849
17	26.7	4.7	80	37	85.1	6.9	255	57	173	9.1	518	77	289	11.3	868
18	28.9	4.8	87	38	88.8	7.0	266	58	178	9.2	533	78	296	11.4	888
19	31.2	4.9	94	39	92.5	7.1	278	59	183	9.3	549	79	303	11.5	908
20	33.6	5.0	101	40	96.4	7.2	289	60	188	9.4	565	80	309	11.6	928

Примечание. X₁ — процент попадания зверьков на 100 одноместных ловушек (относительная численность), X₂ — плотность попадания зверьков на 100 «многоместных» ловушек, X₃ — коэффициент перевода относительной численности в абсолютную, X₄ — количество грызунов на 1 га (абсолютная численность).

Таблица 2

Средневзвешенная абсолютная численность мелких млекопитающих;
восстановленные, средневзвешенные индексы обилия личинок и нимф таежного клеща

Table 2. Mean weighted absolute number of small mammals;
restored and mean weighted indices of abundance of the taiga tick larvae and nymphs

Годы	Количество зверьков на 1 га				Индекс обилия личинок				Индекс обилия нимф			
	Май	Июнь	Июль	Август	Май	Июнь	Июль	Август	Май	Июнь	Июль	Август
1958	28	46	147	191	0.91	3.00	1.20	0.04	0.65	1.50	0.60	0.06
1959	46	71	199	280	2.60	8.25	1.50	0.02	1.82	1.80	0.42	0.17
1960	97	331	401	427	1.30	4.20	2.25	0.11	0.39	0.75	0.30	0.06
1961	17	28	47	131	3.12	4.50	2.25	0.55	0.52	0.90	0.45	0.11
1962	65	124	261	341	0.52	4.20	1.05	0.11	0.26	1.05	0.45	0.06
1963	90	124	310	439	0.78	1.50	0.30	0.10	0.22	0.90	0.08	0.01
1964	29	97	110	124	1.04	2.25	0.60	0.07	0.30	0.60	0.15	0.01
1965	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1966	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1967	23	199	242	261	1.30	3.15	1.05	0.11	0.20	0.30	0.20	0.01
1968	27	55	82	110	2.60	3.45	1.05	0.06	0.65	1.50	0.60	0.01
1969	71	97	117	146	0.39	1.65	0.90	0.11	0.39	1.05	0.15	0.04
1970	35	58	110	124	1.43	2.70	1.20	0.22	0.72	1.50	0.45	0.17
1971	22	71	208	289	0.65	3.75	0.90	0.28	0.39	0.45	0.11	0.04
1972	29	90	110	138	0.39	2.25	0.60	0.15	0.52	0.90	0.30	0.07
1973	33	119	147	140	0.65	2.30	0.30	0.09	0.13	0.75	0.25	0.11
1974	44	110	165	220	0.39	2.20	0.23	0.07	0.26	0.75	0.35	0.12
1975	42	54	88	131	1.26	2.55	0.90	0.22	0.21	0.80	0.30	0.09
Средние показатели	44	104	171	218	1.21	3.24	1.02	0.14	0.48	0.93	0.32	0.07

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: «—» — данные отсутствуют.

что при линейном увеличении относительной численности зверьков с 1 до 80 наблюдается логарифмический рост их абсолютной численности с 3 до 928 и величины переводного коэффициента с 3 до 12. Показанная закономерность снимает кажущиеся противоречия о большом диапазоне изменчивости переводных коэффициентов, представленных различными авторами. Такая изменчивость объясняется не столько методическими погрешностями, сколько различной плотностью популяций в момент проведения учетов.

Хвойно-широколиственные леса Вятско-Камского междуречья отличаются весьма благоприятными условиями обитания для мелких млекопитающих (Тупикова и др., 1980; Бернштейн и др., 1994). В коренных лесах доминирует рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* (Schr.), а на вырубках эта роль нередко переходит к мелким насекомоядным — прежде всего к обыкновенной бурозубке *Sorex araneus* L. Однако в спелых лесах стационара доля насекомоядных невысока и составляет 13—15 % от числа всех мелких млекопитающих.

Средневзвешенные показатели абсолютной численности мелких млекопитающих представлены в табл. 2 и используются далее при расчете абсолютных показателей прокормления личинок и нимф. Численность зверьков на стационаре достигает высоких значений даже в начале весенне-летнего

сезона и колеблется в это время в пределах 17—97 особей на 1 га. К концу лета она повышается до 110—439.

Обилие личинок и нимф. Интенсивность паразитирования личинок и нимф вполне адекватно выражается через индекс их обилия на животных-прокормителях, если последние были добыты отстрелом или пойманы живыми. С мертвых животных, добытых капканчиками, клещи довольно быстро сползают. Тело хозяина к моменту утренней проверки давилочек покидает примерно 50 % клещей. Эти данные, установленные в специальных экспериментах, достаточно стабильны и подтверждаются материалами сравнительных учетов обилия клещей на зверьках, добытых различным способом (Наумов, 1958; Колонин и др., 1977; Коротков и др., 2001, и др.).

Сезон активности личинок и нимф в центральной Удмуртии длится обычно с конца апреля до начала сентября. Период массового паразитирования неполовозрелых клещей на мелких млекопитающих продолжается со 2-й декады мая по 2-ю декаду июня, а пик активности приходится на 1—2-ю декаду июня. Средний многолетний индекс обилия личинок и нимф изменяется по месяцам с мая по август следующим образом: 1.21/0.48 — 3.24/0.93 — 1.02/0.32 — 0.14/0.07 (табл. 2). Отмечаются значительные годовые колебания этого показателя. В период наибольшей активности (июнь) обилие личинок и нимф изменяется соответственно в пределах 1.50—8.25 и 0.30—1.80. Сезонная динамика заклещевления в исследуемом районе и в соседней Кировской обл. имеет много общего, что отражает биоценотическое сходство хвойно-широколиственных лесов на огромном пространстве Вятско-Камского междуречья (Тупикова и др., 1980).

Приведенные выше сведения служат основой для расчета абсолютных показателей прокормления неполовозрелых фаз развития таежного клеща (табл. 3). Мелкие млекопитающие выкармливают в среднем за сезон 6543 личинки и 1403 нимфы на 1 га. Прокормление этих клещей по месяцам с мая по август выглядит в процентном выражении следующим образом (личинка/нимфа): 7.8/10.5, 55.6/50.6, 30.0/29.0 и 6.6/10.9. Таким образом, в коренных хвойно-широколиственных лесах период прокормления клещей более растянут по сезону, чем на вырубках. Так, на нашем стационаре в июне прокармливаются немногим более 50 % личинок и нимф, тогда как на вырубках в Кировской обл. — 70 % и более (Тупикова и др., 1980).

Показатели прокормления личинок и нимф колеблются по годам в широких пределах — 3359—25 014 и 581—3269 особей на 1 га. Разница между минимальными и максимальными значениями достигает 6—7-кратной величины. Большая часть напавшихся в текущем сезоне неполовозрелых клещей успевает перелинять в следующую фазу развития. Без диапаузы развивается в среднем 6085 личинок и 1124 нимфы, а с диапаузой соответственно 459 (7.0 %) и 279 (19.9 %). Доля диапаузирующих личинок и нимф в отдельные годы колеблется в пределах 2.7—22.1 и 7.3—33.2 %. Полученные таким образом данные (табл. 3) служат еще одним компонентом, необходимым для дальнейших демографических расчетов. Они позволяют оценивать продолжительность как отдельных циклов развития таежного клеща, так и их средних многолетних значений. В ходе расчетов проводится оценка качественного и количественного состава сезонных гемипопуляций половозрелых клещей, состоящих из особей, прошедших 3—5-летний цикл развития.

Методика расчета продолжительности циклов развития видов *I. persulcatus* и *I. ricinus* по краткосрочным наблюдениям была разработана еще в конце 1940-х годов (Сердюкова, 1948). При многолетних наблюдениях

Таблица 3

Наблюдаемая абсолютная численность напитавшихся личинок, нимф и голодных взрослых особей таежного клеща (особей на 1 га) в какой-либо из сезонов 1958—1975 гг.

Table 3. Observed absolute numbers of engorged larvae, nymphs and unfed adults of the taiga tick (individuals per 1 hectare) in any season of 1958—1975

Годы	Личинка сытая			Нимфа сытая			Имаго (весна)
	Всего	Без диапаузы	Диапауза	Всего	Без диапаузы	Диапауза	
1958	4001	3765	236	1561	1176	385	638
1959	11470	11162	308	2849	2178	671	748
1960	25014	23894	1120	3269	2717	552	1056
1961	4083	3180	903	581	388	193	1870
1962	9053	8477	576	2163	1656	507	682
1963	4531	3908	623	1326	1228	98	484
1964	3750	3600	150	672	612	60	1452
1965	—	—	—	—	—	—	594
1966	—	—	—	—	—	—	858
1967	10640	10111	529	949	766	183	594
1968	4025	3887	138	1249	1078	171	550
1969	3359	3121	238	1164	1060	104	440
1970	4176	3761	415	1528	1186	342	946
1971	6123	5089	1034	648	461	187	616
1972	3500	3198	302	1125	941	184	550
1973	3902	3727	175	1246	973	273	836
1974	3664	3464	200	1368	1004	364	550
1975	3400	3009	391	746	560	186	616
Средние показатели	6543	6085	459	1403	1124	279	782

создаются условия для более точной оценки циклов за счет возможности расположить переменные, характеризующие численность отдельных фаз развития клеща, в соответствии с ходом онтогенеза (Коротков и др., 2002). С этой целью в общий файл данных заносятся в качестве отдельных переменных число отложенных яиц и численность всех последующих фаз развития в каждый год наблюдений. Затем такие переменные, как число напитавшихся самок, количество отложенных яиц, численность отродившихся голодных личинок, остаются без изменения ($\text{lag} = -0$), а численность всех напитавшихся личинок сдвигается на 1 год вверх ($\text{lag} = -1$), напитавшихся нимф — на 2 ($\text{lag} = -2$), голодных имаго — на 3 ($\text{lag} = -3$). Средние напитавшихся личинок и нимф диапаузирующие опускаются на 1 год вниз ($\text{lag} = +1$). Все промежуточные стадии развития клеща после этого без труда располагаются по шкале времени в соответствии с ходом метаморфоза (табл. 4).

Каждая сезонная гемипопуляция половозрелых клещей неоднородна по возрасту и состоит (по средним многолетним значениям) из 70.4, 28.0 и 1.6 % особей, прошедших 3, 4 и 5-летний цикл развития. Клещей с большей продолжительностью развития не отмечено. Соответствующие значения колеблются в отдельные периоды в пределах 40.8—88.0, 11.6—58.5 и 0.3—3.9%. Анализ условий, определяющих закономерности развития таежного клеща,

Таблица 4

Изменение абсолютного обилия таежного клеща (особей на 1 га)
по ходу онтогенеза наблюдаемых поколений

Table 4. Changes of absolute abundance of the taiga tick (individuals per 1 hectare)
in the course of ontogenesis of observed generations

Годы яй- цекладки	Напита- лось са- мок	Отложено яиц	Голодная личинка		Сытая личинка в пред- линьке	Голодная нимфа		Сытая нимфа в пред- линьке	Голодное имаго	
			осень	весна		осень	весна		осень	весна
1956	—	—	—	—	—	—	—	1276	1144	748
1957	4.6	11500	8500	5260	3965	3670	3593	2563	2186	1056
1958	10.8	27000	20800	13000	11398	10380	8688	3388	3008	1870
1959	25.5	63750	48100	29200	24202	21850	16328	940	875	682
1960	7.3	18250	12600	5100	4300	3900	3588	1849	1508	484
1961	14.0	35000	23100	11000	9380	7450	6695	1735	1664	1452
1962	5.7	14250	10000	5300	4484	4030	3213	710	681	594
1963	4.6	11500	8500	4400	4223	4100	—	1160	1084	858
1964	—	—	—	—	—	—	—	—	—	594
1965	—	—	—	—	—	—	—	933	856	550
1966	10.8	27000	21050	12100	10584	9600	7472	1261	1056	440
1967	6.0	15000	10700	5000	4416	3950	3332	1231	1160	946
1968	5.1	12750	8800	4200	3259	2900	2682	1290	1122	616
1969	5.0	12500	9400	4900	3999	3600	2882	803	752	550
1970	8.0	20000	17600	7300	5504	4900	4044	1128	1055	836
1971	5.6	14000	9700	4350	4232	3800	3237	1157	1036	550
1972	5.2	13000	12500	5950	4029	3650	3142	1277	1145	616
1973	6.7	16750	10800	4700	3639	3200	2675	924	886	770
1974	4.7	11750	8400	4150	3209	2950	—	—	—	748

требуют отдельного рассмотрения. Здесь только следует отметить, что средняя продолжительность развития таежного клеща в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии составляет 3.31 ± 0.03 года. В отдельные периоды эта величина изменяется в пределах 3.12—3.60 года.

Численность взрослых клещей. Оценка абсолютной численности голодных половозрелых клещей по относительным показателям не представляет серьезной проблемы при условии проведения в районе исследований ориентировочных абсолютных учетов методом исчерпания на пробных площадках (Таежный..., 1985; Коротков и др., 1994, и др.). В отличие от результатов учета абсолютной численности напивавшихся неполовозрелых клещей в данном случае велика вероятность получения завышенных показателей. В отдельных исследованиях полученное завышение абсолютной численности взрослых клещей бывает настолько очевидным, что вступает в противоречие со всеми имеющимися данными о максимальной численности предшествующих фаз развития таежного клеща. Так, в Пермской обл. расчетная абсолютная численность голодных взрослых клещей составила 14 850 особей на 1 га (Лыков, 1966). В то же время известно, что даже в ядрах процветающих популяций численность голодных нимф не достигает 10 000, а сытых — не превышает 5000 (Таежный..., 1985; Левин, 1988; Коротков и др., 2001, 2002, и др.). Точность оценки соотношения абсолютной и относительной численности зависит и от многих других особенностей проведения учетов (Коротков и др., 1994). В тех случаях, когда соблюдаются основные пра-

вила взятия выборки, удастся получать достаточно устойчивые соотношения между сравниваемыми показателями. Следует также принимать во внимание зависимость исследуемых соотношений от длительности сезона массовой активности клещей, который колеблется по сезонам и различается в отдельных частях ареала (Таежный..., 1985). В таежных лесах Сибири среднее многолетнее соотношение между относительной численностью клещей в декаду пика и их абсолютной численностью составляет 22 ± 0.9 (Коротков и др., 1994). Примерно такое же соотношение устанавливается и на Дальнем Востоке. В Удмуртии и Московской обл. данный показатель снижается до 17 и 12 соответственно. По ряду практических соображений целесообразнее бывает оценивать данное соотношение по относительной численности, рассчитанной в среднем за 3 декады массовой активности клещей. В этом случае переводные коэффициенты увеличиваются соответственно до 26, 22 и 15.

Оценка численности неучтенных стадий развития. Рассмотренные выше методы позволяют с определенной вероятностью оценивать абсолютную численность голодных взрослых клещей, напивавшихся личинок и нимф. Для построения демографической таблицы необходимы также данные о количестве напивавшихся самок, числе отложенных яиц, численности голодных личинок и нимф. Эти сведения можно получить в специальных полевых экспериментах (Коротков и др., 2002, и др.). В настоящей работе мы попытались смоделировать ход онтогенеза по неполным (цензурированным) данным на основе модуля «Анализ выживаемости», входящим в пакет прикладных статистических программ Statistica (Боровиков, 2003). Итерации проводились, исходя из предположения о логарифмически нормальном распределении выживания каждой фазы развития таежного клеща и некоторых представлений, полученных в дополнительных экспериментах по оценке смертности клещей на этих этапах. Адекватность проведенных итераций оценивалась на конечном этапе построения модели по сходимости наблюдаемых и расчетных оценок численности в нисходящий ряд, отсутствию противоречий с общим ходом онтогенеза (табл. 4). Снижение численности протекает экспоненциально на протяжении жизни каждой фазы развития клеща и прерывисто экспоненциально при переходе личинок, нимф и взрослых клещей к паразитической стадии развития. Скачкообразное изменение численности напивавшихся клещей обусловлено дефицитом прокормителей. Влияние этого фактора возрастает от личинки к взрослой особи (Коротков и др., 2002).

Таблица выживания (табл. 5) как популяционная характеристика таежного клеща представляется обычно в виде усредненных многолетних значений численности отдельных фаз развития и вычисленных по этим значениям показателей выживания и смертности (Коротков и др., 2001, 2002). Суммируя данные, представленные в табл. 4 и 5, можно отметить следующее. В хвойно-широколиственных лесах Удмуртии на 1 га откладывается в среднем 20 250 яиц при колебаниях в отдельные годы в пределах 11 500—63 750. В зимовку уходит 15 034 (8400—48 100) голодные личинки, из которых до весны следующего года доживает 7869 (4150—29 200). Свыше 83 % этих клещей имеет возможность встретить хозяина и напиться. В среднем прокармливаются 6551 личинка (3209—24 202). Из напивавшихся личинок двух смежных сезонов отражается 5933 (2900—21 850) нимфы. Смертность клещей на этом этапе невелика и составляет 9.4 %. Зимовка голодных нимф также протекает достаточно успешно — средняя удельная смертность не превышает 15 %. Значительное количество голодных нимф погибает в пери-

Таблица 5

Выживание таежного клеща в елово-липовых лесах центральной Удмуртии,
по данным за 1958—1975 гг.

Table 5. Survival of the taiga tick in mixed coniferous and leaf-bearing forests of the central Udmurtia;
data of 1958—1975

Фаза и стадия развития	Число особей на 1 га	Выживаемость, %	Смертность, %	Удельная смерт- ность, %
Яйцо	20250	100		
Голодная личинка				
осень	15034	72.4	25.8	25.8
весна	7869	38.9	35.3	47.7
Сытая личинка	6551	32.3	6.6	16.7
Голодная нимфа				
осень	5933	29.3	3.0	9.4
весна	5112	25.2	4.1	13.8
Сытая нимфа	1390	6.9	18.3	72.8
Голодное имаго				
осень	1248	6.2	0.7	10.2
весна	784	3.9	2.3	37.2
Сытая самка/всего имаго	8.1/16.2	0.08	3.8	97.9
Самка, давшая яйцеклад- ку/всего имаго	6.2/12.4	0.06	0.02	23.5

од поиска и ожидания прокормителей. Из 5933 перезимовавших нимф прокармливаются только 1390 (710—3388), а средняя удельная смертность при этом достигает 72.8 %. Напивавшиеся нимфы успешно линяют в следующую фазу развития. Удельная смертность взрослых клещей в период от отрождения до ухода на зимовку равняется 10.2 %. До весны следующего года доживает 784 (440—1870) клеща или 62.8 %. Голодные половозрелые особи испытывают значительно больший дефицит прокормителей, чем личинки или нимфы. Если смертность последних по этой причине составляет 16.7 и 72.8 %, то у взрослых клещей она достигает 97/9 %. В условиях обследуемого стационара свыше 76 % напивавшихся самок дают яйцекладки, из которых успешно отрождаются личинки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что материалы стандартных зоологических наблюдений в очагах клещевых инфекций могут применяться для дальнейшего популяционного анализа переносчика. Прежде всего они могут использоваться для составления неполных таблиц выживания, отражающих демографическую ситуацию на важном этапе развития таежного клеща от сытой личинки до голодной взрослой особи (табл. 3). Получение таких таблиц имеет важный методический смысл, поскольку позволяет с определенной вероятностью оценивать сопоставимость результатов учетов численности напивавшихся личинок, нимф и голодных взрослых клещей, полученных различными методами. Они служат более надежным источником, чем первичные исходные данные, для дальнейшего изучения влияния биотических и абиотических условий среды на популяционные процессы.

Неполная таблица выживания позволяет оценивать с большей точностью, чем это возможно по первичным данным, общую продолжительность жизненного цикла и возрастной состав сезонных гемипопуляций таежного клеща. Первичные данные могут давать заниженную оценку участия мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф особенно во второй половине весенне-летнего сезона. По мере повышения численности зверьков в течение сезона относительные показатели прокормления все более отстают в пропорциональном отношении от соответствующих абсолютных значений. Различия могут достигать 3—4-кратной величины. Отмеченные особенности приводят не только к получению смещенных оценок числа прокормленных клещей, но и к неверному выводу о низкой практической значимости диапаузирующих личинок и нимф как в определении численности голодных взрослых клещей, так и в циркуляции возбудителей клещевых инфекций.

Материалы паразитологических наблюдений, проводимых ЦГСЭН, могут служить основанием и для составления полных таблиц выживания при условии проведения дополнительных исследований по срокам индукции личиночной и нимфальной диапаузы, прокормлению голодных взрослых клещей, смертности клещей на всех фазах развития в осенне-зимний и весенне-летний периоды.

Список литературы

- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Алекина Н. С., Коротков Ю. С. Оценка численности рыжей полевки по результатам абсолютного и относительного учетов // Синантропные грызуны. М., 1994. С. 204—210.
- Боровиков В. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. СПб., 2003. 688 с.
- Елесина Ф. С. Сезонная активность таежных клещей в Удмуртии // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969. С. 113—117.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М., 1979. 362 с. (Пер. с англ.).
- Колонин Г. В., Матюшина О. А., Болотин Е. И., Петрова Н. К. К оценке численности иксодовых клещей, паразитирующих на мелких млекопитающих // Мед. паразитол. 1977. № 5. С. 569—571.
- Коренберг Э. И., Суворова Л. Г., Ковалевский Ю. В., Тупикова Н. В. Птицы как хозяева клещей в европейских южно-таежных лесах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 59, вып. 5. С. 16—24.
- Коротков Ю. С., Волчкова Г. А., Кисленко Г. С. и др. Циклические изменения численности таежного клеща в Удмуртии // Мед. паразитол. 1989. № 1. С. 65—69.
- 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 гигротермического 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. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986—1991 гг. // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 265—274.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Причины колебаний демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) в темнохвойно-лиственных лесах Кемчугского нагорья // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 5. С. 345—355.
- Крылов Д. Г., Кузнецов Г. В. Опыт учета численности грызунов при высокой их плотности // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 6. С. 924—929.

- Левин М. Л. Оценка результатов однократного учета нимф таежного клеща (*Ixodes persulcatus* P. Sch.) на площадках // Мед. паразитол. 1988. № 2. С. 75—78.
- Лыков В. А. Послезимовочная активация, обилие и физиологический возраст активизирующихся клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1966. Вып. 130. С. 158—163.
- Наумов Р. Л. О сползании клещей с грызунов // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 7. С. 1100—1101.
- Сердюкова Г. В. Метод определения продолжительности цикла развития у клещей семейства Ixodidae // Паразитол. сб. 1948. Вып. 10. С. 41—50.
- Соколов Г. А., Швецова В. Я., Балагура Н. Н. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, 1974. С. 77—86.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Под ред. Н. А. Филипповой. Л., 1985. 416 с.
- Тупикова Н. В., Суворова Л. Г., Коренберг Э. И. К оценке значения различных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща // Фауна и экология грызунов. М., 1980. Вып. 14. С. 158—176.
- Batcher C. L., Bell D. J. Experiments in estimating density from join point and nearest-neighbour distance samples // Proc. New Zeal., Ecol. Soc. 190. N 17. P. 111—117.

Институт полиомиелита
и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова РАМН,
Москва

Поступила 4 VI 2004

METHODS FOR ESTIMATING THE DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF THE TAIGA TICK (IXODIDAE) BASED ON RESULTS OF STANDARD PARASITOLOGICAL OBSERVATIONS

Yu. S. Korotkov

Key words: *Ixodes persulcatus*, population, demographic structure, mortality, Udmurtia.

SUMMARY

A retrospective estimation of the abundance dynamics of the taiga tick *Ixodes persulcatus* in mixed coniferous and leaf-bearing forests of the Udmurtia Republic in the period 1957—1986 was carried out. A possibility to estimate the absolute number of all stages of *I. persulcatus* based on relative indices. Females of *I. persulcatus* lay 20 250 eggs per 1 hectare, and this number of eggs gives birth to 15 000 larvae. From this number, 7870 larvae hibernate and 6550 individuals became fed. The number of nymphs is 5930, among which 5930 individuals live up to spring, and 1390 became fed. The number of adult mites in autumn is 1250; in subsequent spring this number decreases to 780. The mean number of engorged females is 8. The mortality rate of ticks caused by the deficit of hosts increases from preimaginal stages to adults; for larvae, nymphs and imago this index is 16.6, 72.8, and 97.9 %, respectively. Quotas of individuals with 3-, 4- and 5-year life cycle among the unfed imago are 70.4, 28.0, and 1.6 %, respectively.