

УДК 576.895.421:591.543.42

© 1991

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИАПАУЗА ТАЕЖНОГО КЛЕЩА И МЕТОДЫ ЕЕ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ В УСЛОВИЯХ ПОЛЕВОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

Ю. С. Коротков, Г. С. Кисленко

Разработаны количественные критерии оценки сроков наступления преимагинальной морфогенетической диапаузы у таежного клеща в естественной среде обитания. Установлены критические пороги фотопериодической реакции личинок и нимф в хвойно-широколиственных лесах центральной Удмуртии.

Морфогенетическая диапауза сытых личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 играет важную роль в синхронизации его жизненного цикла с сезонными изменениями природных условий (Белозеров, 1968, 1981). Систематические исследования диапаузы *I. persulcatus* в полевых условиях стали проводить с конца 50-х годов. Важный вклад в методику ее изучения внесли работы Сердюковой (1948) и Бабенко (1956). Основные положения этих исследований были закреплены во «Временных методических указаниях по работе в очагах клещевого энцефалита» (1960). В последующие годы вносились некоторые дополнения, хотя в целом методы полевых наблюдений практически не менялись (Бабенко, 1985). При анализе литературных данных обращает на себя внимание разнообразие форм зависимости числа диапаузирующих преимаго от сроков их питания. Если в большинстве публикаций (Хейсин и др., 1955; Бабенко, Рубина, 1968; Наумов, 1975; Качанко, 1978, и др.) эта зависимость имеет S-образную форму, то в других сообщениях (Жмаева, 1969; Бабенко, 1985; Пустовалов и др., 1990) она принимает V-образную форму. Таким образом, одни авторы считают, что личинки и нимфы, напитавшиеся в первой половине весенне-летнего сезона, развиваются без диапаузы, а во второй — с диапаузой. Другие — отмечают максимальное число диапаузирующих не только в конце сезона, но и в его начале, а минимальное — в середине сезона. К сожалению, в литературе не обсуждался вопрос о причинах столь значительных различий. Не ясно, являются ли упомянутые формы зависимости следствием популяционных особенностей *I. persulcatus* или отражением специфических реакций клеща на годовые и сезонные колебания климата, или, наконец, обусловлены в каждом конкретном случае особенностями проведения полевого опыта.

Сравнивая методы работы различных авторов, нетрудно заметить, что, чем дальше отстоят условия опыта от реальных условий природной среды (использование клещей лабораторных культур, содержание голодных клещей до опыта в произвольном световом и температурном режимах, накапливание напитавшихся клещей в лабораторных условиях и т. п.), тем разнообразнее формы проявления зависимости числа диапаузирующих преимаго от сроков их питания на хозяине. Когда клещей для полевых закладок добывали из природы (Хейсин

и др., 1955; Бабенко, Рубина, 1968; Качанко, 1978, и др.), имела место S-образная форма зависимости, но, когда для этой же цели использовали смесь природных и лабораторных клещей (Жмаева, 1969), она принимала в отдельные годы самые необычные формы с доминированием V-образной. В случае использования клещей, взятых только из лабораторных популяций (Бабенко, 1985), зависимость числа диапаузирующих преимаго от сроков их питания проявляется либо в виде V-образной кривой (1970 г.), либо в виде прямой, параллельной оси абсцисс — с координатой, по оси ординат близкой к 100 % (1971 г.). Последний вариант иллюстрирует практически полный охват диапаузой клещей лабораторных популяций независимо от сроков их питания. Показанная множественность анализируемых форм связи могла возникнуть как следствие того многообразия методических приемов, которые используются различными авторами в ходе проведения полевого опыта. Многие исследователи при интерпретации полученных результатов не учитывали в должной мере два обстоятельства. Это, во-первых, значение фотопериодических условий в регуляции диапаузы членистоногих и, во-вторых, зависимость сроков наступления диапаузы у личинок и нимф клещей рода *Ixodes* не только от фотопериодических условий, в которых они развивались после питания, как полагали ранее, но и от режима освещенности до питания (Бабенко, Платонова, 1965; Белозеров, 1968, 1985, и др.). Из отмеченных положений вытекает весьма важное следствие методического характера о недопустимости использования клещей из лабораторных культур для закладок в лесную подстилку. Однако именно это условие обычно нарушалось при постановке полевых экспериментов.

Можно отметить и ряд других факторов, также вызывающих расхождение между процессами, наблюдаемыми в опыте, и ходом развития в природной обстановке. Так, например, ошибка в расчетах сроков детерминации диапаузы личинок и нимф *I. persulcatus* может достигать 10 сут и более только из-за сложившейся практики группировать и накапливать данные по декадам (Бабенко, Рубина, 1968; Качанко, 1978, и др.) или по месяцам (Наумов, 1975). Значительное смещение в оценках нередко получают из-за качества садков, в которых помещают клещей в лесную подстилку. Использование некачественных садков неизбежно приводит к завышению доли особей, развивающихся с диапаузой, за счет недоучета перелинявших клещей, имеющих большую (по сравнению с сытыми) вероятность выбраться из таких садков.

Приступая в 1984 г. к полевым опытам по изучению особенностей развития *I. persulcatus* в Удмуртии, мы ставили целью доработать методы полевых исследований таким образом, чтобы, с одной стороны, учесть новые данные о механизмах регуляции диапаузы таежного клеща, а с другой — получить возможность количественной оценки хода развития в природных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1984—1985 гг. в хвойно-широколиственных лесах центральной Удмуртии на полевом стационаре Республиканской санэпидстанции в окрестностях д. Мужвай Завьяловского р-на, в 15 км к западу от г. Ижевска (Кисленко и др., 1987). В качестве основы для изучения особенностей развития напитававшихся личинок и нимф мы взяли рекомендации Сердюковой (1948) и Бабенко (1956). Учитывались также методы оценки различных популяционных параметров, предложенные нами ранее (Коротков, 1985).

Важным параметром фотопериодической реакции личинок и нимф на длину дня является критический пороговый фотопериод, определяющий 1:1 соотношение числа особей, развивающихся с диапаузой и без диапаузы (Белозеров, 1981). Мы не нашли в литературе приемлемых критериев определения этого параметра в полевых опытах и провели собственное исследование.

В качестве основы для этого использовали способ обработки результатов токсикологических испытаний с помощью пробит-анализа (Прозоровский, 1962; Finney, 1947, и др.), который был адаптирован нами для оценки критического фотопериода и критической даты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

К основным результатам проведенного исследования мы относим те дополнения, которые нам удалось внести в метод полевой оценки хода развития иксодовых клещей, а также выяснение конкретных особенностей цикла развития *I. persulcatus* в очаге клещевого энцефалита центральной Удмуртии.

Дополнения к методике «полевых закладок». Сытых личинок и нимф собирают только с их естественных хозяев, пойманных живоловками в природных условиях. Для сбора полностью напитавшихся особей используют метод передерживания пойманных зверьков в клетках с сетчатым дном над кюветой с водой (Кисленко и др., 1987). Докармливание клещей на их хозяевах производят в условиях естественного освещения и температуры. Собранных за день личинок и нимф помещают в садки из мельничного газа по методике Бабенко и Рубиной (1968). Эти садки закладывают в лесную подстилку на глубину 2—3 см в типичных станциях обитания таежного клеща.

На характер развития клещей могут повлиять некоторые особенности микрорельефа, распределения растительности и т. п. даже в пределах достаточно однородного участка. Для избежания систематической ошибки, вызванной этими факторами, и повышения репрезентативности получаемых выводов используют приемы рандомизации. Применительно к нашим исследованиям рандомизация будет заключаться в случайном размещении закладок в пределах выбранного ключевого участка. Этот прием считается обязательной составной частью выборочного статистического оценивания результатов эксперимента (Снедекор, 1961). Он исключает опасность значительного смещения оцениваемых параметров и позволяет использовать статистические критерии. Поэтому недопустимо производить закладки садков в лесную подстилку на ограниченном пространстве, как это рекомендуют Бабенко и Рубина (1968). В нашей модификации используется упрощенный способ рандомизации по следующей схеме. Размер ключевого участка независимо от количества закладок составляет не менее 25 га. По диагонали участка намечают трансекту, вдоль которой в одну (а при необходимости и более) линию вбивают пронумерованные колья на расстоянии 5—10 м друг от друга. Присвоенные номера заносят в отдельные карточки, которые тщательно тасуют. Номер каждой случайно выбранной карточки выписывают столбиком; полученный таким образом случайный ряд чисел еще раз нумеруют. Составленную таблицу используют для этикетирования последовательно производимых закладок (вторая колонка) и выбора рандомизированной точки (колышка) на площадке (первая колонка).

Необходимое количество клещей для закладок обусловлено тем, насколько близко совпадают сроки этих закладок с критической датой ухода личинок и нимф в диапаузу. В оптимальном случае, когда закладки производятся в период ухода в диапаузу от 6.7 до 93.3 % особей (в пределах 3.5—6.5 пробит), вполне достоверную статистическую оценку можно получить и по 30 клещам точно так же, как это удается в токсикологических опытах. Массовые закладки клещей в период их бездиапаузного развития или в период 100%-го охвата диапаузой представляют значительный интерес, но они не улучшают оценок критической даты и критической длины дня.

Нередко при недостатке сытых клещей для закладок в нужные сроки прибегают к различного рода группировкам данных. Чтобы избежать при этом тех искажений в расчетах числа диапаузирующих особей, о которых упоминалось выше, предлагается использовать средневзвешенные значения

даты насыщения клещей и процента диапаузирующих особей. Средневзвешенную дату рассчитывают следующим образом. Составляется таблица, в которую выписывают даты насыщения и количество заложенных в лесную подстилку клещей (табл. 1). Эти даты нумеруют, поскольку средневзвешенную дату удобнее рассчитывать через средневзвешенный номер дня. Взвешивание производится по трем соседним датам закладок пропорционально количеству клещей в этих закладках по следующей формуле

$$X_i = \frac{(Q_{i-1} \times N_{i-1}) + (Q_i \times N_i) + (Q_{i+1} \times N_{i+1})}{N_{i-1} + N_i + N_{i+1}}, \quad (1)$$

где X_i — расчетный средневзвешенный номер дня для какой-либо i -й даты, Q_i — номер для соответствующей i -й эмпирической даты, N_i — количество клещей, заложенных в i -ю дату. Например, средневзвешенный номер дня для трех закладок, произведенных 20, 22 и 24 июля будет равен 2.9, что примерно соответствует дате 22 июля. Следующая взвешенная дата рассчитывается по данным на 22, 24 и 25 июля и так далее — до конца графы 2 и 3 в табл. 1. Полученные значения заносят в графу 5, а в графу 6 — соответствующие средневзвешенные значения процента диапаузирующих особей, которые рассчитывают по следующей формуле

$$D_i = \frac{K_{i-1} + K_i + K_{i+1}}{N_{i-1} + N_i + N_{i+1}} \times 100, \quad (2)$$

где D_i — взвешенный по трем датам процент диапаузирующих особей в i -ю дату, K_i — количество диапаузирующих особей среди напитавшихся в i -ю дату, N_i — количество клещей, заложенных в i -ю дату. В графу 7 записывают пробит, соответствующий проценту диапаузирующих особей, в графу 8 — весовые коэффициенты из табл. 2. Далее в графах 10—13 вычисляют соответствующие произведения и их суммы. Полученная таблица содержит все необходимые данные для расчета уравнения линейной регрессии пробитов по номеру дня и оценивающих параметров

$$Y_p = a + b X_i, \quad (3)$$

где Y_p — расчетный пробит, a и b — коэффициенты уравнения, X_i — средневзвешенный номер дня. Параметры этого уравнения рассчитывают по следующим формулам

$$\bar{x} = \Sigma X_i W_i / \Sigma W_i, \quad (4)$$

$$b = (\Sigma X_i Y_i W_i - \bar{x} \Sigma Y_i W_i) / (\Sigma X_i^2 - \bar{x} \Sigma X_i W_i), \quad (5)$$

$$a = (\Sigma Y_i W_i - \Sigma X_i W_i b) / \Sigma W_i \quad (6)$$

Критическую дату (номер дня), определяющую уход в диапаузу 50 % особи, рассчитывают по формуле

$$T_{50} = (5 - a) / b. \quad (7)$$

Подобным же образом, в случае необходимости, находят теоретическую дату ухода в диапаузу любой интересующей нас доли преимаго (кроме нуля и 100 %), подставляя в формулу 7 вместо цифры 5 значение соответствующего пробита. Далее определяют среднеквадратичную ошибку величины T_{50}

$$m = \pm \frac{[(6.5 - a) / b] - [(3.5 - a) / b]}{\sqrt{2 \times N}}, \quad (8)$$

Т а б л и ц а 1

Пробит-анализ зависимости относительного числа диапазирующих личинок от сроков их насыщения (T_5 — T_{95} — расчетная дата насыщения 5—95 % диапазирующих особей)

Probit-analysis of the dependence of relative number of diapausing larvae on the periods of their satiation (T_5 — T_{95} — estimated date of satiation of 5 to 95 % of diapausing individuals)

Дата насыщения	Номер дня, Q	Количество заложенных особей, N	Количество диапазирующих, K	Средневзвешенный номер дня, X	Средневзвешенное число диапазирующих (%) D	Эмпирический пробит, Y	Весовой коэффициент, W	Номер строки сгруппированных данных	XW	X^2W	YW	XYW	Расчетный пробит Y_p	Расчетный процент диапазирующих
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Июль														
20	1	13	0	1	0								3	2.3
21	2												3.23	3.8
22	3	49	3	2.9	6.9	3.52	0.27	1	0.783	2.2707	0.9504	—	2.7562	3.45
23	4			3.5	7.8	3.58	0.3	2	1.05	3.6750	1.074	3.759	3.68	6.1
24	5	10	2										3.9	9.4
25	6	5	0										4.13	13.6
26	7			6.7	25.0	4.32	0.53	3	3.551	23.7917	2.2896	15.3403	4.35	19.2
27	8												4.58	25.8
28	9	9	4										4.80	33.7
29	10												5.03	42.1
30	11			11.4	56	5.15	0.63	4	7.182	81.8748	3.2445	36.9873	5.25	51.2
31	12												5.48	59.9
Август														
1	13			12.7	73.9	5.64	0.54	5	6.858	87.0966	3.0456	38.6791	5.7	68.5
2	14												5.93	75.9
3	15	11	10										6.15	82.4
4	16	3	3	16	95.8	6.73	0.2	6	3.2	51.2	1.346	21.536	6.38	87.5
5	17	10	10		100					—			6.6	91.6
Сумма		110					2.47		22.624	249.909	11.95	119.058		94.5

$Y_p = 2.77 + 0.2258 X$, $T_5 = 2.6$ или 22 июля, $T_{95} = 17.2$ или 5 августа, $T_{50} = 9.9$ или 29 июля ± 0.9 , 95 % доверительный интервал величины T_{50} : 27—31 июля

Т а б л и ц а 2

Значения весового коэффициента пробитов (упрощенный вариант таблицы Д. Финнея (Finney, 1947))

Weight coefficient value of probits (simplified D. Finney's table (Finney, 1947))

Пробит — целые числа	Пробит—десятые доли									
	0.0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9
2	0.015	0.019	0.025	0.031	0.04	0.05	0.062	0.075	0.092	0.11
3	0.131	0.154	0.18	0.208	0.237	0.269	0.302	0.336	0.37	0.405
4	0.439	0.471	0.503	0.532	0.558	0.581	0.6	0.61	0.627	0.634
5	0.637	0.634	0.627	0.616	0.6	0.581	0.558	0.532	0.503	0.471
6	0.439	0.405	0.37	0.336	0.302	0.269	0.237	0.208	0.18	0.154
7	0.131	0.11	0.092	0.076	0.062	0.05	0.04	0.031	0.025	0.019
8	0.015	0.011	0.008	0.006	0.004	0.003	0.002	0.002	0.001	0.001

где N — общее число клещей в средневзвешенных группах, доля диапаузирующих в которых составляет не менее 6.7 % (пробит 3.5) и не более 93.3 % (пробит 6.5). Последним определяют доверительные интервалы величины T_{50}

$$[(5 - a) / b] - (1.96 \times m) \div [(5 - a) / b] + (1.96 \times m) \quad (9)$$

И, наконец, при желании можно построить теоретическую кривую, характеризующую сроки наступления диапаузы у определенного числа особей. Для этого используют уравнение 3. Полученные значения Y_p заносят в графу 14; далее по таблице пробитов отыскивают соответствующие теоретические значения числа диапаузирующих клещей и заносят их в графу 15.

После расчетов и оценки критических дат нетрудно перейти к оценке критической длины светового дня в эти даты по таблицам астрономических явлений (Бартенева и др., 1971, и др.). Описанные расчеты можно свести к минимуму, если воспользоваться нашей программой пробит-анализа.¹

Особенности развития личинок и нимф в Удмуртии. Параметры, характеризующие естественные фотопериодические условия и даты насыщения диапаузирующих личинок и нимф *I. persulcatus* на широте г. Ижевска, представлены в табл. 3 и на рис. 1 и 2. Из этих данных видно, что нимфальная диапауза, как и в других частях ареала таежного клеща, наступает раньше личиночной. Первые диапаузирующие нимфы начинают встречаться среди особей, напивавшихся 9—10 июля. Статистические расчеты показывают (табл. 3), что среди нимф, напивавшихся 11 июля, диапаузирует 5 % особей, через 4 дня (15 июля) — 20, 18 июля — 50, 25 июля — 95 %. Переход от бездиапаузного развития к развитию с диапаузой для основной массы нимф (от 20 до 80 %) протекает в довольно короткие сроки и занимает 6 сут. Длина светового дня при этом сокращается всего на 20 мин — с 17 ч 12 мин до 16 ч 52 мин.

У личинок соответствующие процессы протекают на 11 сут позже. Так, если критический период (по величине T_{50}) у нимф приходится на 18 июля, то у личинок — на 29 июля. Период перехода личинок к массовой диапаузе чуть более растянут по сравнению с нимфами и составляет 8 сут. Он протекает на фоне снижения длины дня на 28 мин.

Обращают на себя внимание значительные различия между нашими данными и результатами аналогичных исследований, проведенных Жмаевой (1969) в сходных условиях соседней Кировской обл. — в районе, расположенном примерно на одной широте с нашим стационаром. Эти отличия состоят в следую-

¹ Хранится в архиве Института полиомиелита и клещевых энцефалитов АМН СССР, Москва, и высылается авторами по запросу.

Т а б л и ц а 3

Параметры, характеризующие естественные фотопериодические условия и даты насыщения диапаузирующих личинок и нимф таежного клеща в окрестностях г. Ижевска (56.9° с. ш., 53.1° в. д.)
Parameters characterizing photoperiodic conditions and dates of satiation of diapausing larvae and nymphs of ixodid ticks in the vicinity of Izhevsk (56.9°N, 53.1°E)

Процент диапаузирующих особей	Личинка (110)		Нимфа (37)	
	среднее	95 %-ный доверительный интервал	среднее	95 %-ный доверительный интервал
Даты насыщения				
5	22.07	20—24.07	11.07	8—14.07
20	25.07	23—27.07	15.07	12—18.07
50	29.07	27—31.07	18.07	15—21.07
80	2.08	31.07—4.08	21.07	18—24.07
95	5.08	3—7.08	25.07	22—28.07
Продолжительность дня в период насыщения (час, мин)				
5	16.48	16.40—16.57	17.25	17.25—17.30
20	16.35	16.30—16.45	17.12	17.06—17.25
50	16.22	16.15—16.30	17.10	17.07—17.13
80	16.07	15.57—16.12	16.52	16.45—17.05
95	15.55	15.45—16.00	16.35	16.27—16.48
Продолжительность периода (сут.) между насыщениями				
Период насыщения				
5—95	14		13	
20—80	8		6	
Изменение длины дня (час, мин)				
Период насыщения				
5—95	00.53		00.50	
20—80	00.28		00.20	

Примечание. В скобках — количество особей, заложенных в лесную подстилку.

шем: 1) на нашем стационаре развитие всех личинок и нимф, напивавшихся в первой половине весенне-летнего сезона, идет без диапаузы, а в Кировской обл. диапаузируют особи, напивавшиеся как в конце сезона, так и в его начале, в связи с чем зависимость числа диапаузирующих личинок и нимф от сроков их питания в Удмуртии выражается S-образной кривой, а в Кировской обл. — V-образной; 2) переход от бездиапаузного развития преимаго в Удмуртии протекает в строго ограниченном промежутке времени, а в Кировской обл. такой период не выражен, поскольку диапаузирующие клещи встречаются

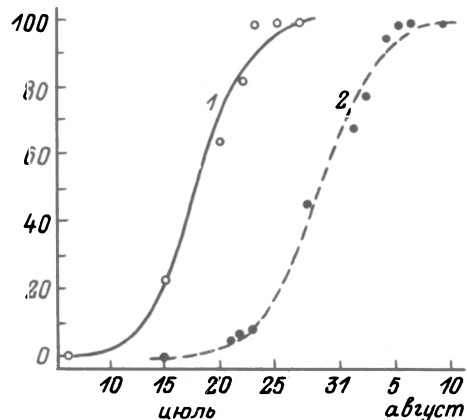


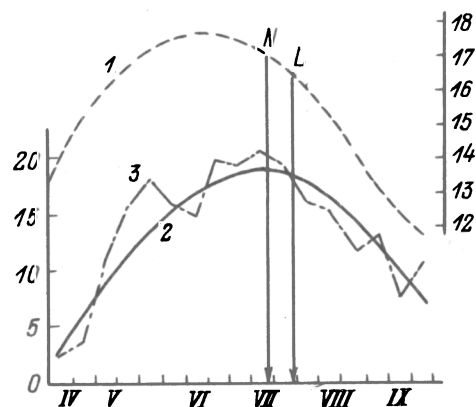
Рис. 1. Зависимость числа диапаузирующих нимф (1) и личинок (2) от даты их полного насыщения

По оси абсцисс — диапаузирующие особи, в %, по оси ординат — дата — месяц, число.

Fig. 1. Dependence of the number of diapausing nymphs (1) and larvae (2) on the date of their complete satiation.

Рис. 2. Сезонные изменения продолжительности светового дня и температуры воздуха. 1 — длина светового дня; 2 — температура воздуха по средним многолетним значениям; 3 — температура воздуха в 1984 г.; стрелки — критический период ухода в диапаузу личинок (L) и нимф (N); по оси абсцисс — температура, в °C; по оси ординат — декады месяца; шкала справа — длина дня, в часах.

Fig. 2. Seasonal changes in the light day duration and air temperature.



как среди напитавшихся в конце весенне-летнего сезона, так и в его начале. О причинах столь значительных расхождений мы упоминали выше и видим их прежде всего в различиях методических приемов, которыми пользовались авторы на сравниваемых стационарах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Внесенные нами дополнения к методике изучения критических периодов в ходе развития личинок и нимф таежного клеща позволяют с новых позиций оценивать литературные данные по обсуждаемой проблеме, соотносить между собой материалы полевых и экспериментальных наблюдений, служат иллюстрацией места диапаузы в жизненном цикле *I. persulcatus*.

В литературе отстаивается несколько точек зрения на механизм регуляции диапаузы, обзор которых не входил в задачу нашего исследования. Отметим только, что самые различные авторы, цитированные в сводной монографии «Таежный клещ» (1985), отмечают прямое влияние погодных условий на сроки наступления диапаузы личинок и нимф в природных условиях. В ряде публикаций такое влияние понимается как абсолютное. Так, в модифицированной Жмаевой (1969) методике полевого опыта даже не предусматривается сама возможность фотопериодической регуляции диапаузы, о чем свидетельствует рекомендация закладывать клещей не в лесную подстилку, а в почву на глубину до 15 см в цилиндре высотой 50 см, т. е. по условию опыта для клеща пастбищного типа имитируется среда, пригодная скорее для норových клещей. Большинство авторов все же считает, что регуляция морфогенетической диапаузы осуществляется за счет фотопериодической реакции (ФПР) клещей на изменение длины дня в течение весенне-летнего сезона. Вместе с этим принимается, что сама норма такой реакции непостоянна и может существенно меняться под воздействием погодных условий. Наши данные по Удмуртии дают основание считать, что колебания этих условий по годам едва ли смогут существенно изменить норму ФПР личинок и нимф. К такому убеждению приводит сопоставление сезонного хода температуры, фотопериодических условий и сроков наступления диапаузы (рис. 1, 2; табл. 3). Обращают на себя внимание следующие моменты: 1) критический период ухода в диапаузу личинок и нимф проходит вблизи сезонного максимума температуры; 2) особи, напитавшиеся в начале весенне-летнего сезона, успешно линяют в конце этого сезона в следующую стадию метаморфоза, хотя их развитие протекало значительное время в довольно суровых условиях: при широкой амплитуде суточных колебаний температуры, ночных заморозках и т. п.; 3) диапауза отмечается среди особей, напитавшихся в разгар летнего сезона, задолго до осеннего похолодания.

Из сказанного можно заключить, что своевременное наступление диапаузы регулируется главным образом за счет ФПР клещей на изменение длины дня, так же как и у многих других видов членистоногих. Наши данные, таким образом, еще раз подтверждают ставшее уже классическим положение о том, что диапауза возникает и прекращается вне прямой зависимости от экологических условий, к переживанию которых она приспособлена (Данилевский, 1961, и др.).

Длительное время существовало представление о том, что механизм фотопериодической регуляции диапаузы клещей рода *Ixodes* включается только с момента насыщения их кровью хозяина, а его действие осуществляется в соответствии с нормами длиннодневной ФПР: развитие напивавшихся личинок и нимф протекает без диапаузы, если длина светового дня в этот период превышает некоторую критическую величину. Однако такой механизм, как показывают все достаточно корректные эксперименты по закладке напивавшихся клещей в лесную подстилку, не реализуется в природных условиях. Об этом свидетельствует бездиапаузное развитие личинок и нимф, напивавшихся в самом начале их активности, когда длина светового дня еще не достигает порогового уровня. Определенную ясность в понимание механизма детерминации преимагинальной диапаузы внесли экспериментальные работы Белозерова (1968, 1985 и др.), показавшие, что реакция личинок и нимф на изменение фотопериодических условий имеет двухступенчатый характер (короткодневно-длиннодневная ФПР). На основании полевых наблюдений можно также предположить весьма существенную регуляторную функцию такого фактора, как направление, в котором меняется длина дня после насыщения клещей. Увеличение продолжительности светового дня в первой половине сезона и ее снижение во второй сигнализирует о предстоящих изменениях климата, закрепляя тенденцию к бездиапаузному развитию личинок и нимф, напивавшихся весной или в начале лета, и стимулирует диапаузу среди особей, напивавшихся во второй половине лета. Такая ориентация экологически весьма выгодна. С одной стороны, она снимает ограничительный барьер «короткого дня» и низкой температуры к бездиапаузному развитию особей, напивавшихся в начале сезона, а с другой — сама служит барьером, ограничивающим продолжение развития сытых клещей, напивавшихся в более благоприятных условиях второй половины лета, но которым все же может не хватить эффективного тепла для завершения развития к началу осенних заморозков.

Результаты наших наблюдений и критический анализ литературных источников дают основание полагать, что S-образная форма кривой, выражающей зависимость числа диапаузирующих личинок и нимф *I. persulcatus* от сроков их питания, является единственно возможной на большей части его ареала. Она в наиболее общем виде отражает эволюционно сложившийся механизм фотопериодической регуляции, при котором личинки и нимфы способны с высокой точностью определять продолжительность дня, предстоящий ход сезонных климатических процессов и адекватно реагировать на их изменения.

Список литературы

- Бабенко Л. В. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Мед. паразитол. 1956. № 4. С. 346—352.
- Бабенко Л. В. Продолжительность развития сытых личинок и нимф // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Л., 1985. С. 265—273.
- Бабенко Л. В., Платонова В. Ф. О диапаузе личинок *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae). Экспериментальные данные о воздействии фотопериода на голодных и сытых личинок // Мед. паразитол. 1965. № 1. С. 69—73.
- 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.

- Бартенева О. Д., Полякова Е. А., Русин Н. П. Режим естественной освещенности на территории СССР. Л., 1971. 238 с.
- Белозеров В. Н. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л., 1968. С. 100—128.
- Белозеров В. Н. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция // Паразитол. сб. Л. 1981. Т. 30. С. 22—46.
- Белозеров В. Н. Диапауза, ее место и роль в жизненном цикле, механизм // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Л., 1985. С. 214—219.
- Временные методические указания по эпидемиологической, вирусологической, паразитологической и зоологической работе в природных очагах клещевого энцефалита. М., 1960. 45 с.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Жмаева З. М. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южнотаежных лесах // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969. С. 118—141.
- Качанко Н. И. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области // Паразитология. 1978. Т. 20, вып. 3. С. 218—225.
- Кисленко Г. С., Коротков Ю. С., Шмаков Л. В. Луговой клещ *Dermacentor reticulatus* в природных очагах клещевого энцефалита Удмуртии // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 730—735.
- 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.
- Наумов Р. Л. Распространение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы, его определяющие. Сообщ. 3. Развитие личинок и нимф и состав клещей разных генераций в популяции имаго // Мед. паразитол. 1975. № 1. С. 10—16.
- Прозоровский В. Б. Использование метода наименьших квадратов для пробит-анализа кривых летальности // Фармакология и токсикология. 1962. Т. 25, № 1. С. 115—120.
- Пустовалов И. Н., Катин А. К., Якина Н. Х., Гурбо Г. Д., Колчанова Л. П. Некоторые особенности метаморфоза таежных клещей близ северной границы их обитания в Западной Сибири // Современные проблемы диагностики и профилактики клещевого энцефалита. Иркутск, 1990. С. 52—53.
- Сердюкова Г. В. Метод определения продолжительности цикла развития у клещей семейства Ixodidae // Паразитол. сб. Л. 1948. Т. 10. С. 41—50.
- Снедекор Д. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Пер. с англ. М., 1961. 497 с.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Под ред. Н. А. Филлиповой. Л., 1985. 416 с.
- Хейсин Е. М., Павловская О., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* в природных условиях Карело-Финской ССР // Тр. Карело-Финск. ун-та. 1955. Т. 6. С. 102—123.
- Finney D. J. Probit analysis at statistical treatment of the sigmoid response curve. Cambridge, 1947. 180 p.

Институт полиомиелита
и вирусных энцефалитов АМН СССР,
Москва

Поступила 4.02.1991

MORPHOGENETIC DIAPAUSE OF IXODES PERSULCATUS AND METHODS OF ITS QUANTITATIVE ESTIMATION UNDER CONDITIONS OF FIELD EXPERIMENT

Yu. S. Korotkov, G. S. Kislenco

Key words: *Ixodes persulcatus*, diapause

SUMMARY

Methods of quantitative estimation of critical photoperiod and critical date of entering the diapause in ixodids have been worked out. S-shaped dependence of the number of diapausing larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* on their feeding periods has been shown. It has been established that in Central Udmurtia the average critical date of entering the diapause in 50% of satiated larvae and nymphs falls at the 18th and 29th of June, respectively, with the light day length of 17 hr 10 min and 16 hr 22 min.