

На правах рукописи

Малькова Марина Георгиевна

**ЗОНАЛЬНЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ И СТРУКТУРА
СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И СВЯЗАННЫХ С
НИМИ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск – 2009

Работа выполнена в лаборатории арбовирусных инфекций Федерального государственного учреждения науки "Омский научно-исследовательский институт природноочаговых инфекций" Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека (ФГУН ОмскНИИПОИ Роспотребнадзора).

Научный консультант:

Богданов Игорь Иванович
доктор биологических наук, профессор кафедры
экологии и природопользования ГОУ ВПО
"Омский государственный педагогический
университет"

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

Новиков Евгений Анатольевич
Институт систематики и экологии
животных СО РАН

доктор биологических наук

Данчинова Галина Анатольевна
Институт эпидемиологии и микробиологии НЦ
ПЗСРЧ СО РАН

доктор биологических наук

Вержуцкий Дмитрий Борисович
ФГУЗ Иркутский научно-исследовательский
противочумный институт Сибири и Дальнего
Востока Роспотребнадзора

Ведущая организация:

Институт проблем экологии и эволюции им.
А.Н.Северцова РАН

Защита диссертации состоится "....." "" 2009 г. в часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 в Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: г. Новосибирск, 630091, ул. Фрунзе, 11; факс: (383)2170973; e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан _____ 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета,

кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Наиболее приоритетными на современном этапе признаны исследования, направленные на комплексное изучение сообществ живых организмов – их состава, структуры, пространственного распределения основных компонентов, стабильности и устойчивости. Особое значение, в связи с этим, имеет оценка современного состояния биоценозов и изучение закономерностей формирования фаунистических и биоценологических комплексов или группировок животных разных систематических групп, поскольку слагаемые ими сообщества являются неотъемлемой частью паразитарных систем природных очагов многих инфекций и инвазий. Поэтому весьма актуально изучение не только самих сообществ, но и влияния их структуры и устойчивости на эпидемическое и эпизоотическое благополучие территорий.

Основными хозяевами возбудителей и прокормителями различных фаз развития их переносчиков (кровососущих насекомых и клещей) в природных очагах инфекций служат мелкие млекопитающие – грызуны (*Rodentia*) и насекомоядные (*Eulipotyphla*). Из членистоногих, экологически связанных с ними и их гнездами, наибольшее значение имеют представители трех систематических групп – гамазовые (*Acari*: отр. *Parasitiformes*, п/отр. *Mesostigmata*), иксодовые (*Acari*: отр. *Parasitiformes*, п/отр. *Ixodidae*) клещи и блохи (*Insecta*: отр. *Siphonaptera*), которые в силу особенностей своей биологии и экологии теснейшим образом связаны с позвоночными хозяевами и с возбудителями многих зоонозных инфекций, чем и обусловлена их эпизоотическая и эпидемическая роль в природных очагах (Балашов, 1967; 1998; Алексеев, Балашов, 1985; Ващенко, 1988; Тагильцев, 1975). Однако, несмотря на долгую историю изучения мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в Сибири, многие вопросы, касающиеся отдельных видов и региональных особенностей их распределения, структуры популяций и формируемых ими сообществ, остаются еще недостаточно изученными, а обобщающих работ, включающих сравнительный анализ данных по всей Западной Сибири очень мало. К настоящему времени проведена детальная инвентаризация фауны мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины (Равкин и др., 1996; 1997; 2002), активно изучаются их сообщества (Галкина, 1980; Ермаков и др., 1980; Сообщества, 1978; Вартапетов, 1982; Литвинов, 1998; 2001; 2004), описаны фаунистические комплексы гамазовых (Зуевский, 1981; Давыдова, Никольский, 1986) и иксодовых клещей (Алифанов и др., 1970; 1973; 1974), а также зональные типы населения кровососущих клещей и блох (Богданов, 1990). Но комплексного изучения сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними паразитических членистоногих в Западной Сибири практически не проводилось, в частности – не изучались состав и структура образуемых ими единых паразито-хозяйственных комплексов.

Таким образом, актуальность проводимых нами исследований определяется, с одной стороны, недостаточной изученностью в Западной Сибири ряда зоогеографических, биоценологических и популяционных

особенностей мелких млекопитающих и экологически связанных с ними членистоногих, с другой - наличием на этой территории природных очагов инфекций, основными сочленами паразитарных систем которых служат мелкие млекопитающие и членистоногие.

Цель работы: Выявить закономерности зонального распределения мелких млекопитающих и связанных с ними паразитических членистоногих в Западной Сибири и оценить роль их сообществ в природных очагах инфекций.

Задачи исследования:

1) Охарактеризовать зональные фаунистические комплексы и структуру сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих (гамазовых, иксодовых клещей и блох) в равнинной части Западной Сибири.

2) Выявить особенности пространственной структуры популяций фоновых видов грызунов в природных очагах клещевого энцефалита и хантавирусных инфекций в лесной, лесостепной и степной зонах Западной Сибири.

3) Оценить роль сообществ мелких млекопитающих и пространственной структуры популяций фоновых видов грызунов в формировании структуры популяций возбудителей в природных очагах хантавирусных инфекций.

4) Оценить роль паразито-хозяйных комплексов мелких млекопитающих и кровососущих членистоногих в формировании структуры популяций возбудителя в природных очагах клещевого энцефалита.

Научная новизна. В равнинной части Западной Сибири выявлены основные зональные типы паразито-хозяйных комплексов мелких млекопитающих и паразитических членистоногих, охарактеризованы их качественный состав и структура. Расширены современные представления о структуре сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними паразитиформных клещей и блох, о пространственной структуре популяций фоновых видов грызунов южной тайги, северной лесостепи и степи, о структуре природных очагов инфекций вирусной этиологии в равнинной части Западной Сибири. Показано, что структура популяций возбудителей в природных очагах хантавирусных инфекций в значительной мере определяется качественным составом и структурой сообществ мелких млекопитающих и пространственной структурой популяций совместно обитающих видов хозяев; в природных очагах клещевого энцефалита (КЭ) – экологической структурой паразито-хозяйных комплексов мелких млекопитающих и кровососущих членистоногих и пространственной структурой популяций основных хозяев-прокормителей и переносчиков. Впервые на территории Западной Сибири установлена локализация природных очагов геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС) с циркуляцией хантавирусов генотипа Добрава/Белград. В природных очагах ГЛПС, связанных с хантавирусами генотипа Пуумала, впервые доказано одновременное участие в циркуляции возбудителя двух видов хозяев - красно-серой и рыжей полевок.

Научно-практическая значимость. В ходе многолетних комплексных териологических исследований проведена полная инвентаризация фауны млекопитающих Омской области, результаты которой нашли отражение в учебном пособии "Млекопитающие Омской области" (1998), монографии

"Млекопитающие: справочник-определитель" (2003), "Красной Книге Омской области" (2005) и энциклопедии "Земля, на которой мы живем" (2002). С использованием полученных данных автором разработаны курсы лекций для студентов-биологов ВУЗов по специальностям "Медицинская териология", "Общая и медицинская паразитология". В результате проведенных совместно с ЦНИИЭ Роспотребнадзора (Москва) исследований получены новые данные о структуре геномов хантавирусов генотипов Пуумала и Добрава/Белград из природных очагов ГЛПС на территории Западной Сибири; в Международных генбанках GenBank и EMBL депонированы 32 нуклеотидные последовательности хантавирусов. Полученные данные могут служить теоретической основой для обоснования ландшафтно-эпидемиологического районирования территорий, неблагоприятных по ГЛПС и КЭ.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В равнинной части Западной Сибири формируются зональные паразито-хозяйные комплексы мелких млекопитающих и паразитических членистоногих, различающиеся по качественному составу и структуре.

2. В широтном направлении структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих изменяется за счет обновления качественного состава и численного перераспределения фоновых видов в общей структуре доминирования

3. Структура сообществ мелких млекопитающих, пространственная структура популяций фоновых видов и ее динамика в значительной мере определяют закономерности пространственного распределения членистоногих паразитов и влияют на генотипическое разнообразие возбудителей в природных очагах.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на международных или с международным участием конференциях: "Вирусные, риккетсиозные и бактериальные инфекции, переносимые клещами" (Иркутск, 1996), "Биология насекомоядных млекопитающих" (Кемерово, 1999; Новосибирск, 2007), "Актуальные проблемы медицинской вирусологии" (Барнаул, 1999), "Quarantinable and zoonotic infections in Kazakhstan (Almaty, 2000), "5-th International Conference on Hemorrhagic Fever with Renal Syndrome (HFRS), Hantavirus Pulmonary Syndrome (HPS) and Hantaviruses" (2001), "Проблемы современной паразитологии (Санкт-Петербург, 2003), "4th European Congress of Mammalogy" (Brno, 2003), "Актуальные проблемы экологии и природопользования в Казахстане и сопредельных территориях" (Павлодар, 2006), "Хантавирусы и хантавирусные инфекции (Владивосток, 2008), VII акарологическом совещании (Санкт-Петербург, 1999), VI съезде Териологического общества РАН (Москва, 1999) и международных совещаниях "Териофауна России и сопредельных территорий" (Москва, 2003, 2007), международном семинаре "Изменение климата и здоровье населения России в XXI веке" (Москва, 2004) и ряде Всероссийских и региональных научных конференций (1989-2004 гг.). Диссертация прошла апробацию и была рекомендована к защите 16.03.2009 г. на заседании Ученого совета ФГУН ОмскНИИПОИ Роспотребнадзора и 10.09.2009 г. - на межлабораторном

семинаре Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 83 работы, в том числе 11 – в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК; 20 - в материалах международных конференций и совещаний; 35 – в журналах и республиканских сборниках научных статей, материалах Всероссийских и межрегиональных научных конференций; 1 монография (2003), 1 учебное пособие (1998), соавторство в "Красной Книге Омской области" (2005) и коллективной монографии "Земля, на которой мы живем" (2002) и 13 – в тезисах Всероссийских, региональных и международных научных конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, литературного обзора, шести глав собственных исследований, выводов, списка использованной литературы (430 отечественных и 54 зарубежных источников) и трех приложений. Общий объем рукописи (без приложений) составляет 374 стр. машинописного текста и включает 31 таблицу и 59 рисунков; приложения содержат 22 таблицы.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему учителю - научному консультанту, доктору биологических наук, профессору кафедры экологии и природопользования Омского государственного педагогического университета (ОмГПУ) И.И. Богданову; своим неизменным соратникам по экспедиционным работам – руководителю лаборатории арбовирусных инфекций ФГУН ОмскНИИПОИ д.б.н. В.В. Якименко и научному сотруднику лаборатории зоонозных инфекций А.К.Танцеву за помощь в сборе и обработке полевого материала, за ценные советы и замечания по рукописи диссертации; всей лаборатории арбовирусных инфекций за помощь и поддержку, а также администрации ФГУН ОмскНИИПОИ за обеспечение возможности выполнения данной работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Теоретические предпосылки изучения сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в Западной Сибири (обзор литературы)

В главе приводятся общие представления о сообществах животных и основных принципах их изучения, об особенностях паразито-хозяйных отношений мелких млекопитающих с паразитическими членистоногими, а также об основных тенденциях изучения пространственной структуры популяций мелких млекопитающих. Анализ имеющейся литературы показал недостаточную изученность в Западной Сибири зоогеографических, биоценологических и популяционных особенностей мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих, структуры их сообществ и образуемых ими паразито-хозяйных комплексов, что и послужило основным предметом наших исследований.

Глава 2. Материалы и методы исследований. Физико-географическая характеристика районов исследований

Комплексные зоолого-паразитологические исследования выполнялись в природных очагах арбовирусных и хантавирусных инфекций в рамках НИР ФГУН ОмскНИИПОИ Роспотребнадзора и являлись неотъемлемым элементом этих работ. В основу работы положены собственные полевые сборы автора (1987-2006 гг.) и архивные материалы ФГУН ОмскНИИПОИ Роспотребнадзора (1960-1995 гг.). В разные годы в сборе и камеральной обработке полевого материала участвовали сотрудники института И.И. Богданов, В.В. Якименко, А.К. Танцев, М.М. Шутеев, А.В. Вахрушев, И.В. Кузьмин и др., а также студенты и аспиранты ОмГПУ. Дополнительно использовались некоторые архивные материалы зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН (1979-1982 гг.), любезно предоставленные нам к.б.н. И.И. Марченко. Материал собирался на территориях Тюменской, включая Ямало-Ненецкий (ЯНАО) и Ханты-Мансийский (ХМАО-Югра) автономные округа, Омской, Новосибирской, Томской областей, работами были охвачены все основные ландшафтные зоны и подзоны Западно-Сибирской равнины – северные и южные субарктические тундры п-ова Ямал, северная, средняя и южная тайга, подтайга, северная и южная лесостепь, степь.

В полевой работе использовались стандартные методики **количественного учета мелких млекопитающих** на ловушко-линиях и площадках ловушками Геро (давилками) и (или) живоловками, ловчими канавками с цилиндрами, капканами. Дополнительно проводились **визуальная оценка** встреч животных или следов их жизнедеятельности на маршрутах, **сбор и анализ содержимого погадок хищных птиц** (Кучерук, 1952; Новиков, 1953; Кучерук, Коренберг, 1964). Находки в погадках видов, не встречающихся в отловах, подтверждают наличие их в фауне обследуемых территорий и дают возможность более полно охарактеризовать териофауну конкретного региона и уточнить границы распространения отдельных видов. Погадки собирали на постоянных точках отдыха птиц в пределах их кормовых территорий. По фрагментам черепов, челюстей и изолированным зубам проводилось определение видового состава и количества мелких млекопитающих в погадках. Пространственная структура популяций грызунов изучалась с использованием методики **мечения зверьков** путем ампутации пальцев с последующими отловами (Наумов, 1951). Работа проводилась на площадках мечения, которые закладывались в характерных для данной ландшафтной зоны (подзоны) типах биотопов: в южной тайге и северной лесостепи – в лесных биотопах (площадь 1 га), в степи – в приозерной котловине горько-соленого озера (площадь 3,3 га). Наблюдения за мечеными зверьками на всех площадках велись циклами по 10 дней (декады). В лесной зоне и лесостепи параллельно проводился осмотр грызунов на наличие иксодовых клещей - оценивалась интенсивность инвазии личинками, нимфами и имаго и степень их насыщения: голодные, полуголодные, полусытые и сытые (Шилова и др., 1958; Окулова, 1986). Общий объем материала по мелким млекопитающим составил (в скобках – личное участие автора): отработано 215590 (129140) л/с, отловлено 18949 (11827) экз. мелких млекопитающих 39 видов в составе отрядов Насекомоядные (4290 экз. девяти видов) и Грызуны (14659 экз. 30 видов); собрано 1161 (986) экз. погадок хищных птиц семи видов; проведено 24 (24) цикла работ по мечению грызунов в южной тайге, северной

лесостепи и степи, в ходе которых помечено 1424 (1424) экз. грызунов 11 видов. Вирусологические и молекулярно-генетические исследования материала от мелких млекопитающих (пробы головного мозга, легких, крови) выполнены д.б.н. В.В. Якименко (ФГУН ОмскНИИПОИ Роспотребнадзора) совместно с сотрудниками ИПЭВ РАН им. М.П.Чумакова и ЦНИИЭ Роспотребнадзора (Москва).

Сбор **членистоногих** проводили путем **очеса мелких млекопитающих и разбора их гнезд** (Брегетова, 1952; Иофф, Скалон, 1954; Тагильцев и др., 1990). Очесывались только свежие (не позднее шести часов с момента отлова), не поврежденные зверьки. Всего очесано 21164 (7620) экз. зверьков, собрано 2561 (1088) экз. гнезд, 201406 (92500) экз. членистоногих, в т.ч. 131170 экз. гамазовых, 17613 экз. иксодовых клещей, 27238 экз. блох и 25385 экз. прочих - вшей и акариформных клещей (в рамках данной работы не рассматриваются). Определение видовой принадлежности членистоногих проводилось на микроскопе МБИ-6 автором (1995-2005 гг.), д.б.н. И.И.Богдановым (1961-1994 гг.), н.с. А.К.Танцевым (1978-1997 гг.), к.б.н. Н.П.Винарской (2005-2006 гг.), С.Б. Чачиной (2001-2005 гг.).

Для **статистической обработки** материалов использовались редактор таблиц Microsoft Excel for Windows и ППП STATISTICA 6.0 for Windows (StatSoft, USA). Оценка достоверности полученных результатов проводилась по критериям Стьюдента или Фишера, корреляция оценивалась по критерию Спирмена K_s . Для анализа данных использовались различные методы индексной оценки: индексы доминирования (Ид, %); обилия (Ио, экз./ос.); встречаемости (В, %); биотопической приуроченности (Ип), общности фауны Чекановского-Сьеренсена (Ics, %) и информационные индексы разнообразия и выравненности Симпсона и Шеннона (Песенко, 1982; Богданов, 1990; Литвинов, Швецов, 2001). Относительное обилие видов оценивалось по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А.Песенко (1982), согласно которой в сообществах выделялись виды доминанты, содоминанты (или многочисленны), обычные, малочисленные и редкие; доминанты и содоминанты отнесены нами к фоновым видам. При оценке сходства сообществ мелких млекопитающих или членистоногих использовался кластерный анализ на основе значений индекса Ics для количественных данных и евклидово расстояние (метод невзвешенного попарного среднего; Unweighted pair-group average, UPGMA).

Экологическая характеристика гамазовых клещей по характеру их питания и типам взаимоотношений с позвоночными хозяевами дана по объединенной классификации В.Н.Беклемишева (1970), Ю.С.Балашова (1982) и А.А.Тагильцева с соавторами (1990). Весь комплекс членистоногих, собранных со зверьков во время очесов, включая как собственно паразитические виды (паразитические гамазовые клещи, иксодовые клещи и блохи), так и свободноживущих гамазовых клещей, попадающих на зверьков при форезии или случайным образом, мы рассматриваем как эктопаразитоценоз (или эктопаразитофауну); членистоногие из гнезд зверьков рассматриваются нами в составе убежищного комплекса. При анализе данных по членистоногим, собранным при очесах зверьков, учитывались способы отлова животных. Для общей фаунистической характеристики использовались суммарные данные, для

сравнительной оценки структуры паразито-хозяйинных комплексов – данные по очесам зверьков, отловленных только в давилки. Данные по очесам зверьков, пойманных живоловками или капканами, анализировались отдельно, а сборы членистоногих со зверьков, отловленных в канавки, для изучения их эктопаразитофауны практически непригодны.

Глава 3. Структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в тундровой зоне Западной Сибири

3.1. Мелкие млекопитающие равнинной тундры: структура сообществ и особенности распределения фоновых видов. В результате комплексных эколого-фаунистических исследований на п-ове Ямал в южных и северных субарктических тундрах Обского и Байдарацкого бассейнов установлено обитание мелких млекопитающих 12 видов. **В северных субарктических тундрах Ямала** отмечено восемь видов (звездочкой помечены виды, обнаруженные только в погадках) - копытный и сибирский лемминги, большая узкочерепная, Миддендорфа, экономка* и красная полевки, тундряная и обыкновенная* бурозубки; **в южных тундрах** – 12 видов (лемминги копытный и сибирский, полевки большая узкочерепная, Миддендорфа, экономка, темная, водяная и красная, ондатра, бурозубки тундряная, средняя и обыкновенная*). Основу сообщества мелких млекопитающих составляет комплекс типичных тундровых видов, в который, наряду с сибирским и копытным леммингами и полевкой Миддендорфа, входит большая узкочерепная полевка. Биотопические предпочтения трех первых видов хорошо известны: лемминги в своем распространении связаны исключительно с тундровыми типами местообитаний, полевка Миддендорфа – в значительной степени приурочена к зональной тундре, но встречается и в поймах тундровых ручьев и речек, а по болотам проникает в приобскую лесотундру. Для большой узкочерепной полевки в условиях различных типов тундр Ямала получены новые данные, свидетельствующие о выработке разной экологической стратегии заселения территории – в южных субарктических тундрах Обского бассейна характер ее биотопического распределения соответствует описанному в литературе (Шварц, Большаков, 1979; Лобанова, Балахонов, 1981; Балахонов, 1981; Бородин, 1997) – здесь она строго стенотопна и придерживается исключительно пойменных местообитаний в долинах крупных рек; в тундрах Байдарацкого бассейна она, наряду с пойменными, активно заселяет зональные местообитания: в южных тундрах – берега тундровых озер и склоны озерных котловин с элементами луговой растительности, в северных - мохово-травяную и полигональную мохово-осоковую тундру, где вытесняет полевку Миддендорфа и меняет видовой стереотип конструкции выводковых гнезд, что для этого вида было отмечено нами впервые. Сочетание отловов зверьков с анализом состава погадок и данных по очесам позволило нам также уточнить северные границы современного распространения на Ямале обыкновенной бурозубки (ориентировочно – до $68^{\circ}38'$ - 70° с.ш.), полевки-экономки (до $68^{\circ}12'$ - $68^{\circ}38'$ с.ш.) и водяной полевки (до $68^{\circ}38'$ с.ш.).

Структура населения мелких млекопитающих и характер биотопического распределения зверьков в долинах рек Обского и Байдарацкого бассейнов существенно отличались. В Приобских южных субарктических тундрах фоновыми видами мелких млекопитающих в отловах были красная полевка (припойменные елово-лиственничные леса и редколесья), узкочерепная полевка (песчаные отмели, пойменные ивняки, берега озер) и полевка-экономка (старицы). Основу пищевого рациона хищных птиц составляли лемминги, которые в период наших исследований на Ямале в отловах отсутствовали (преимущественно копытный; $54,1 \pm 5,4\%$ в спектре питания). В тундрах Байдарацкого бассейна в отловах доминировали полевка Миддендорфа (мохово-ерниковая и мохово-осоковая тундра) и узкочерепная полевка (в южных тундрах - пойменные биотопы и берега тундровых озер; в северных – зональная тундра). Эти же виды, плюс копытный лемминг, составляли основу пищевого рациона хищных птиц - в южных тундрах в погядках численно преобладали полевка Миддендорфа ($32,1 \pm 1,6\%$) и копытный лемминг ($28,9 \pm 1,5\%$); в северных тундрах - узкочерепная полевка ($29,7 \pm 1,7\%$), полевка Миддендорфа ($26,7 \pm 1,6\%$) и копытный лемминг ($24,7 \pm 1,7\%$). Максимальное видовое разнообразие отмечено в сообществах мелких млекопитающих южных субарктических тундр.

3.2. Эколого-фаунистические комплексы членистоногих мелких млекопитающих и их гнезд в равнинной тундре. В тундрах Ямала на мелких млекопитающих и в их гнездах установлено обитание 70 видов гамазовых клещей (19 паразитических (п) и 51 свободноживущих (с); далее в тексте используется обозначение п/с) и 11 видов блох.

В **эктопаразитоценозе** отмечено 44 вида гамазовых клещей (18п/26с) и девять видов блох. В населении **гамазовых клещей** свободноживущие виды были единичны ($3,9 \pm 0,2\%$). Среди них численно преобладали характерные для северных широт облигатный хищник *Euryparasitus tori* и эврифаг *Zerconopsis muestairi*, а также широко распространенный в Западной Сибири хищник *Parasitus (E.) oudemansi*. В северных субарктических тундрах в населении гамазид доминировали клещи-эпизои *Laelaps lemmi* (специфический паразит сибирского лемминга) и *L. clethrionomydis* (в условиях тундры связан с узкочерепной полевкой), многочисленны – гнездово-норовые паразиты *Haemogamasus ambulans*, *Hg. nidi*, *Hg. nidiformes* и *Hirstionyssus isabellinus*. Суммарное обилие (Ио) гамазовых клещей на отдельных видах хозяев варьировало от 3,44 (узкочерепная полевка) до 35,5 экз./ос. (сибирский лемминг). В южных субарктических тундрах на зверьках доминировал *Hi. isabellinus*, многочисленны *L. clethrionomydis* и *Hyperlaelaps arvalis*; обычны типичные тундровые виды *Laelaps alaskensis*, *L. lemmi* и *L. semitectus*, что связано с присутствием в отловах их специфических хозяев - полевки Миддендорфа, сибирского и копытного леммингов. Из других узко специализированных видов на отдельных точках отмечены специфические паразиты водяной полевки *Laelaps muris* и *Hyperlaelaps amphibius*. Ио гамазовых клещей на отдельных видах хозяев варьировал от 0,33-2,54 (бурозубки) до 45,4 - 48,0 экз./ос. (сибирский лемминг и водяная полевка).

Из всего представленного набора видов гамазовых клещей во всех подзонах Ямальской тундры на зверьках встречались шесть видов: свободноживущий *Eur. tori* и паразитические *L. semitectus*, *L. lemmi*, *Hg. ambulans*, *Hg. nidiformes* и *Hi. isabellinus*. Уровень зараженности зверьков клещами этих видов был в целом невысоким, показатели обилия и встречаемости клещей на хозяевах по подзонам практически не менялись ($p > 0,05$). Максимальное сходство видового состава (Isc) гамазовых клещей выявлено у зверьков арктических и северных субарктических тундр (52-61%), а также северной и южной субарктических тундр (56-57%). В целом по территории наиболее постоянно и практически повсеместно на зверьках доминировал *Hi. isabellinus*; его содоминантами в сообществах гамазид были специфические для конкретного вида хозяина клещи-эпизои – *L. lemmi* на сибирском лемминге (преимущественно в северных тундрах), *L. semitectus* – на копытном лемминге (преимущественно – в южных тундрах), *L. alaskensis* и *Hyp. arvalis* – на полевке Миддендорфа, *L. clethrionomydis* - на узкочерепной полевке. Видовое разнообразие сообществ гамазовых клещей на зверьках было выше в южных субарктических тундрах. В общем населении блох доминировала характерная для узкочерепной полевки *Amphipsylla kuznetzovi*. В северных субарктических тундрах Ямала фоновыми были *Am. kuznetzovi* и широко распространенная в Западной Сибири *Amalareus penicilliger*, в южных - *Am. kuznetzovi*. Общие показатели зараженности зверьков блохами были низкими ($V/I_o = 22,5/0,54$).

Убежищные членистоногие. В гнездах зверьков в северных и южных субарктических тундрах Ямала отмечено 52 вида гамазовых клещей (12п/40с) и шесть видов блох. В населении **гамазовых клещей** в северных субарктических тундрах (34 вида) преобладали свободноживущие клещи (наиболее многочисленны *Halolaelaps sp.*, *Macrocheles decoloratus* и *Eur. tori*), в южных (39 видов) – доли свободноживущих и паразитических клещей были равны. Из паразитических видов в гнездах грызунов повсеместно доминировали *Hg. ambulans* и *Hg. nidiformes*, многочислен *Hi. isabellinus*. В населении **блох** в гнездах зверьков из северных субарктических тундр многочислен *Amalareus penicilliger*, в южных - *Megabothris rectangulatus* и *Amalareus penicilliger*.

При анализе всего массива данных по членистоногим, связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами в тундрах п-ова Ямал, было выявлено несколько видов гамазовых клещей, отмеченных на этой территории впервые: свободноживущие *Parasitus (Parasitus) netskyi* (гнезда копытного лемминга и узкочерепной полевки), *Arctoseius semiscissus* (гнезда узкочерепной полевки) и паразитический гнездово-норовый *Haemogamasus ivanovi* (на сибирском лемминге, в гнездах и на зверьках узкочерепной полевки и полевки Миддендорфа).

Глава 4. Структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в лесной зоне Западной Сибири

4.1. Мелкие млекопитающие лесной зоны: структура сообществ и особенности распределения фоновых видов. По данным отловов и (по

некоторым территориям) анализа содержимого погадок хищных птиц, в лесной зоне Западной Сибири отмечено 24 вида мелких млекопитающих (17 видов грызунов и 7 видов насекомоядных). В **северной тайге** фоновыми в населении мелких млекопитающих были красная полевка (зональные местообитания), и бурозубки - обыкновенная и тундрная (пойма нижней Оби); наибольшим видовым разнообразием отличались пойменные местообитания и внепойменные березняки. В **южной тайге** практически повсеместно доминировала красная полевка (кроме осоко-сфагновых болот и вырубок), ее основными содоминантами были красно-серая (кочкарниковые березняки и хвойные леса) или рыжая (осиново-березовые леса и пойменные биотопы) полевки. Максимальные показатели видового разнообразия отмечены на болотах и зарастающих вырубках. В **подтайге** фоновыми в населении мелких млекопитающих были лесные полевки (доминировала рыжая полевка), на юге подзоны - полевая мышь; наибольшим видовым разнообразием отличались сообщества болот, кочкарниковых березняков, пойменных местообитаний и разнотравно-высокотравных лугов. Видовое разнообразие мелких млекопитающих в лесной зоне увеличивается от северной тайги к подтайге; по мере продвижения к югу в сообщества *Micromammalia* включаются новые виды, вследствие чего изменяется состав фоновых видов и структура их доминирования. Максимальное сходство видового состава мелких млекопитающих отмечено в сообществах собственно таежных подзон - северной, средней и южной тайги (60-73%).

4.2. Эколого-фаунистические комплексы членистоногих мелких млекопитающих и их гнезд в лесной зоне. В различных подзонах лесной зоны на зверьках и в их гнездах нами обнаружены 110 видов гамазовых клещей (26п/84с), три вида иксодовых клещей и 29 видов блох. В общем **эктопаразитоценозе** гамазовые (89 видов), иксодовые клещи (3 вида) и блохи (29 видов) были представлены примерно равными долями (26,4-28,6%), но по подзонам их обилие отличалось: в северной и средней тайге основу населения членистоногих составляли гамазовые клещи (48,7-49,0%) и блохи (42,2-43,8%), в южной тайге - иксодовые клещи (45,4%), в подтайге - акариформные (преимущественно краснотелковые) клещи (*Acariformes: Trombiculidae*), а из паразитиформных клещей – иксодовые (24,5 %) и гамазовые (22,9 %) клещи.

Гамазовые клещи. Во всех подзонах лесной зоны встречались 15 видов: шесть видов свободноживущих (многочисленны *Parasitus (V.) remberti* и *P.(E.) oudemansi*) и девять видов паразитических, из которых фоновыми в очесах были широко распространенные *Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus ambulans*, *Laelaps clethrionomydis* (повсеместно), *L. hilaris* (преимущественно в подтайге), *Eulaelaps stabularis* (южная тайга и подтайга), а также узко специализированные виды, доля которых в очесах определяется наличием специфических хозяев – *Laelaps muris* (паразит водяной полевки) и *Hirstionyssus eusoricis* (паразит землероек). По видовому составу наиболее близки сообщества гамазид на зверьках из южной тайги и подтайги (65%); минимальное сходство отмечено для северной тайги и подтайги (37%). Количество видов как свободноживущих, так и паразитических клещей, а также значения информационных индексов

разнообразия фауны увеличивалось в направлении с севера на юг: максимальные показатели разнообразия сообществ гамазовых клещей отмечены в подтайге.

Иксодовые клещи встречались на зверьках, начиная с подзоны средней тайги, достигая максимального обилия в южной тайге. Население их в лесной зоне представлено тремя видами - таежным клещом *Ixodes persulcatus* (пастбищный тип паразитизма), *Ix. trianguliceps* (пастбищный с элементами убежищного) и *Ix. apronophorus* (преимущественно убежищный). В отличие от таежного клеща, у которого с мелкими млекопитающими связаны только личинки и нимфы, последние два вида на всех фазах своего развития паразитируют только на мелких грызунах и буроzubках и (или) в их гнездах. Самые северные находки *Ixodes persulcatus* отмечены в средней тайге (Кондинский и Нижневартовский районы ХМАО-Югра и Каргасокский район Томской области). В южной тайге он распространен повсеместно, но неравномерно – доминирует лишь в поймах рек и на зарастающих вырубках, многочислен в лесных биотопах. В подтайге его обилие и доля в населении иксодид на зверьках достоверно ниже ($p < 0,001$), здесь он обычен и придерживается преимущественно лесных биотопов и вырубок.

Самый влаголюбивый из иксодид *Ixodes apronophorus*, приуроченный в своем распространении к различным типам водно-болотных биотопов, был наиболее многочислен в южной тайге и подтайге, где абсолютно доминировал на зверьках в рьях и на болотах.

Ixodes trianguliceps в Западной Сибири находится вблизи северной границы своего ареала и известен только в южной тайге и подтайге (Малюшина, 1966). По нашим данным, в южной тайге он доминировал в населении иксодид коренных таежных биотопов, в северных районах подтайги - практически во всех типах местообитаний, кроме рьямов и вырубков; в южной части подзоны был многочислен на зверьках лишь в суходольных березово-осиновых лесах.

Население **блох** на зверьках в лесной зоне было наиболее разнообразно в средней тайге и подтайге. Суммарная зараженность зверьков блохами (В/Ию) было максимальным в северной (52,9/1,22) и южной тайге (42,4/1,45). Из 29 видов блох, отмеченных в лесной зоне, во всех подзонах встречались 11; из них фоновыми были типичные лесные виды *Peromyscopsylla silvatica* (повсеместно) и *Stenophthalmus uncinatus* (средняя тайга), а также широко распространенные *Megabothris rectangulatus* (повсеместно) и *Amalareus penicilliger* (повсеместно); из узко специализированных видов – блохи бурозубок (в средней тайге - *Doratopsylla birulai*, в подтайге – *Palaeopsylla sorecis*). Сходство населения блох из различных подзон лесной зоны было достаточно высоким (51-77%); максимальная общность видового состава отмечена для северной и южной тайги (77%).

Фауна **убежищных членистоногих** в гнездах мелких млекопитающих лесной зоны была представлена 70 видами гамазовых клещей (16п/54с), тремя видами иксодовых клещей и 17 видами блох. В общей структуре населения во всех подзонах абсолютно доминировали гамазовые клещи, составляя от 70,8 до 100% в сборах; иксодовые клещи были единичны (южная тайга и подтайга), доля блох в среднем не превышала 4%. В населении **гамазовых клещей**

преобладали свободноживущие виды (Ид/Ио=61,4/11,7). Фоновыми видами убежищного комплекса гамазовых клещей лесной зоны были свободноживущие *Parasitus (E.) oudemansi* (максимальное обилие в средней тайге), *P.(V.) remberti* (северная тайга), *Euryparasitus medius* (равномерно во всех подзонах), *Hypoaspis (G.) lubrica* (северная тайга), *Hy. (Pn.) marginepilosa* (южная и северная тайга) и паразитические *Eulaelaps stabularis* (везде многочислен) и *Haemogamasus ambulans* (максимальное обилие в подтайге). Наибольшим видовым разнообразием отличалось население клещей в гнездах мелких млекопитающих из северной и средней тайги. В населении блох фоновыми были *Stenophthalmus uncinatus* (преимущественно в гнездах лесных полевок) и *Amalareus penicilliger*, обычны – *Peromyscopsylla silvatica* (только в южной тайге в гнездах лесных полевок), *Megabothris rectangulatus* (южная тайга, подтайга) и *Palaeopsylla sorecis* (максимальное обилие в гнездах буроzubок в средней тайге). Максимальное видовое разнообразие блох в гнездах зверьков отмечено для южной тайги.

4.3. Пространственная структура популяций фоновых видов грызунов и иксодовых клещей в южной тайге Среднего Прииртышья. Изучалась пространственная структура популяций лесных полевок (красная и красно-серая) и иксодовых клещей (*Ixodes trianguliceps*) на двух площадках мечения (1989-1990 гг.) – в кочкарниковом березняке и пихтаче.

Популяции **красной и красно-серой полевок** в коренных лесах южной тайги представлены совокупностью относительно изолированных территориальных группировок, количество и пространственное расположение которых меняются по годам в зависимости от соотношения видов в биотопе и плотности их населения. Равное соотношение оседлых и мигрантов или некоторое преобладание оседлых, наряду с формированием внутривидовых группировок, свидетельствует об относительной устойчивости пространственной структуры их популяций. При этом качественный состав оседлого населения зверьков обоих видов в течение одного сезона периодически обновлялся за счет "оседания" на исследуемой территории части ранее помеченных особей (преимущественно красная полевка), или за счет расселяющихся зверьков (оба вида); при этом до 15-20% помеченных в конце лета зверьков оставались на площадках до лета следующего года.

Известно, что площадь участков обитания грызунов находится в тесной обратной зависимости от плотности их населения, а при совместном обитании красной и красно-серой полевок размер участков обитания последней в большей степени зависит от плотности населения красной полевки, чем от своего вида (Окулова и др., 1971; Кошкина, 1974; Окулова, 1986). Нами отрицательная связь величины участков обитания зверьков и плотности их населения выявлена только для красной полевки ($K_s = -0,44 \dots -0,49$; $p = 0,031 - 0,004$); у красно-серой площадь участков при разных уровнях плотности как своего вида, так и красной полевки, оставалась неизменной ($K_s = -0,15 \dots 0,24$; $p = 0,057 - 0,450$). Эта закономерность сохранялась в разных типах леса и независимо от места того или другого вида в общей структуре доминирования. Межвидовое перекрывание участков обитания было невелико и в среднем не превышало 20%

(от $12,0 \pm 0,8$ до $15,7 \pm 1,5\%$ в пихтаче и от $12,9 \pm 1,1$ до $18,7 \pm 1,2\%$ в березняке). В целом, полученные нами данные косвенно свидетельствуют об отсутствии выраженной межвидовой конкуренции между красной и красно-серой полевками: плотность населения и характер распределения по территории зверьков одного вида не влияют на эти же характеристики другого. Аналогичный характер межвидовых отношений ("делят территорию, но не конкурируют") был описан для красной и красно-серой полевок и в других частях их ареалов – европейской тайге, таежных лесах Западного Саяна и приенисейской тайге (Рыхликова, 1988; Башенина, Рыхликова, 2003), а также в горах Южного Урала (Жигальский, 2006).

Пространственное распределение клещей *Ixodes trianguliceps* в разных типах леса южной тайги мозаично и в этом отношении сходно с описанным ранее для этого вида в Удмуртии (Ковалевский и др., 1980), а также для *Ixodes persulcatus* в разных частях его ареала (Шилова и др., 1958; Коренберг и др., 1978; Коренберг, 1979; Окулова, 1986). Формирование мозаичной структуры популяции *Ix. trianguliceps* в условиях южной тайги Западной Сибири сопровождается образованием локальных участков повышенной концентрации личинок, нимф или имаго, приуроченных к территории, занятой внутривидовыми группировками зверьков.

Глава 5. Структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в лесостепной зоне Западной Сибири

5.1. Мелкие млекопитающие лесостепи: структура сообществ и особенности распределения фоновых видов. В лесостепной зоне нами зарегистрировано 32 вида мелких млекопитающих (24 вида грызунов и 8 – насекомоядных). Анализ многолетних данных по характеру их распределения показал наличие существенных различий в структуре сообществ не только между подзонами северной и южной лесостепи, но и в пределах подзон – между Ишимской и Барабинской провинциями.

В северной лесостепи в общей структуре населения мелких млекопитающих доминируют красная полевка (биотопы лесо-луго-полевого типа), полевка-экономка и обыкновенная бурозубка (водно-болотные биотопы); многочисленна полевая мышь (повсеместно, в агроценозах – доминант), обычна узкочерепная полевка (луго-полевые биотопы и экотоны). Интересен характер распространения в северной лесостепи Среднего Прииртышья рыжей полевки. Первые данные о появлении ее в лесостепных районах Омской области (Крутинский район, окр. с. Новокарасук; северная лесостепь) относятся к 60-м годам XX века (Мальков и др., 1971), с 1985 г. она стала регулярно, но единично отмечаться несколько южнее – в окр. оз. Тенис (Тюкалинский район). Начиная с 1992 г. доля рыжей полевки в населении мелких млекопитающих здесь начала постепенно увеличиваться, достигая в отдельные годы 30% (рис. 1). Вплоть до 1991 г. она встречалась преимущественно по сильно захламленным участкам осиново-березовых ленточных лесов с богатым лесным разнотравьем, а с 1992 г. отмечен рост ее доли в населении мелких млекопитающих других биотопов – разнотравных лугов и ивняковых зарослей по краям кочкарниковых болот, но

постоянную и сильную приуроченность она проявляет только к лесным биотопам ($I_{п}=+0,95...+0,99$), где многочисленна и по обилию занимает второе место по численности полевой мыши.

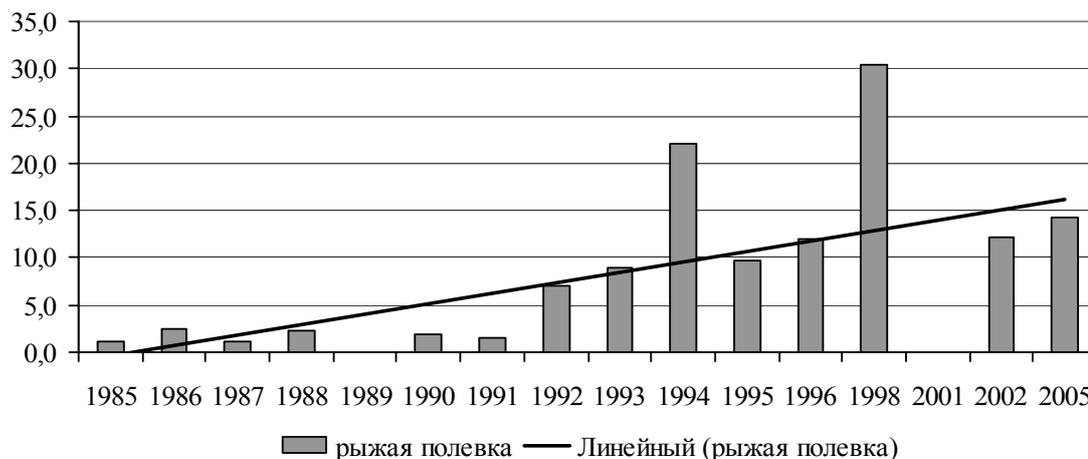


Рис.1. Динамика индексов доминирования (Ид,%) рыжей полевки в сообществах мелких млекопитающих северной лесостепи Среднего Прииртышья (1985-2006 гг.)

Эти данные, характеризующие неуклонный рост численности рыжей полевки и изменение ее статуса в сообществах мелких млекопитающих, свидетельствуют об активном расселении вида в Ишимской провинции северной лесостепи. Однако такая картина отмечена нами только для локальной территории в окрестностях крупной озерной системы Салтаим-Тенис. В других районах северной лесостепи Омской области рыжая полевка в отловах отсутствовала или была единична. В лесостепной зоне соседних Тюменской и Новосибирской областей она высокой численности не достигает.

В южной лесостепи доминирует красная полевка (березовые колки, лесополосы, искусственные хвойные посадки), многочисленны узкочерепная полевка, домовая мышь (в луго-полевых биотопах), полевая мышь (в луго-полевых биотопах и агроценозах), малая лесная мышь (в лесных колках) и полевка-экономка (на болотах и тростниковых займищах).

В целом, как по количеству видов, так и по суммарным показателям видового разнообразия в северной лесостепи видовой состав мелких млекопитающих богаче, чем в южной. В северной лесостепи наиболее высокие значения индексов разнообразия отмечены в экотонных сообществах Ишимской провинции, в южной лесостепи – в луго-полевых биотопах Ишимской и пойменных - Барабинской провинций. Данные по видовому составу мелких млекопитающих лесостепной зоны Западной Сибири вполне согласуются с литературными по Барабинской лесостепи и Северной Кулунде (Глотов, 1955; 1969; Юдин, 1955; 1969; 1971; Юрлов и др., 1965; Сообщества..., 1978; Леонов, 1971; Ермаков и др., 1980; Литвинов, 1996; Литвинов, 2001, 2004). Но по структуре доминирования и характеру распределения фоновых видов в сообществах мышевидных грызунов наши данные несколько отличаются от ранее публиковавшихся, что связано, на наш взгляд, с различными методическими подходами к оценке обилия видов, а также с используемыми

методами отлова животных (наши материалы, как указывалось выше, базируются на различных методах отлова и учета численности мелких млекопитающих, литературные – только на отловах зверьков канавками).

5.2. Эколого-фаунистические комплексы членистоногих мелких млекопитающих и их гнезд в лесостепи. На грызунах и насекомоядных и в их гнездах в лесостепи Западной Сибири обнаружены 140 видов гамазовых (33п/107с), пять видов иксодовых клещей и 34 вида блох, в т.ч. в северной лесостепи - 131 вид гамазовых, 5 видов иксодовых и 21 вид блох; в южной лесостепи, соответственно, 70, 3 и 29. В сообществах гамазовых клещей повсеместно доминировали паразитические виды.

Эктопаразитофауна зверьков в **северной лесостепи** была достаточно разнообразна, основу ее (53,0±0,2%) составляли гамазовые клещи, на долю блох и иксодовых клещей приходилось по 14,4-15,5%. В целом, для населения **гамазовых клещей** мелких млекопитающих северной лесостепи характерно обилие узко специализированных видов - *Laelaps muris* (паразит водяной полевки), *L. multispinosus* (ондатры), *L. micromydis* (мыши-малютки); из широко распространенных видов многочисленны олигогостальные *L. clethrionomydis* (приурочен к красной, рыжей и узкочерепной полевкам), *L. hilaris* (полевка-экономка) и гнездово-норовые эвригостальные *Haemogamasus ambulans*, *Hirstionyssus isabellinus* и *Androlaelaps glasgowi*. В населении **иксодовых клещей** фоновыми были характерный для лесостепи луговой клещ *Dermacentor reticulatus* (доминировал в луго-полевых биотопах), таежный клещ (лесные биотопы) и *Ixodes apronophorus* (биотопы водно-болотного типа); последний в своем распространении наиболее тесно связан с водяной полевкой. Единично (по 1 экз.) были отмечены степной клещ *Dermacentor marginatus* и исключительно норовый паразит *Ixodes crenulatus*; находка последнего расценивается нами как случайная – этот вид характерен для Сибири, но его основными хозяевами являются сурки и хищные (Филиппова, 1977; Балашов, 1997). В населении **блох** на грызунах доминировали *Stenophthalmus assimilis* и *Amalareus penicilliger*, на буроzubках - специфические для них *Doratopsylla birulai* и *Palaeopsylla sorecis*; очень характерны водно-болотный вид *Megabothris walkeri*, европейский паразит лесных грызунов *Meg. turbidus* и гнездово-норовый *Neopsylla pleskei*.

Основу эктопаразитоценоза зверьков **южной лесостепи** также составляли гамазовые клещи (78,7±0,4%), на долю блох приходилось 12,5±0,3%, иксодовые клещи были единичны (1,4±0,1%). Фоновыми в населении **гамазовых клещей** были *Laelaps clethrionomydis* (приурочен к узкочерепной полевке) *L. hilaris* (экономка и обыкновенная полевки), узко специализированные *L. pavlovskyi* (полевая мышь), *L. multispinosus* (ондатра), *L. muris* (водяная полевка), *Hi. eusoricis* (буроzubки), а также широко распространенные эвригостальные *Androlaelaps glasgowi*, *Hirstionyssus isabellinus* и свободноживущий *Proctolaelaps pygmaeus*. Характерно наличие некоторых "степных" видов гамазовых клещей, связанных со зверьками луго-полевых биотопов или их гнездами (*Hirstionyssus criceti*, *Hi. apodemi*, *Hi. transiliensis*, *Hi. gudauricus*, *Haemogamasus citelli*). В населении **иксодовых клещей** фоновыми были *Dermacentor reticulatus* (доминировал) и *D. marginatus* (многочислен); единично

отмечен *Ixodes apronophorus*. В населении **блох** доминировали *Amalareus penicilliger* (преимущественно на красной полевке) и *Ctenophthalmus assimilis* (на узкочерепной и обыкновенной полевках), а также *Doratopsylla birulai* (на бурозубках); многочисленна характерная для лесостепи *Frontopsylla elata*. В незначительных количествах отмечены типичные "степные" виды - характерные для степных грызунов и их гнезд *Ctenophthalmus arvalis*, *Ct. breviatus*, *Rhadinopsylla dahurica* и узко специализированные *Amphipsylla vinogradowi* (специализированный паразит хомячков р. *Cricetulus*), *Am. prima* (паразит степной пеструшки) и *Pectinoctenus pavlovskii* (паразит джунгарского хомячка). Выявлены провинциальные отличия качественного состава и структуры сообществ эктопаразитов – в Ишимской провинции южной лесостепи было более разнообразно население гамазовых клещей, в Барабинской – иксодовых клещей и блох.

Общность населения эктопаразитов в северной и южной лесостепи была достаточно высокой и составила 43,1% (блохи) – 57,8% (гамазовые клещи). Общее видовое разнообразие сообществ гамазовых клещей было существенно выше в подзоне южной лесостепи; иксодовых клещей и блох - в северной лесостепи.

Основу **убежищного комплекса членистоногих** в гнездах мелких млекопитающих в северной (78,7±0,2%) и южной лесостепи (71,1±1,0%) также составляли гамазовые клещи. Для сообществ убежищных **гамазовых клещей** в обеих подзонах характерны: высокие показатели зараженности (В/Ио до 100,0/58,1), доминирование паразитических клещей при относительно низком их видовом разнообразии и очень низкие показатели индексов выравненности Симпсона, что свидетельствует о формировании преимущественно монодоминантной структуры сообщества убежищных гамазид. В гнездах разных видов хозяев доминировали паразитические *Androlaelaps glasgowi*, *Haemogamasus ambulans* или *Eulaelaps stabularis*; многочисленны - свободноживущие *Parasitus (C.) fimetorum*, *P.(P.) numismaticus* и *Macrocheles matrius*, из паразитических – *Haemogamasus nidiformes*, *Hirstionyssus isabellinus* и *Hi. eusoricis*. Структура убежищных комплексов гамазовых клещей в гнездах отдельных видов хозяев отличалась как по набору фоновых и обычных видов, так и по уровню разнообразия; самое низкое разнообразие населения гамазид отмечено в гнездах насекомоядных (бурозубок и куторы). **Иксодовые клещи** были единичны (только *Ixodes apronophorus* в гнездах водяной полевки). В населении **блох** фоновыми были *Ctenophthalmus assimilis* (практически во всех исследованных гнездовых комплексах), *Neopsylla pleskei* (преимущественно в северной лесостепи) и *Frontopsylla elata* (южная лесостепь).

5.3. Пространственная структура популяций фоновых видов грызунов и иксодовых клещей в северной лесостепи Среднего Прииртышья. Проанализирована пространственная структура популяций грызунов (красной и рыжей полевок) и иксодовых клещей (*Ixodes persulcatus* и *Dermacentor reticulatus*) в северной лесостепи Западной Сибири (2003-2006 гг.).

Популяции **красной и рыжей полевок** представлены совокупностью изолированных территориальных группировок, количество и расположение

которых меняется по сезонам; основу группировок составляют оседлые особи, имеющие хорошо выраженные участки обитания. При этом общий характер территориального распределения красной полевки определяется, прежде всего, уровнем плотности ее населения ($K_s = -0,24 \dots -0,30$; $p = 0,019-0,004$), у рыжей полевки – плотностью населения как своего вида ($K_s = -0,30$; $p = 0,028$), так и красной полевки ($K_s = -0,47$; $p = 0,0003$). Несмотря на высокий уровень суммарной заселенности площадки мечения (в отдельные годы – до 80%), территориальные группировки красной и рыжей полевок в разные периоды наблюдений были большей частью пространственно разобщены, лишь в отдельные сезоны отмечалось их незначительное перекрывание (от 6,1 до 21,4%). Межвидовое перекрывание участков обитания варьировало от 10,5 до 23% (составив в среднем $19,0 \pm 2,4\%$) и было прямо пропорционально суммарной плотности населения грызунов на площадке и общей заселенности территории ($K_s = +0,55 \dots +0,80$; $p < 0,001$). Отмечено, что в течение всего периода жизни на площадке зверьки обоих видов используют территорию своих участков обитания последовательно, периодически меняя наиболее активные посещаемые точки. В большинстве своем они оставались в непосредственной близости от той территории, которую населяли в предыдущий сезон. На протяжении длительного времени население полевок на площадке мечения оставалось достаточно постоянным, особенно в период с осени до весны - весной от 30,8 до 80,0% популяции красной полевки (в среднем $47,8 \pm 7,4\%$) и от 66,7 до 100% популяции рыжей полевки ($83,3 \pm 8,8\%$) составляли зверьки, помеченные предшествующей осенью. Зверьки, помеченные весной, единично отмечались летом того же года, но до осени они на площадке, как правило, не оставались; часть зверьков, помеченных летом, оставалась на территории до осени, но весной следующего года не регистрировались.

Распределение **иксодовых клещей** было мозаично; участки концентрации преимагинальных фаз развития *Ix. persulcatus* и *D. reticulatus* территориально были связаны либо с внутривидовыми группировками зверьков, либо с участками обитания отдельных оседлых особей хозяев, не объединенных в группировки. При этом места концентрации личинок и нимф у каждого вида были пространственно разобщены.

Глава 6. Структура сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними членистоногих в степной зоне Западной Сибири

6.1. Мелкие млекопитающие степной зоны: структура сообществ и особенности распределения фоновых видов. По результатам наших исследований, население мелких млекопитающих в степной зоне Омского Прииртышья представлено 22 видами (16 видов грызунов и 6 видов насекомоядных). В различных провинциях степной зоны качественный состав и структура доминирования в сообществах мелких млекопитающих существенно отличались. В **Прииртышской степи** фоновыми видами были красная полевка, малая лесная мышь и обыкновенная полевка; первые два составляли основу населения мелких млекопитающих экстразональных местообитаний (березовые колки и лесополосы), последняя доминировала в зональных местообитаниях

(лугостепи). В **Кулундинской степи** фоновыми были типичные представители степного фаунистического комплекса - узкочерепная полевка (доминировала во всех зональных местообитаниях, предпочитая приозерные лугостепные котловины горько-соленых озер) и степная пеструшка (многочисленна в приозерных котловинах, обычна в лугостепях). В **степном участке поймы р. Иртыш** сообщества мелких млекопитающих наиболее разнообразны и включают представителей различных зональных комплексов – лесного (красная полевка и обыкновенная бурозубка), лесостепного (малая лесная и полевая мыши, мышь-малютка), степного (узкочерепная полевка) и интразональных местообитаний (полевка-экономка); в общих отловах указанные виды были многочисленны или обычны, но в типичных для них станциях они численно преобладали в населении мелких млекопитающих. Максимальное сходство видового состава зверьков было отмечено в сообществах мелких млекопитающих Прииртышской степи и поймы Иртыша (67%), минимальное – между Прииртышской и Кулундинской степью, а также Кулундинской степью и поймой (8-11%). Слабое сходство видового состава населения мелких млекопитающих отмечено для Кулундинской степи и обеих подзон лесостепи (23-27%); Прииртышская степь по структуре и качественному составу населения наиболее близка к южной лесостепи (61%), а сообщества мелких млекопитающих южной поймы Иртыша имеют высокое сходство видового состава как с южной (76%), так и с северной лесостепью (53%), что обусловлено интразональным характером поймы. Полученные результаты позволяют говорить о большей, по сравнению с другими территориями степной зоны, самобытности сообществ мелких млекопитающих Кулундинской степи, где на ограниченной территории сохранился более или менее полный набор видов специфического степного териокомплекса.

6.2. Пространственная структура популяций фоновых видов грызунов в степной зоне Среднего Прииртышья. Проанализирована пространственная структура популяций узкочерепной полевки и степной пеструшки в Кулундинской степи на участке приозерной котловины горько-соленого озера (Степной комплексный заказник; 1999-2002 гг.).

Для **узкочерепной полевки и степной пеструшки** характерно образование территориальных группировок, объединяющих зверьков одного вида из одного или нескольких соседних колониальных поселений. В популяции **узкочерепной полевки** эти группировки являются, очевидно, семейными, о чем косвенно свидетельствует их половозрастной состав в разные сезоны года: весной и ранним летом в каждой группе есть одна – две оседлые взрослые самки, ловившиеся только здесь, взрослые, размножающиеся самцы и расселяющийся молодняк (вероятно – их потомство); осенью в состав группировок входят сеголетки одной возрастной группы (последняя летняя генерация), среди которых преобладают оседлые неполовозрелые особи, которые останутся здесь, по-видимому, на зимовку. Известно, что для многих видов полевок рода *Microtus* характерно наличие в летних популяциях смешанных внутри- и межсемейных группировок зверьков (социальных групп), обеспечивающих своеобразную взаимопомощь в период размножения и

выращивания молодняка. Структурной территориальной единицей популяции при этом служит участок, занимаемый одной семьей или смешанной группой, состоящей из зверьков разного пола и возраста (Lambin, 1994; Mc. Guire, Getz, 1995). Аналогичный тип пространственного распределения особей отмечен нами и у **степной пеструшки**. В местах совместного обитания этих видов характер использования зверьками территории менялся в зависимости от уровня суммарной плотности.

В условиях невысокой общей плотности населения (до 20 экз./га) достаточный уровень пространственной разобщенности популяционных группировок особей разных видов обеспечивался возможностями территории – колониальные поселения и формируемые зверьками группировки были большей частью моновидовыми, а случаи отлова в них особей другого вида единичны и, как правило, разделены во времени. При повышении суммарной плотности населения грызунов до 72,0-108,0 экз./га, на территории площадки сформировалось три зоны обитания зверьков: зона обитания узкочерепной полевки ($39,4 \pm 3,5\%$ всей территории); зона обитания степной пеструшки ($16,7 \pm 2,7\%$ территории) и зона перекрывания, совместно используемая обоими видами ($32,8 \pm 3,3\%$ территории площадки). Недостаток пространственного разобщения особей этих экологически близких видов в условиях высокой скученности зверьков на ограниченной территории компенсировался перераспределением их по времени активности в разное время суток: территория "зоны перекрывания" использовалась узкочерепной полевкой преимущественно ночью и утром, степной пеструшкой – днем. О преобладании у степной пеструшки дневной активности косвенно свидетельствует также анализ содержимого погадок полевого и степного луней, которые, как известно, являются сугубо дневными хищниками. Как было показано нами ранее (Малькова, Якименко, 2003), независимо от уровня численности степной пеструшки, более 60% погадок степного и полевого луней содержали ее костные остатки ($61,9 \pm 10,6\%$), а на долю этого вида в общем спектре питания приходилось до $65,3 \pm 6,8\%$. В целом, характер использования территории грызунами разных видов и расположение их территориально-семейных группировок в пространстве свидетельствуют об ограничении вероятности прямых межвидовых контактов.

6.3. Эколого-фаунистические комплексы членистоногих мелких млекопитающих и их гнезд в степной зоне. Население членистоногих мелких млекопитающих и их гнезд в степной зоне Западной Сибири представлено 63 видами гамазовых клещей, четырьмя видами иксодовых клещей и 16 видами блох.

В составе **эктопаразитофауны** зарегистрированы 51 вид гамазовых клещей (20п/31с), четыре вида иксодовых клещей и 15 видов блох; основу эктопаразитоценоза повсеместно составляли гамазовые клещи (72,0-96,5%), преимущественно - паразитические виды. В **Прииртышской степи** многочисленны специфические паразиты водяной полевки (*Laelaps muris* и *Hyperlaelaps amphibius*); обычны - широко распространенные гнездово-норовые *Androlaelaps glasgowi*, *Haemogamasus ambulans*, *Hirstionyssus isabellinus* и

клещи-эпизои *Laelaps hilaris*, *Hyperlaelaps arvalis* (приурочены к обыкновенной полевке) и *L. clethrionomydis* (узкочерепная полевка). **Блохи** отмечались в очесах преимущественно осенью и прежде всего – на красной полевке. Доминировала *Amalareus penicilliger*, многочисленна *Stenophthalmus assimilis*, обычны *Frontopsylla elata*, *Amphipsylla sibirica*, *Peromyscopsylla bidentata* и *Neopsylla pleskei*. Единично в очесах зарегистрированы *Pectinoctenus pavlovskii* (специфический паразит джунгарского хомячка, который в отловах на этой территории отсутствовал) и *Stenophthalmus breviatus* (паразит степных грызунов; на степной пеструшке и обыкновенной полевке). Из **иксодовых клещей** отмечен только *Ixodes apronophorus* (единично на водяной полевке).

В **Кулундинской степи** суммарная пораженность зверьков гамазидами (В/Ио=61,6/5,24) была достоверно выше, чем в Прииртышской степи (28,8/4,50). На грызунах доминировал широко распространенный *Hirstionyssus isabellinus*, многочисленны *Laelaps clethrionomydis*, *L. hilaris* и *Androlaelaps glasgowi*. Единично отмечены узко специализированные виды, обнаруженные только на своих специфических хозяевах (*Laelaps micromydis* – мышь-малютка, *L. pavlovskii* – малая лесная мышь, *Hirstionyssus gudauricus* – узкочерепная полевка). На бурозубках, как обычно, доминировал *Hirstionyssus eusoricis*. В населении **иксодовых клещей** были представлены три вида; абсолютно доминировал *Dermacentor reticulatus*, единично отмечены *D. marginatus* и *Ixodes apronophorus*. Суммарная пораженность зверьков **блохами** была низкая (34,6/0,89), максимального обилия они достигали на узкочерепной и красной полевках и степной пеструшке. Многочисленны в сборах типичные представители степной фауны – *Citellophilus tesquorum* (приурочен к узкочерепной полевке) и *Stenophthalmus breviatus* (к узкочерепной полевке и степной пеструшке), из широко распространенных видов – *Amalareus penicilliger* (красная полевка), *Megabothris walkeri* (полевка-экономка), *Stenophthalmus assimilis* (малая лесная мышь), в осенний период – *Peromyscopsylla bidentata* (красная полевка). Обычны *Frontopsylla elata* (на красной полевке и малой лесной мыши) и *Neopsylla pleskei* (узкочерепная полевка). Из редких видов отмечены типичная для степной зоны *Stenophthalmus arvalis* (приурочена к узкочерепной полевке и степной пеструшке), *Amphipsylla prima* и *Am. kuznetzovi* (единично на узкочерепной полевке) и *Doratopsylla birulai* (на бурозубках).

В составе эктопаразитоценоза мелких млекопитающих **левобережной поймы Иртыша** абсолютно доминировал специфический паразит землероек *Hirstionyssus eusoricis* (более 40% очесанных зверьков составляли бурозубки); суммарная пораженность зверьков гамазидами была очень высокой (81,7/23,73). На грызунах наиболее многочисленными были широко распространенные *Hirstionyssus isabellinus* и *Androlaelaps glasgowi*, обычен *Hirstionyssus transiliensis*, приуроченный исключительно к узкочерепной полевке. **Блохи** единичны (15,0/0,38), преимущественно на грызунах: *Amalareus penicilliger* (красная полевка), *Stenophthalmus assimilis* и *St. breviatus* (узкочерепная полевка).

В целом по степной зоне максимальное видовое разнообразие и выравненность сообществ гамазовых клещей и блох отмечено на зверьках в

Кулундинской степи. Сходство фаунистического состава гамазовых клещей на зверьках в Прииртышской и Кулундинской степи, а также в Кулундинской степи и пойме Иртыша слабое (18,3-24,7%), в Прииртышской степи и пойме отсутствует (5,4-6,7%). Общность населения блох во всех сравниваемых парах, напротив, достаточно высокая: Прииртышская - Кулундинская степь: 44,3-53,6%; Кулундинская степь – пойма: 42,6-44,8%; Прииртышская степь – пойма: 35,7-62,3%. Это связано, очевидно, с преобладанием в населении блох типичных "степных" видов, тяготеющих в своем распространении к ландшафту, а не к виду хозяина (*Stenophthalmus breviatus*, *St. assimilis* и *Citellophilus tesquorum*).

В убежищном комплексе гнезд грызунов в целом по степной зоне зарегистрировано 36 видов гамазовых клещей и 11 видов блох. Суммарная пораженность гнезд гамазовыми клещами была очень высокой (В=97,3-100%; Ио=82,3-121,9 экз./гн.). В Прииртышской степи основное количество членистоногих зарегистрировано в гнездах узкочерепной полевки: из гамазовых клещей доминировал паразитический *Haemogamasus ambulans*, многочисленны свободноживущие *Macrocheles matrius* и *Parasitus (E.) oudemansi*; блохи представлены в равном количестве двумя видами – *Citellophilus tesquorum* и *Stenophthalmus breviatus*. В Кулундинской степи в общем гнездовом комплексе гамазовых клещей доминировал *Parasitus (V.) remberti* (в гнездах узкочерепной полевки), многочисленны свободноживущие *M. matrius* (узкочерепная полевка), *Hypoaspis heselhausi* (степная пеструшка) и *Hy. (G.) lubrica* (присутствовал во всех гнездах), а также широко распространенные гнездово-норовые паразиты *Androlaelaps glasgowi*, *Eulaelaps stabularis* (в гнездах узкочерепной полевки) и *Haemogamasus ambulans* (доминировал в гнездах степной пеструшки; многочислен в гнездах узкочерепной полевки). Обычны свободноживущий хищник *Euryparasitus emarginatus* и паразитические *Haemogamasus nidi*, *Hg. nidiformes*, *Hirstionyssus transiliensis* и *Hi. gudauricus* (последние два отмечены только в гнездах узкочерепной полевки). В населении блох в гнездах узкочерепной полевки и степной пеструшки абсолютно преобладал *Stenophthalmus breviatus*; многочислен *Citellophilus tesquorum*, обычны *Stenophthalmus assimilis* (только в гнездах узкочерепной полевки), *St. arvalis* (преимущественно в гнездах степной пеструшки) и *Neopsylla pleskei*. В гнездах полевки-экономки преобладала влаголюбивая *Megabothris walkeri*. В целом, для гнезд грызунов из разных провинций степной зоны отмечено очень слабое сходство населения гамазид (13-18%) и, напротив, очень высокое сходство блох (59-62%). Как было показано выше, аналогичные результаты мы получили при сравнении эктопаразитофауны зверьков из Прииртышской и Кулундинской степи.

Особый интерес представляет характер распространения в степной зоне двух близких видов блох – *Stenophthalmus breviatus* и *St. arvalis*. По литературе известно, что ареалы этих видов приурочены преимущественно к южной лесостепи и степи: *St. breviatus* в Прииртышье обнаружен к западу от Иртыша, *St. arvalis* – от правобережья Иртыша на восток (Новосибирская область, Алтайский край, Предбайкалье), в Казахстане – правобережные районы Павлодарской области и Восточный Казахстан; на юге Западной Сибири и в северо-восточной части Казахстана река Иртыш является границей

распространения "западного" *Ct. breviatus* и "восточного" *Ct. arvalis* (Иофф и др., 1954; 1965). Полученные нами данные позволили уточнить границы современного распространения этих видов на юге Западной Сибири и некоторые особенности их экологии:

1) *Ct. breviatus* был отмечен нами как в Прииртышской степи на левобережье Иртыша (в очесах единичен, обилен в гнездах узкочерепной полевки), так и в Кулундинской степи на правобережье Иртыша (и в очесах, и в гнездах зверьков был в числе фоновых видов, проявляя выраженную приуроченность к узкочерепной полевке и степной пеструшке). В Кулундинской степи находки *Ct. breviatus* отмечены нами в 1997-2002 гг. на территории Степного заказника (окр. оз. Атаичье). Кроме того, в 2005-2007 гг. *Ct. breviatus* был зарегистрирован на зверьках на территории Павлодарской области Республики Казахстан: в Баянаульской и Прииртышской сухостепях левобережья Иртыша, и единично - в южной лесостепи правобережья Иртыша.

2) *Ct. arvalis* в Прииртышской степи отсутствовал, единично отмечался на зверьках в правобережной пойме Иртыша, в зональном ландшафте Кулундинской степи в общем населении блох был малочислен. Здесь он встречался на степной пеструшке, единично - на красной и узкочерепной полевках, в незначительном количестве отмечен в гнездах узкочерепной полевки и степной пеструшки. Единичные находки *Ct. arvalis* известны также на красной полевке из степного Алтая (Бурлинский район Алтайского края).

В целом, из всего набора хозяев, на которых (или в гнездах которых) отмечались *Ct. breviatus* и *Ct. arvalis*, однозначную приуроченность они проявляют лишь к степной пеструшке и узкочерепной полевке ($I_p = +0,52 \dots +0,72$), в меньшей степени - к их гнездам ($I_p = +0,35 \dots +0,52$), а наиболее оптимальные условия обитания оба вида находят в Кулундинской степи на правобережье Иртыша.

Глава 7. Зональные типы паразито-хозяинных комплексов мелких млекопитающих и членистоногих и их роль в природных очагах инфекций в равнинной части Западной Сибири

7.1. Ландшафтные особенности распространения мелких млекопитающих и паразитических членистоногих Западно-Сибирской равнины. На основании собственных, архивных и литературных данных по видовому составу и особенностям зонального распределения мелких млекопитающих был проведен сравнительный анализ структуры их сообществ в условиях различных ландшафтных зон Западной Сибири.

В **тундровой зоне** в целом установлено обитание 14-15 видов мелких млекопитающих; из них типичными субарктическими видами, связанными в своем распространении только (или преимущественно) с тундрой, являются копытный и сибирский лемминги (только тундра, вплоть до самых северных оконечностей суши), полевка Миддендорфа (наиболее многочисленна в южных кустарниковых тундрах, по болотам проникает в приобскую лесотундру), и большая узкочерепная полевка (равнинные и предгорные тундры Ямала и Полярного Урала, местами - лесотундра). Последние два вида в годы депрессии

численности леммингов являлись фоновыми в тундровых сообществах грызунов.

В различных подзонах **лесной зоны** отмечено обитание от 20 (северная тайга) до 30 (южная тайга) видов мелких млекопитающих; в наших отловах зарегистрированы 24 вида. Население их имеет смешанный фаунистический состав, объединяя представителей евразийского таежного (красная и красно-серая полевки, лесная мышовка, равнозубая бурозубка, обыкновенная белка и азиатский бурундук) и европейского лесного (рыжая и темная полевки) фаунистических комплексов. Из них только в лесной зоне обитает равнозубая бурозубка, преимущественно в лесной - белка, бурундук (по ленточным борам и искусственным хвойным посадкам эти виды проникают в лесостепь) и красно-серая полевка (фоновый вид лесных биотопов южной тайги и некоторых районов подтайги, в отдельные годы возможно проникновение ее в северную лесостепь). Структура сообществ мелких млекопитающих лесной зоны имеет четко выраженные подзональные отличия. Практически повсеместно доминировала красная полевка; в северной тайге фоновыми, кроме нее, были обыкновенная и тундряная бурозубки (пойменные местообитания), в южной тайге - красно-серая (кочкарниковые березняки и хвойные леса), местами рыжая (осиново-березовые леса и пойменные биотопы) полевки; в подтайге - рыжая (липняки), местами – красно-серая полевки (липняки и хвойные леса), а на юге подзоны - полевая мышь (луго-полевые биотопы).

В **лесостепной зоне** Западной Сибири известно обитание 32 видов мелких млекопитающих. Характерная для лесостепных биоценозов высокая мозаичность различных ландшафтных компонентов, обусловленная наличием большого количества интразональных и экстразональных местообитаний, способствует формированию смешанных сообществ, в которых представлены виды нескольких фаунистических комплексов: евразийского таежного (красная полевка, лесная мышовка, средняя и обыкновенная бурозубки), европейского лесного (рыжая и темная полевки, малая лесная мышь), степного (узкочерепная и обыкновенная полевки, полевая мышь, джунгарский хомячок, обыкновенный хомяк, краснощекий суслик), а также виды, имеющие интразональное распространение (полевка-экономка, водяная полевка, кутора, ондатра). Структура сообществ мелких млекопитающих северной и южной лесостепи отличается набором и соотношением фоновых видов: в северной лесостепи преобладают лесные элементы териофауны, в южной – степные; интразональные в равной мере представлены в обеих подзонах. Практически повсеместно доминирует красная полевка; в северной лесостепи фоновыми, наравне с ней, были полевка-экономка, обыкновенная бурозубка и полевая мышь; в южной лесостепи - узкочерепная полевка, домовая, полевая и малая лесная мыши и полевка-экономка.

Специфический набор видов мелких млекопитающих характерен для остепненных ландшафтов юга Западно-Сибирской равнины – южной лесостепи и степи. К ним приурочено распространение степной пеструшки (многочисленна в степи, в южной лесостепи редка), степной мышовки (южная лесостепь и степь, везде малочисленна), малой лесной мыши (вся лесостепь и степь, многочисленна в южной лесостепи), барабинского (южная лесостепь,

возможно – степь, редок,) джунгарского (южная лесостепь и степь; малочислен) и серого хомячков (обе подзоны лесостепи, очень редок), хомячка Эверсмана (только в степи, очень редок). Население мелких млекопитающих **степной зоны** представлено в целом 29 видами. Качественный состав и структура доминирования отличаются в различных провинциях: в Прииртышской степи основу населения составляли широко распространенные виды экстразональных мест обитания (красная полевка и малая лесная мышь), в Кулундинской – зональных (типичные представители степного фаунистического комплекса – узкочерепная полевка и степная пеструшка); в пойме Иртыша в пределах степной зоны – смешанный тип населения с максимальным уровнем видовой разнообразия и выравненности. Выраженной зональной самобытностью и специфичностью отличаются сообщества мелких млекопитающих Кулундинской степи.

В целом, по обобщенным данным, на территории Западно-Сибирской равнины в современный период установлено обитание 49 видов мелких млекопитающих (34 вида грызунов и 15 видов насекомоядных). Наиболее полная сводка видов с анализом особенностей их ландшафтного распределения приведена в работе Ю.С. Равкина с соавторами (1996), в которой для Западно-Сибирской равнины указываются 43 вида мелких млекопитающих, в т.ч. 13 видов насекомоядных и 30 видов мышевидных грызунов. Нами на основании анализа многолетних данных комплексных зоолого-паразитологических исследований, включающих отловы зверьков давилками, живоловками, канавками и капканами, анализ состава погадок хищных птиц и визуальные наблюдения, установлено обитание на территории Западной Сибири 40 видов мелких млекопитающих - грызунов 30 видов и насекомоядных 10 видов; в т. ч. - не указанные в списке Ю.С. Равкина ежи (белогрудый и ушастый), краснощекий суслик, ондатра, бурундук и обыкновенная белка. При этом, в силу ряда причин методического и географического характера, в наших материалах нет данных о упоминаемых в литературе кротах (обыкновенном и алтайском), бурой бурозубке, малой и сибирской белозубкам, алтайской мышовке, обыкновенном емуранчике, восточно-азиатской лесной мыши и лесном лемминге.

Из зарегистрированных нами 40 видов, во всех ландшафтных зонах встречаются шесть (не считая синантропных домовую мышь и серую крысу, имеющих практически всесветное распространение) – тундряная, средняя и обыкновенная бурозубки, полевка-экономка, красная и водяная полевки. Тундряная бурозубка наиболее многочисленна в тундрах Ямала ($9,8 \pm 0,9\%$ в отловах) и в северной тайге ($7,5 \pm 0,7\%$), средняя – в южной тайге ($3,9 \pm 0,4\%$), обыкновенная – в подтайге ($11,0 \pm 0,7\%$) и северной лесостепи ($16,4 \pm 0,3\%$); красная полевка – в северной ($76,9 \pm 1,2\%$) и средней тайге ($79,3 \pm 1,3\%$); полевка-экономка – в южных кустарничковых тундрах Ямала ($20,6 \pm 1,8\%$) и в северной лесостепи ($17,3 \pm 0,4\%$). По водяной полевке количественная оценка зонального распределения не проводилась, но по литературе известно, что в Сибири она имеет интразональное распространение, предпочитая различные типы водно-болотных биотопов – поймы речных долин в тундре и лесной зоне, болотно-луговые междуречья в лесостепи, побережья озер в равнинной степи (Водяная полевка ..., 2001). Кроме указанных видов, во всех широтных поясах Западной

Сибири от тундры до степи встречается также малая бурозубка (Равкин и др., 1996).

Использование кластерного анализа на основании индекса общности Чекановского-Сьеренсена позволило выделить в пределах Западной Сибири две основные группы ландшафтных зон и подзон, сообщества мелких млекопитающих в которых наиболее близки по видовому составу: в первую группу вошли тундра, степь и южная лесостепь; во вторую – лесная зона и северная лесостепь (рис. 2).

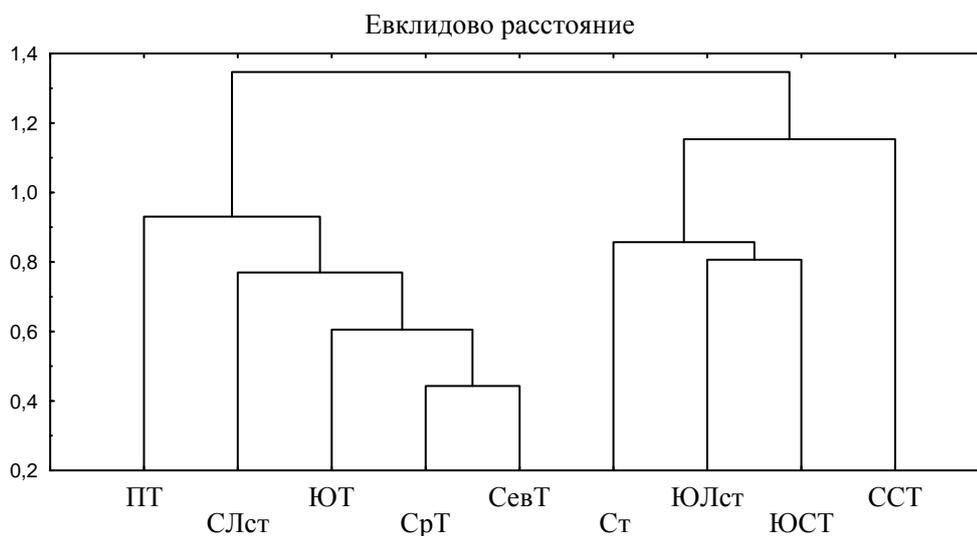


Рис. 2. Уровень сходства видового состава мелких млекопитающих различных ландшафтных зон и подзон равнинной части Западной Сибири (метод Unweighted pair-group average, UPGMA): ССТ- северная субарктическая тундра; ЮСТ - южная субарктическая тундра; СевТ - северная тайга; СрТ - средняя тайга; ЮТ - южная тайга; ПТ - подтайга; СЛст - северная лесостепь; ЮЛст - южная лесостепь; Ст - степь

Основным "объединяющим" компонентом "тундростепной" группы служит, очевидно, узкочерепная полевка, которая в этих ландшафтах достигала максимального обилия, являясь доминантом (северная субарктическая тундра: $78,1 \pm 3,2\%$; степь: $44,6 \pm 1,4\%$) или содоминантом (южная лесостепь: $16,2 \pm 0,8\%$) в сообществах мелких млекопитающих зональных местообитаний. Объединение в единый кластер сообществ лесной зоны и северной лесостепи обусловлено доминирующим положением в них красной полевки (лесная зона: $56,6 \pm 0,6\%$; северная лесостепь: $31,4 \pm 0,5\%$). При этом максимальная общность видового состава отмечена для населения мелких млекопитающих северной, средней и южной тайги (60-73%), а также южной тайги и северной лесостепи (62%). Наибольшим видовым разнообразием отличаются сообщества мелких млекопитающих южных субарктических тундр и подтайги.

Паразитические членистоногие – по обобщенным литературным (Давыдова, Никольский, 1986; Иголкин, 1978; Зуевский, 1981; Богданов, 1990) и собственным данным, на территории равнинной части Западной Сибири установлено обитание 249 видов гамазовых клещей (56п/193с), пяти видов иксодовых клещей и 50 видов блох, связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами. Паразитические **гамазовые клещи**, отмеченные нами на зверьках

и в их гнездах, были представлены двумя основными экологическими группами, отличающимися по типу питания и характеру связи с хозяевами или их убежищами.

Группа **эпизойных клещей** (pp. *Laelaps*, *Hyperlaelaps*) представлена широко распространенными поли- и олигогостальными видами (*Laelaps clethrionomydis*, *L. hilaris*, *Hyperlaelaps arvalis*), а также рядом узко специализированных видов, среди которых специфические паразиты водяной полевки (*L. muris* и *Hyper. amphibius*), ондатры (*L. multispinosus*), полевой мыши (*L. pavlovskiy*), мыши-малютки (*L. micromydis*), а также встречающиеся только в тундровой зоне *L. semitectus* (паразит копытного лемминга), *L. lemmi* (сибирского лемминга) и *L. alaskensis* (преимущественно - полевки Миддендорфа).

Вторая экологическая группа представлена **гнездово-норовыми паразитами**. По типу питания это облигатные (исключительные и неисключительные) и факультативные гематофаги, некоторые – с элементами хищничества и сапрофагии (pp. *Haemogamasus*, *Hirstionyssus*, *Eulaelaps*, *Androlaelaps*); встречаются как в гнездах, так и на зверьках. Основу этой группы составляют два широко распространенных эвригостальных вида - *Haemogamasus ambulans* и *Hirstionyssus isabellinus*, которые сочетают в своей жизненной схеме признаки гнездового паразитизма и эпизойности (Земская, 1969; Тагильцев и др., 1990).

Из всего набора видов паразитических клещей во всех ландшафтных зонах Западной Сибири отмечены: эпизойные *Laelaps clethrionomydis*, *L. hilaris* и *Hyperlaelaps arvalis*, гнездово-норовые *Androlaelaps casalis*, *Eulaelaps stabularis* и *Haemogamasus nidiformes* и гнездово-норовые с элементами эпизойности в жизненной схеме *Haemogamasus ambulans*, *Hirstionyssus isabellinus* и *Hi. eusoricis*. Из них особый интерес представляют:

1) *Laelaps clethrionomydis*: бореальный европейско-сибирский вид. Это единственный представитель рода *Laelaps* в Западной Сибири, для которого отмечены две филогенетически отдаленные группы типичных хозяев – лесные и серые полевки (Земская 1973; Давыдова, Никольский, 1986). С продвижением с севера на юг численность *L. clethrionomydis* и общая пораженность им зверьков менялись незначительно, повсеместно он является либо фоновым (тундры Ямала, средняя тайга и подтайга), либо обычным (южная тайга и северная лесостепь) видом. Однако структура его паразито-хозяйинных отношений в широтном направлении менялась за счет зональной динамики спектра основных хозяев. В северных и южных субарктических тундрах Ямала основным хозяином *L. clethrionomydis* была узкочерепная полевка (подвид *Microtus gregalis major*), в лесной зоне он связан преимущественно с лесными полевками, в северной лесостепи паразитирует на красной, рыжей и узкочерепной (подвид *M. g. gregalis*) полевках, но максимальную гостальную приуроченность проявляет к последней, в южной лесостепи и степи - исключительно на узкочерепной полевке. Ранее высказывались предположения о том, что *L. clethrionomydis* является сборным видом, состоящим из двух видов-двойников: один из них специализирован к обитанию на лесных полевках, второй – на серых полевках (Богданов, 1987). Позже было показано, что клещи *L.*

clethrionomydis, паразитирующие на полевках рр. *Microtus* и *Myodes*, достоверно различаются по ряду морфометрических признаков, что может указывать на их принадлежность к разным морфологически близким видам или подвидам (Коралло, Богданов, 2002; Коралло, 2004). Поскольку вопрос о подвиговой дифференциации *L. clethrionomydis* на сегодняшний день окончательно не решен, мы, исходя из особенностей его распределения на типичных хозяевах в условиях Западной Сибири, считаем возможным говорить о наличии двух его морфо-экологических форм: форма "gregalis", приуроченная к узкочерепной полевке, и форма "myodes", более тесно связанная с лесными полевками.

2) *Hyperlaelaps arvalis* - западный палеаркт. Характерен в основном для серых полевков, но в пределах этого рода в направлении с севера на юг (в подтайге и степи - также с запада на восток) набор видов основных хозяев меняется. Наиболее постоянным его хозяином на всей исследованной территории была полевка-экономка; в тундрах Ямала он приурочен также к полевке Миддендорфа, в южной тайге и подтайге – к темной полевке, в южной лесостепи – к обыкновенной и водяной полевкам, в степи – к обыкновенной полевке.

3) *Haemogamasus ambulans* – один из самых массовых и широко распространенных видов. По нашим данным, в общей структуре паразито-хозяинных отношений *Hg. ambulans* с мелкими млекопитающими преобладает гнездовой тип паразитизма, о чем косвенно свидетельствует достоверно более высокая численность этого клеща в гнездах (Ид/Ио=17,7/1,43), чем в очесах (9,9/0,21; $p < 0,001$).

4) *Hirstionyssus isabellinus* – палеарктический вид. Как и предыдущий вид, сочетает в жизненной схеме различные типы паразитизма, но, в отличие от *Hg. ambulans*, который более тесно связан с гнездами хозяев, в структуре его паразито-хозяинных отношений с мелкими млекопитающими выражена тенденция усиления связи с телом хозяина – в очесах *Hi. isabellinus* встречается постоянно, часто доминирует; обилие его на зверьках (16,8/0,58) достоверно выше, чем в гнездах (1,8/0,03; $p < 0,001$).

5) *Androlaelaps casalis*: гнездово-норовый паразит, очень характерен для птичьих гнезд. В наших сборах на зверьках был единичен, обилен в гнездах грызунов в южной лесостепи. Широкое распространение его в Западной Сибири имеет особое значение, поскольку это один из немногих видов гамазовых клещей из числа облигатных неисклнучительных гематофагов, который используется в качестве модельного в вирусологических исследованиях, и для которого показано наличие устойчивых связей с арбовирусами (Тагильцев, Тарасевич, 1982; Якименко и др., 1991; Якименко, 1996).

В общем эктопаразитоценозе доля гамазовых клещей была максимальной в тундре (83,1±0,4%), южной лесостепи (78,7±0,4%) и степи (78,2±0,5%); в гнездах доля гамазид по зонам практически не менялась, оставаясь на очень высоком уровне (от 78,8 до 100%) по всей равнинной территории Западной Сибири. Максимальное видовое разнообразие и выраженные структурные отличия были отмечены в сообществах гамазовых клещей на мелких млекопитающих в подтайге и южной лесостепи. Эти отличия отражали структурные перестройки, отмеченные в сообществах хозяев. В подтайге они

были связаны с включением в состав населения мелких млекопитающих в качестве одного из фоновых видов полевой мыши (в составе эктопаразитофауны появились характерные для мышей *Laelaps pavlovskyi*, *L. agilis* и *Hirstionyssus apodemi*), а также с увеличением, по сравнению с южной тайгой, доли рыжей полевки (один из фоновых видов гамазовых клещей – *Laelaps clethrionomydis*, связанный с лесными полевками). В южной лесостепи в населении грызунов увеличилась доля видов степного фаунистического комплекса (джунгарского и барабинского хомячков, обыкновенного хомяка, узкочерепной полевки), в результате чего в составе эктопаразитофауны появились связанные с ними *Hirstionyssus criceti*, *Hi. transiliensis* и *Hi. gudauricus*. В убежищном комплексе также отмечены подзональные отличия: самым низким видовым разнообразием отличались монодоминантные сообщества гамазид в гнездах грызунов из подтайги, где абсолютно доминировал паразитический *Haemogamasus ambulans* и южной тайги (доминант – свободноживущий *Hypoaspis (Pn.) marginopilosa*). В целом, в пределах изучаемой территории качественный состав и структура населения гамазовых клещей как на зверьках, так и в их гнездах менялись синхронно – изменение видового состава клещей за счет включения или "выпадения" отдельных видов сопровождалось перестройкой структуры доминирования в сообществах и перераспределением обилия фоновых видов гамазид.

По уровню фаунистического сходства в населении гамазовых клещей на мелких млекопитающих формируются две большие группы (кластеры) – одна объединяет сообщества гамазид на зверьках степной и лесостепной зон, другая – лесной и тундровой зон (рис. 3).

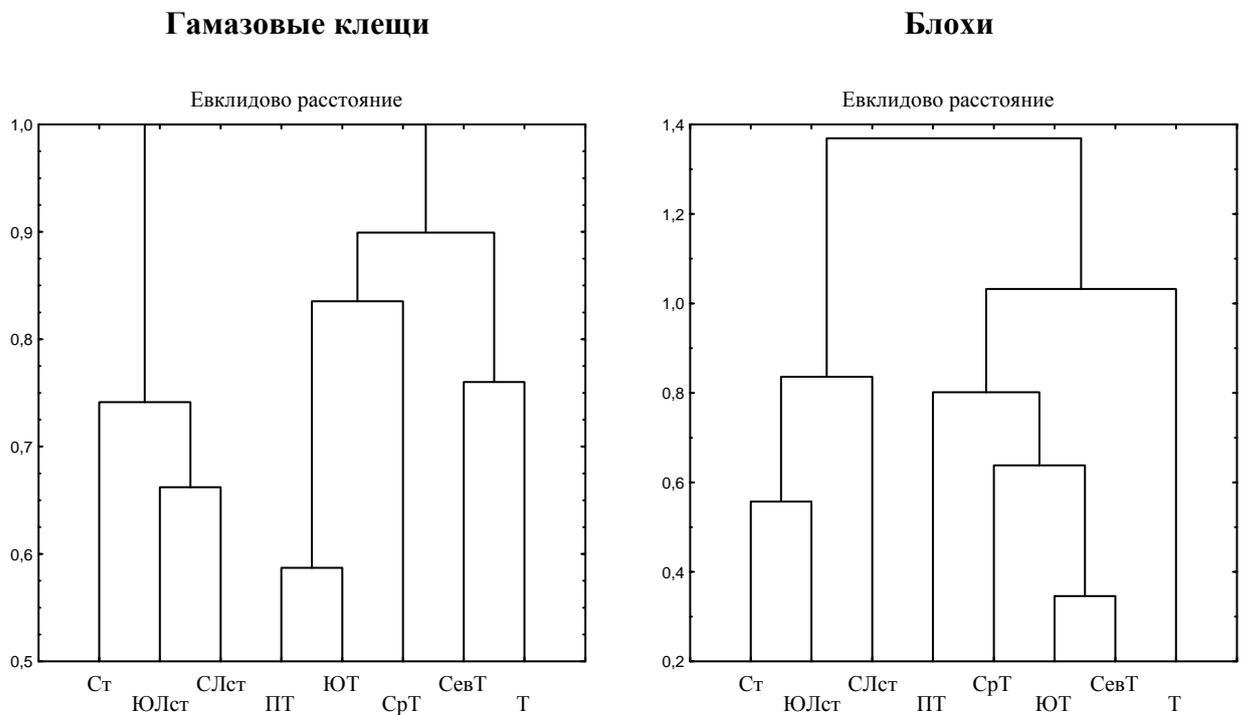


Рис. 3 Уровень сходства видового состава гамазовых клещей и блох на мелких млекопитающих различных ландшафтных зон и подзон Западной Сибири (метод Unweighted pair-group average, UPGMA). Условные обозначения см. рис. 2

Последняя, в свою очередь, подразделяется на две подгруппы. С одной стороны, высокое сходство обнаруживают сообщества гамазовых клещей на зверьках из тундры и северной тайги (48%), что связано с общими видами свободноживущих (*Euryparasitus tori*, *Eur. medius*, *Zerconopsis moestairi*) и паразитических (гнездово-норовый *Haemogamasus liponyssoides*) клещей, характерных для северных широт. С другой – очень близки по видовому составу сообщества гамазид из таежных подзон лесной зоны (40-52%), что обусловлено высокой общностью населения мелких млекопитающих (60-73%) и обилием в очесах широко распространенных эври- и олигогостальных видов (*Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus ambulans*, *Laelaps clethrionomydis*, *L. hilaris*, *Eulaelaps stabularis*).

Блохи. По обобщенным литературным (Иголкин, 1978; Богданов, 1990; Сапегина, 2003), собственным и архивным данным, на территории Западной Сибири установлено обитание не менее 50 видов блох, связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами. Во всех ландшафтных зонах нами были отмечены четыре вида: широко распространенные эвригостальные *Amalareus penicilliger* (фоновый вид в тундре, подтайге и степи), *Amphipsylla sibirica* (многочисленна в тундре и северной тайге, в остальных зонах единична), *Peromyscopsylla bidentata* (многочисленна в степи) и специфическая блоха землероек *Doratopsylla birulai* (многочисленна в средней тайге и северной лесостепи). Высокого обилия они на зверьках не достигали (Ию не превышал 0,25 экз./ос). В общем эктопаразитоценозе доля блох была максимальной в лесной зоне и в направлении к югу достоверно снижалась – от 43,8±1,0% в северной тайге до 12,1±0,4% в степной зоне ($p < 0,001$). Наиболее высокие показатели видового разнообразия выявлены в сообществах блох на зверьках из лесной зоны (прежде всего – в подтайге и средней тайге) и степи. В лесной зоне это было связано с подзональной сменой доминанта (северная тайга – *Peromyscopsylla silvatica*; средняя тайга – *Stenophthalmus uncinatus* и *Megabothris rectangulatus*; южная тайга – *Per. silvatica*; подтайга – *Amalareus penicilliger*) и более равномерным распределением фоновых видов; в степи – с формированием качественно нового набора видов блох, в котором "лесные" виды замещаются "степными" (эвригостальными *Stenophthalmus assimilis*, *St. breviatus*, *St. arvalis*, *Citellophilus tesquorum* или узко специализированными *Amphipsylla prima* и *Pectinoctenus pavlovskii*).

По степени фаунистического сходства в населении блох на мелких млекопитающих из различных ландшафтных зон и подзон Западной Сибири формируются два кластера, подобные тем, что мы наблюдали для гамазовых клещей – один объединяет сообщества блох на зверьках из степной и лесостепной зон, другой – из лесной и тундровой зон (см. рис. 3). При этом в первой группе высокое сходство между степью и южной лесостепью (67%) обусловлено наличием общих "степных" видов (*Citellophilus tesquorum*, *Amphipsylla prima*, *Pectinoctenus pavlovskii*, *Stenophthalmus arvalis*), а между степью и северной лесостепью (56%) – обилием на зверьках *Amalareus penicilliger*, *Megabothris walkeri*, *Stenophthalmus assimilis*. Во второй группе – между подзонами лесной зоны (48-77%), особенно – между северной и южной

тайгой, имеющих общего доминанта *Peromyscosylla silvatica*. Сообщества блох тундровой зоны в этой группе стоят отдельно; с лесной зоной (прежде всего – с северной тайгой: сходство 42%) их объединяет обилие широко распространенных *Amalareus penicilliger*, *Megabothris rectangulatus* и *Amphipsylla sibirica*.

Иксодовые клещи встречались на зверьках, начиная с подзоны средней тайги. Фауна иксодид, связанных с мелкими млекопитающими, представлена в Западной Сибири тремя видами клещей с пастбищным типом паразитизма (таежный *Ixodes persulcatus*, луговой *Dermacentor reticulatus* и степной *D. marginatus* клещи), одним - пастбищным с элементами убежищного паразитизма (*Ixodes trianguliceps*) и одним убежищным (*Ixodes apronophorus*). Анализ многолетних данных по характеру распределения иксодовых клещей в Западной Сибири свидетельствует о существенных изменениях в составе фауны пастбищных иксодид, смещении границ их распространения, а также об изменении соотношения их численности в пределах различных ландшафтных зон и подзон. На примере территории Омской области показано, что за последние 40-50 лет сместились к югу границы распространения таежного, лугового и степного клещей, на фоне чего произошли структурные изменения в сообществах пастбищных иксодовых клещей подтайги (из населения иксодид зональных местообитаний к середине 80-х годов исчез *D. reticulatus*) и лесостепи. В биоценозах северной лесостепи многократно увеличилась доля *Ix. persulcatus* (с 0,02% в 1945-1947 гг. до 65-70% в 1984-1994 гг.), доля *D. reticulatus*, соответственно, снизилась (с 76,7% в 1945-1947 гг. до 30-32% в 1984-1994 гг.), при этом здесь практически исчез *D. marginatus*, который в настоящее время в пределах этой подзоны отмечается только в пойме Иртыша. Кардинально изменилось соотношение лугового и степного клещей в южной лесостепи и степи – последний, занимая в этих ландшафтных зонах в 40-х – 50-х годах доминирующее положение (до 64-94% в сборах при линейных учетах имаго), в настоящее время является содоминантом лугового клеща в южной лесостепи, но распределен по территории неравномерно; в степной зоне встречается спорадически: устойчивые сообщества *D. marginatus* существуют только вблизи населенных пунктов в местах регулярного выпаса скота.

В целом, в пределах каждой ландшафтной зоны и подзоны Западной Сибири, начиная со средней тайги, количество видов иксодовых клещей на зверьках варьировало от двух до четырех: в средней тайге – два (*Ix. persulcatus* и *Ix. apronophorus*); в южной тайге и подтайге – три (*Ix. persulcatus*, *Ix. apronophorus* и *Ix. trianguliceps*); в северной лесостепи – четыре (*Ix. persulcatus*, *Ix. apronophorus*, *D. reticulatus* и *D. marginatus*); в южной лесостепи и степи – два (*D. reticulatus* и *D. marginatus*). Было показано, что численность и территориальное распределение иксодовых клещей, экологически связанных с мелкими млекопитающими, определяются не столько видом прокормителя, сколько особенностями среды их обитания – приуроченность отдельных видов клещей к определенным видам хозяев проявляется в большинстве случаев лишь при обитании последних в наиболее характерных для клещей станциях. Зональная смена качественного состава населения иксодид идет за счет постепенного замещения лесных видов рода

Ixodes на виды луго-полевых и степных биоценозов (род *Dermacentor*) и сопровождается сменой структуры доминирования в сообществах иксодовых клещей на хозяевах-прокормителях – в средней тайге фоновым видом является *Ix. persulcatus* (доминант), в южной тайге и подтайге - *Ix. persulcatus* и *Ix. trianguliceps* (оба - доминанты), в северной лесостепи – *D. reticulatus* (доминант) и *Ix. persulcatus* (содоминант), в южной лесостепи - *D. reticulatus* (доминант) и *D. marginatus* (содоминант), в степи - *D. reticulatus* (доминант). Исключение составляет *Ixodes apronophorus*, связанный с грызунами водно-болотных станций (преимущественно с водяной полевкой), и имеющий интразональное распространение. Максимальные показатели обилия иксодид на хозяевах отмечены в южной тайге и подтайге.

7.2. Зональные типы паразито-хозяинных комплексов мелких млекопитающих и членистоногих. На основании сравнительного анализа качественного состава, структуры населения и особенностей ландшафтного распространения мелких млекопитающих и связанных с ними паразитических членистоногих в равнинной части Западной Сибири нами были выделены четыре основных зональных типа паразито-хозяинных комплексов, приуроченных к соответствующим ландшафтным зонам.

Тундровый тип: представлен субарктическим комплексом видов хозяев (сибирский и копытный лемминги, полевка Миддендорфа и большая узкочерепная полевка) и комплексом паразитических гамазовых клещей и блох. В составе "паразитарного" звена тундрового паразито-хозяинного комплекса среди гамазовых клещей доминирует широко распространенный эвригостальный вид *Hirstionyssus isabellinus*; в числе его содоминантов – узко специализированные клещи-эпизои – паразиты тундровых грызунов: *Laelaps lemmi*, *L. semitectus* (связаны с копытным и сибирским леммингами), *L. alaskensis* (связан преимущественно с полевкой Миддендорфа), а также широко распространенный *L. clethrionomydis* (экологическая форма "gregalis"). Основу тундрового комплекса блох составляет *Amphipsylla kuznetzovi*, приуроченная к узкочерепной полевке. Паразитарная специфичность тундрового комплекса определяется гамазовыми клещами-эпизоями – специализированными паразитами тундровых грызунов.

Лесной тип: имеет смешанный состав, представлен комплексом лесных европейско-сибирских видов мелких млекопитающих и членистоногих. "Хозяинное" звено комплекса образовано широко распространенными представителями евразийского таежного (красная и красно-серая полевки, лесная мышовка, равнозубая бурозубка, обыкновенная белка и азиатский бурундук) и европейского лесного (рыжая и темная полевки) фаунистических комплексов мелких млекопитающих. Членистоногие лесного комплекса представлены гамазовыми и иксодовыми клещами и блохами; паразитарная специфичность комплекса определяется, прежде всего, иксодовыми клещами и блохами. Для населения иксодовых клещей характерно наличие представителей только рода *Ixodes*; зональным "индикатором" фауны является *Ix. trianguliceps*, распространение которого в Западной Сибири ограничено пределами южной тайги и подтайги. Блохи представлены типичными лесными видами:

эвригостальными *Peromyscosylla silvatica*, *Stenophthalmus uncinatus*, олигогостальными *Catallagia dacenkoi*, *Cat. joffi* (связаны с лесными полевками), *Neopsylla acanthina*, *Rhadinopsylla integella* (гнезда лесных грызунов) и моногостальными *Tarsopsylla octodecimdentata*, *Ceratophyllus sciurorum* (специфические паразиты белки), *Cer. indages* (бурундука) и *Doratopsylla dasyncnemus* (землероек). Одним из характерных видов лесного комплекса блох является *Megabothris calcarifer* - сибирский лесоболотный вид, распространение которого связано с грызунами болотистых и пойменных местообитаний на севере Сибири (наиболее характерен для грызунов экстразональных местообитаний южной тайги). Специфического набора видов гамазовых клещей в лесной зоне не выявлено – гамазиды представлены преимущественно широко распространенными видами (*Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus ambulans*, *Laelaps clethrionomydis*: экологическая форма "myodes", *L. hilaris*, *Eulaelaps stabularis*). Обилие некоторых узко специализированных видов (*L. muris* и *Hi. eusoricis*) определяется не ландшафтными особенностями территории, а наличием специфических хозяев (соответственно – водяной полевки и бурозубок).

Наиболее близки по составу и структуре доминирования таежные паразито-хозяинные комплексы, отличающихся высоким фаунистическим сходством населения мелких млекопитающих (60-73%) и паразитических членистоногих средней, северной и южной тайги (гамазовые клещи: 42-50%; блохи: 54-77%). Подтаежный комплекс характеризуется несколько иным видовым составом и, соответственно, иным набором и соотношением фоновых видов; общность населения мелких млекопитающих и членистоногих с таежными подзонами составляла 33-56%.

Лесостепной тип: представлен двумя подзональными паразито-хозяинными комплексами мелких млекопитающих и членистоногих, имеющих специфические фаунистические и структурные особенности.

Северо-лесостепной комплекс характеризуется отсутствием видов, имеющих локальное, ограниченное только пределами лесостепной зоны, распространение. Сообщества мелких млекопитающих и членистоногих, входящие в состав комплекса, имеют смешанный фаунистический состав и образованы широко распространенными видами европейской и сибирской фауны, оптимумом ареала которых является лесостепная зона. Основу "хозяинного" звена составляют красная полевка, полевка-экономка, водяная полевка, полевая мышь; в его состав входят также мышь-малютка, краснощекий суслик, обыкновенный хомяк, обыкновенная слепушонка, крупнозубая бурозубка и интродуцированная в сибирскую фауну ондатра. Паразитарную специфичность северо-лесостепному комплексу придают иксодовые клещи (наиболее характерен луговой клещ) и блохи (водно-болотный *Megabothris walkeri*, паразит лесных грызунов *Meg. turbidus* и гнездово-норовый *Neopsylla pleskei*). Гамазовые клещи представлены, как и в лесной зоне, широко распространенными видами, среди которых наиболее многочисленны олигогостальные эпизои (*Laelaps hilaris*, *L. clethrionomydis*: морфо-экологические формы "gregalis" и "myodes" и *Hyperlaelaps arvalis*), а также

некоторые узко специализированные виды (*L. muris*, *L. multispinosus*, *L. micromydis*, *L. pavlovskiyi*, *Hi. apodemi*).

Южно-лесостепной паразито-хозяйинный комплекс характеризуется появлением мелких млекопитающих и членистоногих степного фаунистического комплекса и по качественному составу близок к степному зональному типу. Население членистоногих характеризуется значительным количеством "степных" видов (из гамазовых клещей – *Hirstionyssus criceti*, *Hi. transiliensis*, *Hi. gudauricus*, из блох – *Ctenophthalmus arvalis*, *Ct. breviatus*, *Rhadinopsylla dahurica*, *Amphipsylla vinogradowi*, *Am. prima*, *Pectinoctenus pavlovskii*). Из иксодовых клещей характерно обилие *Dermacentor marginatus*.

Степной тип: представлен мелкими млекопитающими и членистоногими степного фаунистического комплекса, которые встречаются преимущественно в степной зоне, единично - в южной лесостепи. Из мелких млекопитающих это степная пеструшка, степная мышовка, малая лесная мышь, барабинский и джунгарский хомячки, хомячок Эверсмана, ушастый еж. В степной зоне находится оптимум ареала номинального подвида узкочерепной полевки, которая является здесь фоновым видом зональных местообитаний. Основу "паразитарного" звена степного комплекса составляют гамазовые клещи, многие из которых встречаются в лесостепи, но максимального обилия достигают в степи. Из них наиболее характерны *Androlaelaps glasgowi* (зверьки и гнезда), *Hirstionyssus criceti* (зверьки), *Hi. transiliensis* и *Hi. gudauricus* (гнезда), *Haemogamasus citelli* (гнезда). В населении иксодовых клещей характерно абсолютное доминирование *Dermacentor reticulatus*; единично на зверьках отмечался *D. marginatus*, который в современный период имеет в степной зоне спорадическое очаговое распространение. Качественный состав населения блох обличается большей зональной специфичностью и присутствием типичных для степного ландшафта *Ctenophthalmus breviatus*, *Ct. arvalis* и *Citellophilus tesquorum*, а также узко специализированных паразитов степной пеструшки (*Amphipsylla prima*) и джунгарского хомячка (*Pectinoctenus pavlovskii*).

Сравнительный анализ качественного состава и структуры различных зональных типов паразито-хозяйинных комплексов мелких млекопитающих и паразитических членистоногих показал, что наиболее близки между собой южно-лесостепной и степной комплексы. Известно, что в последние десятилетия территория южной лесостепи и степи практически превратилась в единый агроландшафт с незначительными по площади "вкраплениями" элементов естественного ландшафта. Кроме того, фаунистическая общность населения мелких млекопитающих, гамазовых клещей и блох выше между южной лесостепью и степью (48-67%), чем между южной и северной лесостепью (43-58%) или между северной лесостепью и степью (31-56%). Исходя из этого, считаем, что наиболее правильно к собственно лесостепному зональному типу отнести северо-лесостепные комплексы мелких млекопитающих и членистоногих, а к степному – соответственно, комплексы южной лесостепи и степи.

Таким образом, в пределах равнинной части Западной Сибири распределение мелких млекопитающих и связанных с ними паразитических членистоногих сопровождается образованием зональных паразито-хозяйинных

комплексов, приуроченных к соответствующим ландшафтным зонам и (или) подзонам: тундровый - тундровая зона; лесной - лесная зона; лесостепной - северная лесостепь; степной - южная лесостепь и степь. "Паразитарная" специфичность тундрового зонального комплекса определяется гамазовыми клещами-эпизоями, лесного и лесостепного – иксодовыми клещами и блохами, степного – преимущественно блохами, в меньшей степени – гнездово-норовыми гамазовыми клещами.

7.3. Роль сообществ мелких млекопитающих и паразитических членистоногих и образуемых ими паразито-хозяйинных комплексов в природных очагах инфекций в Западной Сибири. На примере природных очагов инфекций в лесной (ГЛПС: хантавирусы генотипов Пуумала и Добрава/Белград), лесостепной (КЭ) и степной (связанных с хантавирусом генотипа Тула) зонах Западной Сибири было показано, что структура природных очагов и возможность циркуляции в них возбудителей во многом определяются структурными особенностями сообществ (или отдельных популяций) потенциальных хозяев и (для возбудителей КЭ) членистоногих переносчиков.

Природные очаги ГЛПС, вызываемой хантавирусами генотипа Пуумала имеют в Западной Сибири локальное распространение и отмечены только в подтайге Омской и Тюменской областей; при этом очаговая территория неоднородна и "ядра" очага распределены мозаично. В Омской области возбудитель одновременно связан с популяциями двух видов лесных полевок – рыжей и красно-серой (этот феномен был отмечен для данного генотипа только в Западной Сибири и только на этой территории), в Тюменской области – с популяциями рыжей полевки. Эпизодически специфический антиген выявляется в легких лесных полевок за пределами основного очага (в пойменных биотопах южной тайги), но устойчивых очагов инфекции здесь не образуется. Установлено, что на обширном пространстве подтаежных лесов Ишим-Иртышского междуречья Западной Сибири существует единый (сибирский) геновариант возбудителя, возможность циркуляции которого в природных очагах инфекции определяется комплексом экологических факторов. Среди них - практически полная идентичность качественного состава и структуры доминирования в сообществах мелких млекопитающих (фоновые виды – лесные полёвки трех видов, доминирует рыжая полевка; общность населения грызунов и насекомыхядных в разных точках очаговой территории составляет 83%). Кроме того, в различных ландшафтных зонах и подзонах юга Западной Сибири нами отмечена общая стратегия использования территории лесными полёвками: популяции зверьков представлены совокупностью изолированных внутривидовых территориальных группировок, наличие которых обеспечивает ее устойчивость и стабильность во времени и многократно увеличивает вероятность внутривидовых контактов грызунов. Для зверьков, живущих на площадках длительное время (особенно в осенне-зимний период) характерен "территориальный консерватизм", о чем свидетельствует постоянство мест локализации отдельных особей и участков их обитания. При таком типе организации пространственной структуры популяций лесных

полевков создаются благоприятные экологические предпосылки для формирования ядер очага в местах повышенной концентрации инфицированных животных и для циркуляции единого геноварианта возбудителя.

К подтаежной зоне Западной Сибири приурочены также **природные очаги ГЛПС** с циркуляцией хантавирусов **генотипа Добрава/Белград**. Основным хозяином возбудителя в них является полевая мышь. Территориально они сопряжены с очагами циркуляции хантавируса Пуумала, но выявить оба возбудителя на общей территории одновременно не удается.

В очаге хантавирусной инфекции в степной зоне циркулируют два геноварианта хантавирусов **генотипа Тула**, связанных с популяциями двух видов хозяев - узкочерепной полевки (геновариант "gregalis") и степной пеструшки (геновариант "lagurus"). Оба геноварианта сосуществуют на одной территории, сохраняя свою "генетическую самобытность" за счет особенностей пространственной структуры популяций хозяев: поддержание циркуляции в очаге каждого из этих геновариантов обеспечивается за счет формирования устойчивых и длительно существующих внутривидовых территориально-семейных группировок зверьков, а возможность одновременной циркуляции обоих геновариантов при совместном обитании их хозяев обусловлена различным характером пространственно-временного распределения особей разных видов, сводящим возможность межвидовых контактов зверьков (а значит – и возможность обмена возбудителями между видами), к минимуму. Это достигается за счет пространственной разобщенности видовых территориально-семейных группировок зверьков и перераспределением времени их суточной активности, в результате чего одна и та же территория используется грызунами разных видов в разное время суток. В эксперименте нами была показана возможность травматического инфицирования степной пеструшки хантавирусами геноварианта "gregalis". При этом генетическая структура гена, кодирующего белки оболочки, не менялась и смены геноварианта не происходило, а эффективность передачи возбудителя потомству инфицированных пеструшек крайне низка. Аэрогенным путем вирус животным "чужого" вида не передается.

Если в природных очагах хантавирусных инфекций первоочередную роль играют мелкие млекопитающие и их сообщества, то в **природных очагах КЭ** очень значимым структурным элементом являются членистоногие (иксодовые и гамазовые клещи), имеющие тесные гостально-топические и трофические связи с позвоночными хозяевами. Поэтому структура и однородность (или неоднородность) популяции возбудителя и, соответственно, вся структура очага будет в значительной мере определяться составом и структурой паразито-хозяйных комплексов мелких млекопитающих и паразитических членистоногих.

Известно, что основными переносчиками вируса КЭ (ВКЭ) в природных очагах инфекции являются иксодовые клещи. В разные годы ВКЭ выделяли также от паразитических гамазовых клещей, в т.ч. от эпизойных *Laelaps clethrionomydis*, *L. pavlovskyi* и от гнездово-норовых гематофагов *Mionyssus dubinini*, *Androlaelaps glasgowi*, *And. casalis*, *Eulaelaps stabularis*, *Haemogamasus nidi*, *Hg. nidiformes* (Земская, 1973; Дрокин и др., 1994; Якименко и др., 1996).

Кроме того, доказано, что убежищные гамазовые клещи способны обеспечивать существование эпизоотически активных очагов КЭ, независимо от наличия эпидемически значимых переносчиков или уровня их численности, а за пределами ареала пастбищных иксодид среди гнездово-норовых гамазид могут осуществляться автономные циклы циркуляции ВКЭ, что было показано в Татрах (Rosický, Bárdoš, 1966), Якутии (Краминский и др., 1971), на Таймыре (Нецкий и др., 1974; Бусыгин и др., 1975; Богданов, 1990) и на Алтае (Якименко и др., 1996).

На примере сообществ мелких млекопитающих и кровососущих клещей южной тайги и северной лесостепи мы проанализировали структуру паразито-хозяйинных комплексов переносчиков (иксодовые и гамазовые клещи) и основных хозяев-прокормителей (лесные полевки) и ее роль в формировании структуры природных очагов КЭ. Было показано, что, несмотря на различия качественного состава комплексов, природные очаги КЭ в обеих подзонах экологически очень близки:

1) основу эктопаразитоценозов зверьков составляют иксодовые клещи (*Ixodes persulcatus* и *Ix. trianguliceps* – в южной тайге; *Ix. persulcatus* и *Dermacentor reticulatus* – в северной лесостепи) и паразитические гамазовые клещи, среди которых наиболее многочисленны гнездово-норовые облигатные неисклЮчительные и исклЮчительные гематофаги (*Haemogamasus ambulans*, *Hirstionyssus isabellinus*, *Laelaps clethrionomydis*);

2) основу убежищного комплекса составляют гамазовые клещи из числа факультативных и (или) облигатных неисклЮчительных гематофагов (*Androlaelaps glasgowi*, *Eulaelaps stabularis*, *Haemogamasus ambulans*, *Hg. nidiformes*);

3) отмечена очень высокая общность населения мелких млекопитающих южной тайги и северной лесостепи (62%), а также высокое сходство видового состава гамазовых клещей на лесных полевках (56%);

4) внутривидовые территориальные группировки в популяциях лесных полевок обеспечивают высокий уровень внутривидовых контактов зверьков на протяжении длительного времени и способствует формированию мозаичной структуры популяций связанных с ними иксодовых клещей за счет образования локальных участков повышенной концентрации личинок, нимф или имаго, приуроченных к участкам обитания отдельных особей или к территории, занятой группировками зверьков.

Отмеченное нами экологическое "единообразие" паразито-хозяйинных комплексов мелких млекопитающих и кровососущих клещей на очаговой территории, наряду с особенностями пространственной структуры популяций хозяев-прокормителей, обеспечивают необходимые условия для устойчивых контактов особей и широкого обмена возбудителем, что играет важную роль для поддержания циркуляции единого генотипа вируса в локальных природных очагах клещевого энцефалита.

Таким образом, структура природных очагов **хантавирусных инфекций** определяется набором фоновых видов мелких млекопитающих и структурой образуемых ими сообществ, а также особенностями пространственной структуры популяций экологически близких и совместно обитающих на одной

территории видов хозяев. Сочетание этих факторов обеспечивает условия для циркуляции одного (хантавирусы генотипа Пуумала) или двух (хантавирусы генотипа Тула) геновариантов возбудителя.

Структура природных очагов **клещевого энцефалита** определяется экологической структурой паразито-хозяинных комплексов мелких млекопитающих и паразитических членистоногих (кровососущих гамазовых и иксодовых клещей), а также пространственной структурой популяций основных хозяев-прокормителей (лесные полевки) и переносчиков (иксодовые клещи). Сочетание этих факторов создает условия, благоприятные для циркуляции единого генотипа вируса клещевого энцефалита в пределах лесной и лесостепной зон Среднего Прииртышья.

Выводы

1) На равнинной территории Западной Сибири формируются зональные паразито-хозяинные комплексы мелких млекопитающих и паразитических членистоногих (клещей и блох), приуроченные к соответствующим ландшафтным зонам или подзонам. Паразитарная специфичность тундрового комплекса определяется гамазовыми клещами-эпизоями, лесного и лесостепного – иксодовыми клещами и блохами, степного – блохами и гнездово-норовыми гамазовыми клещами.

2) Основу эктопаразитофауны мелких млекопитающих тундры, лесостепи и степи составляют гамазовые клещи, северной и средней тайги – гамазовые клещи и блохи, южной тайги – иксодовые клещи, подтайги – гамазовые и иксодовые клещи. Основу убежищного комплекса членистоногих в гнездах мелких млекопитающих повсеместно составляют гамазовые клещи.

3) В направлении с севера на юг структура и уровень видового разнообразия сообществ мелких млекопитающих и связанных с ними паразитических членистоногих меняются за счет обновления качественного состава и численного перераспределения фоновых видов. Максимальным видовым разнообразием отличаются сообщества мелких млекопитающих и всего комплекса их эктопаразитов в подтайге.

4) Пространственная структура популяций лесных полевок в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири относительно стабильна во времени, что обеспечивается численным преобладанием оседлых, наличием внутривидовых территориальных группировок и "территориальным консерватизмом" длительно живущих на одной территории особей.

5) Характер использования территории лесными полевыми не зависит от места вида в общей структуре доминирования: у красной полевки он определяется плотностью населения только "своего" вида (отрицательная зависимость), у рыжей полевки – плотностью населения как "своего" вида, так и красной полевки (отрицательная зависимость); для красно-серой полевки связи этих параметров не выявлено.

6) Пространственная структура популяций иксодовых клещей в южной тайге (*Ixodes trianguliceps*) и северной лесостепи (*Ixodes persulcatus* и *Dermacentor reticulatus*) мозаична и формируется за счет образования локальных

участков повышенной концентрации личинок, нимф или имаго, приуроченных к участкам обитания отдельных особей хозяев-прокормителей или к территории, занятой внутривидовыми группировками зверьков.

7) В условиях совместного обитания узкочерепной полевки и степной пеструшки в степной зоне Западной Сибири характер использования ими территории ограничивает возможность прямых межвидовых контактов особей за счет пространственного разобщения видовых территориально-семейных группировок зверьков и перераспределения их активности по времени суток.

8) Структура популяций и генотипическое разнообразие возбудителей хантавирусных инфекций в природных очагах в лесной (подтайга; хантавирусы генотипа Пуумала) и степной (хантавирусы генотипа Тула) зонах Западной Сибири определяется качественным составом и структурой сообществ мелких млекопитающих и пространственной структурой популяций совместно обитающих видов хозяев.

9) Структура популяций и генотипическое единство возбудителя клещевого энцефалита в природных очагах в лесной (южная тайга) и лесостепной (северная лесостепь) зонах Западной Сибири в значительной мере определяется экологической структурой паразито-хозяйинных комплексов мелких млекопитающих и паразитических членистоногих и пространственной структурой популяций хозяев-прокормителей (лесные полевки) и основных переносчиков (иксодовые клещи).

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Рецензируемые издания, рекомендованные ВАК:

1. О распространении хантавирусов в Западной Сибири / В.В. Якименко, А.Е. Деконенко, М.Г. Малькова [и др.] // Мед. паразитология и паразитарные болезни, 2000. – № 3. – С. 21-28.

2. Малькова М.Г. Эколого-эпизоотологическая характеристика различных зональных типов природных очагов альвеококкоза в Омской области / М.Г. Малькова // Мед. паразитология и паразитарные болезни, 2000. – № 4. – С. 38-42.

3. Богданов И.И. Паразито-хозяйинные связи блох и мелких млекопитающих Омской области / И.И. Богданов, М.Г. Малькова, В.В. Якименко // Паразитология, 2001. – Т. 35. – № 3. – С.184-191.

4. Сочетанная экспериментальная инфекция узкочерепных полевок (*Microtus gregalis*) вирусами клещевого энцефалита и бешенства с возможным проявлением интерференции. / И.В. Кузьмин, В.В. Якименко, М.Г. Малькова, Н.А. Пальчех // Вопросы вирусологии, 2002. – № 1. – С. 26-30.

5. Малькова М.Г. Заметки по истории и современному состоянию фауны млекопитающих Омской области / М.Г. Малькова // Сибирский экологический журнал, 2002. – № 6. – С. 775-783.

6. Структура колониальных поселений узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) в Западной Сибири / Н.А. Пальчех, М.Г. Малькова, И.В. Кузьмин, В.В. Якименко // Экология, 2003. – № 5. – С. 365-369.

7. Пространственно-временная структура популяций грызунов в степной зоне Западной Сибири / М.Г. Малькова, Н.А. Пальчех, В.В. Якименко, И.В. Кузьмин // Экология, 2004. – № 1. – С. 34-42.

8. Малькова М.Г. Паразитофауна водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) и ее гнезд на юге Западной Сибири / М.Г. Малькова, И.И. Богданов // Паразитология, 2004. – Т. 38. – № 1. – С. 33-45.

9. Малькова М.Г. Ландшафтные аспекты паразито-хозяйинных отношений членистоногих и узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (Rodentia) в Западной Сибири / М.Г. Малькова, И.И. Богданов // Паразитология, 2004. – Т. 38. – № 4. – С. 288-303.

10. Малькова М.Г. Мелкие млекопитающие в питании птиц-миофагов в субарктике Западной Сибири / М.Г. Малькова, В.В. Якименко, А.К. Танцев // Вестник Челябинского государственного педагогического университета : Серия 4 : Естественные науки, № 7. – 2005. – С. 98-109.

11. Малькова М.Г. Пространственная структура популяций лесных полевок (Rodentia, Clethrionomys) в южной тайге Западной Сибири / М.Г. Малькова, В.В. Якименко // Экология, 2007. – Т. 38. – № 3. – С. 207-215.

Монография

12. Млекопитающие : справочник-определитель / М.Г. Малькова [и др.]. – Омск : ООО "Издатель-Полиграфист", 2003. – 276 с. (серия "Животные Омской области").

Прочие издания:

13. Малькова М.Г. Биотопическое распределение и динамика численности мелких млекопитающих - носителей возбудителей природноочаговых заболеваний в северной лесостепи Омской области / М.Г. Малькова, А.К. Танцев, А.В.Вахрушев // Природноочаговые болезни человека : материалы юбил. конф. – Омск, 1996. – С.259-266.

14. Анализ фауны мелких млекопитающих Омской области. Сообщение 1. Общая характеристика / М.Г.Малькова [и др.] // Естественные науки и экология : Ежегодник ОмГПУ. Вып. 3. – Омск, 1998. – С. 222-226.

15. Анализ фауны мелких млекопитающих Омской области. Сообщение 2. Особенности биотопического распределения мелких млекопитающих в различных ландшафтах / М.Г.Малькова [и др.] // Естественные науки и экология : Ежегодник ОмГПУ. Вып. 3. – Омск, 1998. – С. 226-233.

16. Bogdanov I.I. Host-parasite relations between fleas and small mammals in the Omsk Region, Western Siberia / I.I. Bogdanov, M.G.Malkova, V.V.Yakimenko // Quarantinable and zoonotic infections in Kazakhstan. – Issue 2. – Almaty, 2000. – P. 64-67.

17. *Ixodes trianguliceps* Vir. на юге Западной Сибири (распространение и некоторые особенности биологии) / В.В. Якименко, М.Г. Малькова, И.И. Богданов, А.К. Танцев // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке : Мат-лы межрегион. науч. конф. – Новосибирск, 2002. – С. 222-225.

18. Малькова М.Г. Спектр питания и избирательность добычи птиц-миофагов в различных ландшафтных зонах Западной Сибири / М.Г. Малькова,

В.В. Якименко // Биологические ресурсы Полярного Урала : Научный вестник. – Вып. 3. – Ч. 1. – Салехард, 2003. – С. 82 – 90.

19. Негативные тенденции эпидемической ситуации в природных очагах клещевого энцефалита на юге Западной Сибири – результат глобальных изменения климата или вековые циклы? / А.А. Матущенко, В.В. Якименко, А.К. Танцев, М.Г. Малькова // Изменение климата и здоровье населения России в XXI веке : Сб. материалов междунар. семинара. – М., 2004. – С. 124-134.

20. Малькова М.Г. Териофауна Омского Прииртышья и ее динамика / М.Г. Малькова // Проблемы биоразнообразия Омского региона : Мат-лы регион. науч.-практ. конф. – Омск : Издательский дом "Наука", 2004. – С. 17- 32.

21. Малькова М.Г. Эктопаразиты мелких млекопитающих субарктических тундр Западной Сибири / М.Г. Малькова // Паразитологические исследований в Сибири и на Дальнем Востоке : Мат-лы II межрегион. науч. конф. – Новосибирск, 2005. – С. 126-128.

22. Малькова М.Г. Ландшафтные особенности фауны эктопаразитов бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*, *Sorex*) в равнинной части Западной Сибири / М.Г. Малькова // Биология насекомоядных млекопитающих : Мат-лы III Всеросс. науч. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих. – Новосибирск, 2007. – С. 79-81.

23. Якименко В.В. Иксодовые клещи рода *Dermacentor* в очагах клещевого энцефалита в лесостепи Западной Сибири / В.В.Якименко, М.Г. Малькова, А.А. Матущенко // Дальневосточный журнал инфекционной патологии, 2007. –№ 11. – С. 116.

24. Итоги изучения хантавирусов в Западной Сибири / В.В. Якименко, С.Б. Гаранина, М.Г. Малькова [и др.] // Тихоокеанский медицинский журнал, 2008. – № 2. – Владивосток : Изд-во Медицина ДВ. – С. 20-26.