Структура эколого-фаунистического комплекса гамазовых клещей (Acari: Mesostigmata: Gamasida), связанных с мелкими млекопитающими на территории Среднего Прииртышья

The structure of the ecological-faunistic complex of gamasid mites (Acari: Mesostigmata: Gamasida) associated with Micromammalia in the Middle Irtysh River Region of Omskaya Oblast, Russia

Н.П. Коралло-Винарская*,**, И.И. Богданов**, М.В. Винарский***, **** N.P. Korallo-Vinarskaya*,**, I.I. Bogdanov**, M.V. Vinarski***, ****

- * Омский НИИ природноочаговых инфекций, пр. Мира 7, Омск 644080 Россия. E-mail: vinarskayan@inbox.ru.
- * Omsk Research Institute of Natural Foci Infections, Mira Prosp. 7, Omsk 644080 Russia.
- ** Омский государственный педагогический университет. наб. Тухачевского, 14, Омск 644099 Россия.
- ** Omsk State Pedagogical University, Tukhachevskogo Nab. 14, Omsk 644099 Russia.
- *** Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: radix.vinarski@gmail.com.
- *** Saint-Petersburg State University, Universitetskaya Nab. 7/9, Saint-Petersburg 199034 Russia.
- **** Омский государственный университет им. Ф.М. Достоевского, ул. Андрианова 28, Омск 644077 Россия.
- **** F.M. Dostoyevsky Omsk State University, Andrianova Str. 28, Omsk 644077 Russia.

Ключевые слова: гамазовые клещи, мелкие млекопитающие, эколого-фаунистический комплекс, Среднее Прииртышье, кластерный анализ.

Key words: gamasid mites, Micromammalia, ecological-faunistic complex, Middle Irtysh Region, cluster analysis.

Резюме. 120 видов гамазовых клещей, относящихся к 15 семействам и 39 родам, зарегистрированы как связанные с мелкими млекопитающими (кроме рукокрылых) и/ или их убежищами на территории Среднего Прииртышья (юг Западно-Сибирской равнины, Омская область). Помимо собственно паразитических видов, в состав эколого-фаунистического комплекса (ЭФК) Gamasida, связанных с мелкими млекопитающими, входят также форезирующие виды и виды-сапрофаги. Приведены данные о распределении отдельных видов по экологическим группам, выделенным на основе типа питания, а также об их распространении в отдельных биоклиматических зонах (подзонах). Обработка данных по экологии и распространению гамазовых клещей с помощью иерархического кластерного анализа, позволила выявить структуру ЭФК, в составе которого выделяются кластеры и субкластеры разного уровня, некоторые из которых поддаются эколого-географической интерпретации. В целом, виды в составе ЭФК можно разделить на группы доминантов и субдоминантов (широко распространённых на исследуемой территории и многочисленных), второстепенных видов (либо малочисленных, либо с ограниченным географическим распространением по исследуемому региону), а также случайных видов, устойчивая биотическая связь которых с мелкими млекопитающими представляется сомнительной.

Abstract. 120 species of gamasid mites belonging to 15 families and 39 genera are registered as associated with

Micromammalia (excluding bats) and their shelters (burrows, nests) in the Middle Irtysh River region, southern part of West Siberia, Omskaya Oblast of Russia. Foretic and saprophage mites together with properly parasitic species are included to the ecological-faunistic complex (EFC) of gamasids associtated with small mammals. The data on distribution of mite species among ecological groups differentiated on the basis of their feeding mode as well as species distribution in particular bioclimatic zones (subzones) are provided. The ecological and zoogeographic data were analyzed by means of the hierarchical cluster analysis. It revealed the structure of the EFC, with clusters and subclusters of different ranks, some of which are susceptible to the ecological-geographical interpretation. In general, the EFC studied can be divided into several groups of species, namely: the group of dominant and subdominant taxa (widely distributed and abundant in the region), the group of secondary species (either rare or with limited distribution in the region), and the group of accidental species, whose sustainable biotic association with small mammals is doubtful.

Введение

С экологической точки зрения, гамазовые клещи (отряд Mesostigmata) представляют собой крайне гетерогенную группу, состоящую из видов, заметно различающихся особенностями жизненных циклов, питания, расселения [Radovsky, 1985]. Поэтому лю-

бая локальная фауна Gamasida неизбежно включает в себя виды, практически не пересекающиеся в экологическом «пространстве», и редко отлавливаемые вместе в ходе конкретного исследования. В акарологической литературе сравнительно немного работ, в которых бы приводились полные видовые списки гамазовых клещей для какой-либо местности. Обычно исследователи ограничиваются материалами, собранными в рамках решения других задач, например, при изучении паразитофауны птиц и мелких млекопитающих, почвенных микроартропод и т.д., и их списки заведомо неполны, отражают лишь определенный экологический аспект фауны. Таким образом, локальную или региональную фауну гамазовых клещей можно представить себе в виде совокупности нескольких эколого-фаунистических комплексов (терминологические вопросы, связанные с понятием «эколого-фаунистический комплекс», освещены в работе Лёвушкина [Lyovushkin, 1974]), сосуществующих на одной территории, но занимающих различные (и не всегда пересекающиеся) адаптивные зоны, доступные для этого таксона.

Немалая доля работ по разнообразию гамазовых клещей выполнена по результатам паразитологических исследований. Многие виды Gamasida xaрактеризуются наличием устойчивых биотических связей с мелкими млекопитающими (грызунами, рукокрылыми и насекомоядными), которые могут быть выражены в форме паразитирования на теле хозяина, нидиколии или форезии [Vysotskaya, 1967; Sosnina, 1967; Davydova, Nikolskiy, 1986; Tagiltsev et al., 1990]. Подчас совокупность таких видов именуют «паразитофауной», что не вполне верно, так как собственно паразитические формы составляют только часть от общего числа гамазид, добываемых в ходе обследования мелких млекопитающих и их убежищ. Вообще, что касается гамазовых клещей, то при исследовании их жизненных схем зачастую очень трудно провести чёткую грань между паразитизмом и смежными явлениями, такими как комменсализм и нидиколия [Men Yan-Tsun, 1959; Zemskaya, 1973; Balashov, 1982, 2000; Proctor, Owens, 2000], и даже факт пребывания клеща на теле хозяина (эпизойность) не всегда является доказательством его паразитического образа жизни. В составе одного рода гамазид, например, рода Androlaelaps Berlese, 1903, могут встречаться как виды с ярко выраженными адаптациями к паразитированию на мелких млекопитающих, так и мирмекофильные формы, обитающие в муравейниках (Androlaelaps karawajewi Berlese, 1903). Поэтому совокупность видов Gamasida, добываемых в ходе паразитологического обследования мелких млекопитающих и их убежищ, мы будем называть «эколого-фаунистическим комплексом (ЭФК) гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими», избегая использования понятий «паразитизм», «эпизойность», «гематофагия» и им подобных. В составе этого ЭФК резонно выделить два аспекта: эпизойный, включающий клещей, собираемых с поверхности тела хозяев, и нидикольный, в который входят особи, собираемые из нор и других убежищ. Это оправданно потому, что разные виды клещей могут отличаться по степени их приуроченности к телу хозяина или его гнезду. То же самое характерно для блох (Siphonaptera), виды которых часто подразделяют на «блох шерсти» и «блох гнезда» [Zhovtyi, 1966].

ЭФК и его аспекты могут быть охарактеризованы с помощью общеупотребительных фаунистических показателей [Pesenko, 1982], таких как число видов клещей в составе комплекса, их абсолютное и относительное обилие, коэффициенты фаунистического сходства, отражающие близость региональных и (или) зональных вариантов ЭФК между собой и т.д. Различия между видами в составе одного ЭФК по типу питания, обилию и характеру связи с мелкими млекопитающими, позволяют выделить в составе конкретного ЭФК или его аспекта группировки низшего порядка, совокупность которых составляет структуру ЭФК.

Целью данного исследования было выявление структуры эколого-фаунистического комплекса гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими юга Западно-Сибирской равнины (на материале сборов, выполненных на территории Омской области).

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили сборы гамазовых клещей, выполненные на территории Омской области в 1963–1997 гг. сотрудниками лаборатории арбовирусных инфекций Омского НИИ природно-очаговых инфекций. За указанный период по стандартным методикам [Kucheruk, Korenberg, 1964; Tagiltsev et al., 1990] было отловлено и очёсано 9698 экз. мелких млекопитающих 24 видов, собрано 2015 их гнёзд. Количество снятых со зверьков и взятых из гнёзд гамазовых клещей составило 68300 экз. Сборы материала производились на территории пяти природных подзон, сменяющих друг друга в широтном направлении: южной тайги (ЮТ), подтайги (ПТ), северной лесостепи (СЛ), южной лесостепи (ЮЛ) и степи (СТ). Видовая диагностика клещей производилась по определителям [Bregetova et al., 1955; Bregetova, 1956; Davydova, 1969, 1976, 1982; Ghilarov, 1977]. Следует отметить, что в подавляющем большинстве случаев в 1960–1990-е гг. собранные клещи не сохранялись в коллекции, поэтому мы не имели возможности перепроверить определения и учесть изменения в системе Gamasida, опубликованные с момента выхода в свет определителя под редакцией М.С. Гилярова [Ghilarov, 1977]. Таким образом, в таксономическом отношении наши данные отражают уровень, достигнутый отечественной акарологией к 80-м годам прошлого столетия. По нашему мнению, это не повлияло серьезно на достоверность результатов, поскольку значительных изменений в системе эктопаразитических гамазид, составляющих основную долю собранных материалов, за истекшее время не произошло.

Определение видовой принадлежности гнёзд мелких млекопитающих из родов Sorex и Clethrionomys затруднительно, и данные по очёсам и гнёздам не могут быть объединены. Поэтому статистическая обработка материала во многих случаях проводилась раздельно, так что на практике мы имеем дело не с целостным ЭФК, а с двумя его вариантами — эпизойным и нидикольным, которые мы вынуждены исследовать по отдельности. Это деление обусловлено спецификой сбора паразитологического материала, хотя имеет под собой определенные экологические основания [Vysotskaya, 1967].

Все расчёты проводились в электронной базе данных, реализованной в среде MS Excel for Windows. Для каждого вида клещей рассчитывались следующие показатели: абсолютная численность вида в сборах и отдельно по каждой природной зоне, индекс обилия (W_0), индекс доминирования (W_1) [Beklemishev, 1970; Tagiltsev et al., 1990]. Взятые вместе, эти показатели отражают удельный вес вида в составе ЭФК и могут косвенно свидетельствовать о характере его связей с мелкими млекопитающими и о степени выраженности этих связей.

Числовые значения $И_{\rm д}$ пересчитывались на баллы с использованием пятибалльной логарифмической шкалы, предложенной Ю.А. Песенко [Pesenko, 1982], что позволило словесно охарактеризовать относительное обилие видов, обозначая их как редкие (1 балл), малочисленные (2 балла), обычные (3 балла), многочисленные (4 балла) и массовые (5 баллов) [Tagiltsev et al., 1990].

Важной видовой характеристикой гамазид является тип питания, определяемый спецификой трофических связей данного вида клещей и косвенно указывающий на возможный характер связи с млекопитающими. А.А. Тагильцев с соавторами [Tagiltsev et al., 1990] предложили схему типов питания Gamasida, в соответствии с которой все представленные в наших материалах виды распределяются по семи группам: хищники (Х), сапрофаги (С), разноядные (Р), разноядные связанные с перепончатокрылыми насекомыми (РН), факультативные гематофаги (ФГ), облигатные неисключительные гематофаги (ОНГ) и облигатные исключительные гематофаги (ОИГ). Отнесение конкретных видов к той или иной группе проводилось либо на основе данных А.А. Тагильцева с соавторами [Tagiltsev et al., 1990], либо с учётом литературных сведений об экологии клещей [Zemskaya, 1973; Tagiltsev, Tarasevich, 1982.

Данные по зональному распространению видов Gamasida, их типу питания и относительному обилию в каждой из подзон были обработаны с помощью иерархического кластерного анализа (ИКА), реализованного в программе STATISTICA 6.0 for WINDOWS.

Результаты и обсуждение

В состав ЭФК гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими юга Западно-Сибирской

равнины, входят 120 видов, принадлежащих 39 родам и 15 семействам (табл. 1), что составляет приблизительно 70 % от общего числа видов Gamasida, связанных с мелкими млекопитающими в Западной Сибири по оценке И.И. Богданова [Bogdanov, 1985].

По своей абсолютной численности отдельные виды в составе ЭФК резко различаются между собой. Более 55 % всех сборов (38151 экз.) приходится на долю четырёх наиболее массовых видов: Androlaelaps glasgowi Ewing, 1925 (11708 экз., или 17,2%), Laelaps muris (Ljungh, 1799) (9636 экз., 14,1 %), Haemogamasus ambulans (Thorell, 1872) (9455 экз., 13,8 %) и Eulaelaps stabularis (С.L. Koch, 1836) (7352 экз., 10,8 %). С другой стороны, 49 видов за весь период сборов (1963–1997 гг.) представлены не более чем 10 экземплярами, а 18 видов — только одной особью.

Видовое разнообразие гамазид в гнёздах несколько выше, чем на телах зверьков, причём более половины видов встречаются и в сборах из гнёзд и в очёсах (табл. 2). Это свидетельствует об отсутствии чёткой грани между эпизойным и нидикольным вариантами ЭФК.

Из группировок, выделенных по типу питания, по числу видов преобладают хищники, сапрофаги и разноядные клещи. Видовое разнообразие гематофагов ниже, зато по абсолютному и относительному обилию они намного превосходят группы, не использующие в пищу кровь млекопитающих (табл. 1; рис. 1, 2). Около 70 % от общих сборов со зверьков и чуть менее половины от общего объёма сборов из гнёзд приходится на долю группировки облигатных неисключительных гематофагов (рис. 2).

Осмысление результатов кластерного анализа данных таблицы 1 затруднено обилием кластеров низшего порядка, многие из которых очень малы и содержат 2–3 вида (рис. 3, 4). Биологически содержательной интепретации поддаются только наиболее

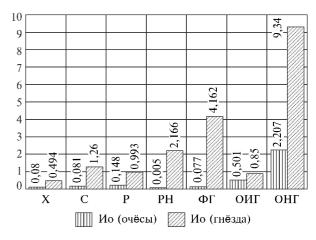


Рис. 1. Сумма значений индексов обилия видов, составляющих отдельные группы Gamasida, выделенных по типу питания.

Fig. 1. Sum totals of abundance indices calculated for all mite species included into a feeding type group.

Таблица 1. Состав и экологическая характеристика ЭФК гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими на юге Западно-Сибирской равнины
 Table 1. Species composition and ecological characteristic of the ecological-faunistic complex of Gamasida associated with Micromammalia in the southern part of the Western Siberian plain

Nº	Виды клещей	Тип	Относительное обилие в природных подзонах (в очёсах/в гнёздах), в баллах по Ю.А. Песенко [Pesenko, 1982]					
		питания	ЮТ	ПТ	СЛ	ЮЛ	СТ	
	PAR	ASITIDAE O	udemans, 190	11				
1	Holoparasitus gontcharovae Davydova, 1971	Х	1/-*	-/-	-/-	-/-	-/-	
2	Parasitus oudemansi Berlese, 1903	Х	3/3	3/3	3/2	3/4	-/3	
3	P. fucorum (De Geer, 1778)	PH	-/-	-/-	-/3	-/-	-/-	
4	P. numismaticus Vitzthum, 1930	PH	-/3	-/-	1/3	3/2	-/1	
5	P. remberti (Oudemans, 1912)	Х	3/2	1/2	3/3	3/1	-/4	
6	P. lunaris Berlese, 1882	С	-/-	1/-	1/2	-/1	-/-	
7	P. celer C.L. Koch, 1835	С	-/-	-/-	-/3	1/1	-/-	
8	P. fimetorum Berlese, 1903	С	2/1	2/-	3/4	3/1	-/-	
9	P. setosus Oudmemans et Voigts, 1904	С	1/1	4/-	1/1	3/3	1/1	
10	P. distinctus Berlese, 1903	С	-/-	1/-	-/1	-/-	-/-	
11	Gamasodes bispinosus (Halbert, 1915)	Х	1/-	-/-	2/2	-/1	-/-	
12	G. spiniger (Trägardh, 1910)	Х	-/1	-/-	1/1	-/-	-/-	
13	G. micherdzinskii Davydova, 1973	Х	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-	
14	Poecilochirus necrophori Vitzthum, 1930	С	2/1	1/-	3/2	2/-	2/-	
15	P. subterraneus (Müller, 1860)	С	2/-	-/-	2/-	2/-	1/-	
16	P. nordi Davydova, 1971	С	1/-	-/-	1/1	1/-	-/-	
	VEI	GAIAIDAE Ou	udemans, 193	9		1		
17	Veigaia kochi (Trägardh, 1901)	Х	-/-	-/-	1/2	-/-	-/-	
18	V. nemorensis (C.L. Koch, 1892)	Х	1/2	1/1	-/1	-/-	-/-	
19	V. sibirica Bregetova, 1961	Х	-/-	-/1	-/-	-/-	-/-	
20	Gamasolaelaps excisus (C.L. Koch, 1879)	Х	-/-	1/2	1/3	-/-	-/-	
	AM	EROSEIIDAE	Berlese, 191	9		I		
21	Ameroseiella stepposa Bregetova, 1977	Р	-/-	-/-	-/-	-/-	-/1	
22	Epicriopsis horridus (Kramer, 1876)	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-	
23	Ameroseius plumosus Oudemans, 1902	Р	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-	
24	A. lidiae Bregetova, 1977	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-	
25	A. lanatus Solomon, 1969	Р	-/-	2/-	1/1	2/3	1/1	
26	A. corbicula (Sowerby, 1806)	Р	-/-	-/-	2/2	1/-	-/-	
	ACEOS	EJIDAE Bake	er et Wharton,	1852		I		
27	Neojordensia levis (Oudemans et Voigts, 1904)	Р	-/3	-/-	2/3	1/-	-/-	
28	Lasioseius berlesi (Oudemans, 1938)	Р	1/2	1/-	2/1	-/-	-/-	
29	L. yousefi Athias-Henriot, 1959	Р	-/-	2/1	1/-	1/-	-/-	
30	L. confusus Evans, 1958	Р	-/3	1/-	3/3	2/3	2/2	
31	L. penicilliger Berlese, 1916	Р	1/-	1/-	2/1	1/-	-/-	
32	Platyseius subglaber (Oudemans, 1902)	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-	
33	P. italicus (Berlese, 1905)	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-	
L	L .	l	1	1	l .	1		

Таблица 1. (продолжение) Table 1. (continuation)

Nº	Виды клещей	Тип	Относительное обилие в природных подзонах (в очёсах/в гнёздах), в баллах по Ю.А. Песенко [Pesenko, 1982						
		питания	ЮТ	ПТ	СЛ	ЮЛ	СТ		
34	Panteniphis mirandus Willmann, 1949	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
35	Cheiroseius serratus (Halbert, 1915)	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
36	C. cassiteridium Evans et Hyatt, 1960	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
37	C. nepalensis Evans et Hyatt, 1960	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
38	C. necorniger (Oudemans, 1903)	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
39	Proctolaelaps pygmaeus (Müller, 1860)	Р	-/4	4/-	3/3	4/3	1/2		
40	Melichares juradeus Schweizer, 1949	Р	1/-	-/-	-/-	-/-	-/-		
41	M. ornata (Postner in Wenterboer, 1963)	Р	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-		
	PH	YTOSEIIDAE	Berlese, 1916	5					
42	Amblyseius obtusus (C.L. Koch, 1839)	Х	-/-	-/-	2/1	1/-	-/-		
	AN	TENNOSEIID	AE Karg, 196	5					
43	Antennoseius oudemansi Thor, 1930	Р	-/-	-/-	-/1	-/-	1/-		
44	A. borussicus Sellnick, 1945	Р	-/-	-/-	1/2	-/-	-/-		
	RHOL	DACARIDAE (Oudemans, 19	902					
45	Gamasellus silvestris Halaskova, 1952	Х	2/2	-/2	2/-	2/-	-/-		
46	G. sylvaticus Davydova, 1982	Х	-/-	-/-	-/2	-/-	-/-		
47	Cyrtolaelaps minor Willmann, 1952	Х	2/2	1/-	1/1	-/-	-/-		
48	Euryparasitus medius Zuevsky, 1971	Х	1/3	-/1	-/-	-/-	-/1		
49	E. emarginatus C.L. Koch, 1839	Х	1/2	1/3	1/1	1/3	-/3		
50	E. tori Davydova, 1970	Х	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-		
51	Asca aphidioides (L., 1758)	Х	-/-	-/-	1/-	1/-	-/-		
52	A. bicornis G. et R. Canestrini, 1881	Х	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-		
	MACE	ROCHELIIDAI	E Vitzthum, 19	930					
53	Macrocheles penicilliger (Berlese, 1904)	С	-/-	-/-	2/1	-/-	-/-		
54	M. merdarius (Berlese, 1889)	С	-/-	2/1	-/-	-/-	-/-		
55	M. decoloratus (C.L. Koch, 1839)	С	-/2	-/-	-/2	1/1	-/-		
56	M. punctoscutatus Evans et Browning, 1956	С	-/-	-/1	-/1	-/-	-/-		
57	M. glaber (Müller, 1860)	С	-/-	2/-	1/2	2/1	-/-		
58	M. matrius matrius (Hull, 1925)	С	-/-	1/-	-/4	3/3	-/4		
59	M. nataliae Bregetova et Koroleva, 1960	С	-/-	-/-	2/2	2/-	-/-		
60	M. scutatus (Berlese, 1904)	С	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-		
61	M. montanus Willmann, 1951	С	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-		
62	M. tridentinus (G. et R.Canestrini, 1882)	С	-/-	1/-	-/-	-/-	-/-		
63	Holostaspella ornata (Berlese, 1904)	С	-/-	-/-	1/2	-/-	-/-		
64	H. subornata Bregetova et Koroleva, 1960	С	-/2	-/1	1/3	-/-	-/-		
	PACHY	LAELAPTID	AE Vitzthum,	1931	1				
65	Pachylaelaps kievati Davydova, 1971	С	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
66	P. sculptus Berlese, 1921	С	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
67	P. buyakovae Goncharova et Koroleva, 1974	С	-/-	-/-	1/1	-/-	-/-		
68	P. karavaewi Berlese, 1921	С	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-		

Таблица 1. (продолжение) Table 1. (continuation)

Nº	Виды клещей	Тип	Относительное обилие в природных подзонах (в очёсах/в гнёздах), в баллах по Ю.А. Песенко [Pesenko, 1982						
		питания	ЮТ	ПТ	СЛ	юл	СТ		
	LA	ELAPTIDAE	Berlese, 1892	!					
69	Hypoaspis heselhausi Oudemans, 1912	Р	1/1	-/1	2/2	1/-	1/3		
70	H. (G.) aculeifer (Canestrini, 1883)	Р	-/-	-/-	-/-	-/-	-/1		
71	H. (G.) lubrica Oudemans et Voigts, 1904	Р	-/2	2/3	-/2	2/3	-/4		
72	H. (G.) praesternalis Willmann, 1949	Р	-/-	-/-	-/2	-/-	-/-		
73	H. (Cosmolaelaps) vacua (Michael, 1891)	PH	-/-	1/-	-/-	-/-	-/-		
74	H. (Pneumolaelaps) colomboi Evans et Till, 1966	PH	-/1	-/-	-/2	-/-	-/-		
75	H. (P.) marginepilosa (Sellnick, 1941)	PH	1/5	-/1	1/3	1/2	-/1		
76	H. (Gymnolaelaps) austriacus Sellnick, 1935	Р	2/3	-/-	1/-	1/-	-/-		
77	Androlaelaps glasgowi Ewing, 1925	ОНГ	3/1	3/-	4/5	5/5	2/4		
78	A. casalis Berlese, 1887	ОНГ	2/3	1/3	2/3	2/4	-/-		
79	A. dogeli (Schulman, 1957)	ОНГ	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-		
80	A. ellobii Bregetova, 1955	ОНГ	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-		
81	Eulaelaps stabularis (C. L. Koch, 1836)	ΦГ	4/4	3/4	3/5	4/4	-/4		
82	E. kolpakovae Bregetova, 1950	ΦГ	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
83	Laelaspis astronomicus C.L. Koch, 1839	Х	-/-	-/-	3/2	1/-	2/-		
84	L. markewitschi Pirianyk, 1959	Х	-/-	-/-	3/1	2/-	-/-		
85	Ololaelaps placentula (Berlese, 1887)	С	1/2	1/1	1/2	-/-	-/-		
86	O. sellnicki Bregetova et Koroleva, 1964	С	-/-	-/-	1/2	-/-	-/-		
87	O. veneta (Berlese, 1903)	С	-/1	-/-	2/3	-/2	-/-		
88	Laelaps muris (Ljuing, 1799)	ОНГ	-/1	1/-	5/3	3/1	5/1		
89	L. multispinosus Banks, 1909	ОНГ	-/-	-/-	4/3	5/-	-/-		
90	L. clethrionomydis Lange, 1955	ОНГ	4/1	3/-	3/2	5/2	4/1		
91	L. hilaris C. L. Koch, 1836	ОНГ	3/1	1/-	4/2	3/-	3/3		
92	L. pavlovskyi Zachvatkin, 1948	ОНГ	3/-	4/-	4/-	4/-	-/-		
93	L. agilis C. L. Koch, 1836	ОНГ	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-		
94	L. micromydis Zachvatkin, 1948	ОНГ	-/-	-/-	1/-	3/-	1/-		
95	L. algericus Hirst, 1925	ОНГ	-/-	1/-	-/-	3/-	-/-		
96	Hyperlaelaps amphibius (Zachvatkin, 1948)	ОНГ	-/-	-/-	4/1	1/-	4/-		
97	H. arvalis (Zachvatkin, 1948)	ОНГ	2/-	1/-	3/-	3/-	3/-		
98	Mionyssus dubinini Bregetova, 1950	ОИГ	-/-	-/-	2/3	-/-	-/1		
99	M. ingricus Bregetova, 1950	ОИГ	1/1	-/-	1/1	-/-	-/-		
	EV	IPHIDIDAE	Berlese, 1913			1			
100	Iphidosoma belovae Davydova, 1975	Р	-/-	-/-	1/-	-/-	-/-		
	НАЕМО	GAMASIDAI	Oudemans,	1926	•	•			
101	Haemogamasus mandschuricus Vitzthum, 1931	ОНГ	-/1	-/1	-/1	2/1	-/-		
102	Hg. ambulans (Thorell, 1872)	ОНГ	4/4	3/5	4/5	3/2	2/4		
103	Hg. nidi Michael, 1892	ΦГ	3/3	1/1	2/3	2/2	2/4		
104	Hg. nidiformes Bregetova, 1955	ΦГ	2/2	-/-	1/4	2/1	-/3		

Таблица 1. (продолжение) Table 1. (continuation)

Nº	Виды клещей	Тип	Относительное обилие в природных подзонах (в очёсах/в гнёздах), в баллах по Ю.А. Песенко [Pesenko, 1982]						
		питания	ЮТ	ПТ	СЛ	ЮЛ	СТ		
	HIRST	ONYSSIDAE	Evans et Till,	1966					
105	Hirstionyssus transiliensis Bregetova, 1956	ОИГ	-/-	-/-	1/3	3/1	-/3		
106	Hi. isabellinus Oudemans, 1913	ОИГ	4/3	4/2	4/4	4/3	4/2		
107	Hi. eusoricis Bregetova, 1956	ОИГ	4/2	4/2	4/1	3/1	1/1		
108	Hi. criceti (Sulzer, 1774)	ОИГ	-/-	-/-	3/1	1/-	1/-		
109	Hi. apodemi Zuevsky, 1970	ОИГ	2/-	1/-	3/-	4/-	-/-		
110	Hi. latiscutatus Meillon et Lavoipierre, 1944	ОИГ	-/-	1/-	1/-	3/-	-/-		
111	Hi. gudauricus Razumova, 1957	ОИГ	-/-	-/-	-/2	-/-	-/3		
112	Hi. sciurinus (Hirst, 1921)	ОИГ	?**	-	-	-	-		
	DER	MANYSSIDAI	E Kolenati, 18	359					
113	Ornithonyssus bacoti Hirst, 1913	ОИГ	-/-	-/-	-/-	1/-	-/-		
114	O. sylviarum Canestrini et Fanz, 1877	ОИГ	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
115	Dermanyssus gallinae (De Geer, 1778)	ОИГ	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
	ZEI	RCONIIDAE C	anestrini, 189	91					
116	Zercon berlesei Sellnick, 1958	С	1/-	-/-	-/-	-/-	-/-		
117	Z. pustulescens Athias-Henriot, 1961	С	-/1	-/-	-/-	-/-	-/-		
118	Z. ratisbonensis Sellnick, 1944	С	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
119	Z. sinensis Petrova et Taskaeva, 1968	С	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		
120	Z. triangularis C. L. Koch, 1836	С	-/-	-/-	-/1	-/-	-/-		

Примечание. * прочерк – отсутствие вида в сборах. ** специфический паразит белок (Sciurus vulgaris). Баллы обилия не рассчитывались в связи с отсутствием репрезентативного материала.

Note. * dashes indicate the absence of a given species in samples analyzed. ** This species is a specific parasite of squirrels. We did not calculate its relative abundance due to the absence of representative samples of it.

крупные кластеры. Так, анализ данных очёсов со зверьков позволяет выделить в составе эпизойного варианта ЭФК группу доминирующих видов (кластер 1 на рис. 3), включающую несколько массовых и широко распространённых видов, и группу второстепенных видов (кластер 4 на рис. 3), куда входят виды малочисленные, либо имеющие ограниченное географическое распространение. В свою очередь, эти группы распадаются на небольшое число групп более низкого ранга (субкластеров), для которых может быть предложена экологически осмысленная интерпретация (табл. 3).

Наиболее экологически разнородным из них является субкластер 3, на долю видов которого приходится 60,3 % всех проанализированных сборов. В него входят гематофаги — эпизои и гнездово-норовые, тесно связанные с хозяевами, но не достигающие повсеместно высокого обилия, а также свободноживущие клещи (сапрофаги, разноядные, реже хищные), связь с телом хозяина у которых преимущественно форическая. Моногостальные эпизои-гематофаги (*Laelaps*

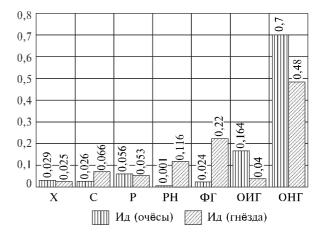


Рис. 2. Сумма значений индексов доминирования видов, составляющих отдельные группы Gamasida, выделенных по типу питания

Fig. 2. Sum totals of predominance indices calculated for all mite species included into a feeding type group

Таблица 2. Число видов Gamasida в очёсах с мелких млекопитающих и в сборах из их гнёзд Table 2. Number of Gamasida species collected from hosts' bodies and from hosts' nests

Число видов, найденных									
только в	з очёсах	только в	гнёздах		и в очёсах, и в гнёздах				
n	то же, в %	n	то же, в %	n	то же, в %				
22	18,5	29	24,4	68	57,1				

Примечание. Без учета Hirstionyssus sciurinus.

Note. Hirstionyssus sciurinus has been excluded from calculations.

multispinosus, L. muris, Hyperlaelaps arvalis, H. amphibius) в целом не достигают степени обилия, характерной для видов доминантов субкластера 2 в связи с их узкой специализацией к паразитированию на одном виде хозяина. Так, Laelaps muris и Hyperlaelaps

amphibius, крайне обильные на водяной полёвке, на других видах хозяев встречаются очень редко, что отражается на значениях индексов доминирования и обилия, рассчитываемых исходя из общего числа хозяев всех видов. Как это типично для моногостальных

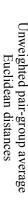
Таблица 3. Структура эпизойного аспекта ЭФК гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими на юге Западной Сибири (по данным кластерного анализа)

Table 3. The structure of the epizoic aspect of the ecological-faunistic complex of Gamasida associated with Micromammalia in the southern part of Western Siberia (based on results of the cluster analysis)

Клас- тер*	Суб- клас- тер*	Группировка	Характеристика	Виды клещей	Ио / Ид
	2	Виды-доминанты	Широко распространённые поли- и олигогостальные виды, высоко обильные по всей исследуемой территории. По типу питания — облигатные (исключительные) и факультативные гематофаги, некоторые с элементами хищничества. По характеру взаимоотношений с хозяевами и их убежищами — свободноживущие клещи с адаптацией к гнезду и гнездово-норовые паразиты с элементами эпизойности в жизненном цикле.	Hirstionyssus isabellinus Hi. eusoricis Laelaps clethrionomydis L. pavlovskyi Haemogamasus ambulans Androlaelaps glasgowi Eulaelaps stabularis	1,06/34,3
1			Поли- и олигогостальные гематофаги, широко распространённые, но не достигающие столь же высокого обилия как виды-доминанты.	Hirstionyssus apodemi Haemogamasus nidi Laelaps hilaris	0,19/6,3
	3	Виды- субдоминанты	Свободноживущие виды, сапрофаги, разноядные, реже хищники, связанные с хозяевами преимущественно форическими связями.	Lasioseius confusus Poecilochirus subterraneus P. necrophori Proctolaelaps pygmaeus Parasitus setosus P. fimetorum P. oudemansi	0,23/7,5
		Виды- специалисты	Моногостальные гематофаги, широко распространённые по исследуемой территории, но достигающие высокого обилия только на свойственных им видах хозяев. Преимущественно в интразональных местообитаниях.	Laelaps multispinosus L. muris Hyperlaelaps amphibius H. arvalis	1,44/46, 5
4	5	Второстепенные гематофаги	Гематофаги, чаще олигогостальные, с элементами эпизойности в жизненном цикле, не имеющие широкого распространения и не достигающие высокого обилия	Hirstionyssus criceti H. latiscutatus H. transiliensis Laelaps algericus L. agilis L. micromydis Haemogamasus mandschuricus H. nidiformes Omitonyssus bacoti Myonyssus ingricus M. dubinini Androlaelaps ellobii A. dogeli A. casalis	0,08/2,6
	6	Редкие и случайные свободноживущи е виды	Свободноживущие хищники, сапрофаги, разноядные, либо связанные в жизненном цикле с мелкими млекопитающими, но не достигающие высокого обилия, либо случайно попавшие на тело зверька из гнездового материала или из внешней среды.	Все остальные виды	0,09/2,8

Примечание. Номера кластеров и субкластеров соответствуют номерам на рис. 3.

Note. Numbers of clusters and subclasters correspond to these on fig. 3.



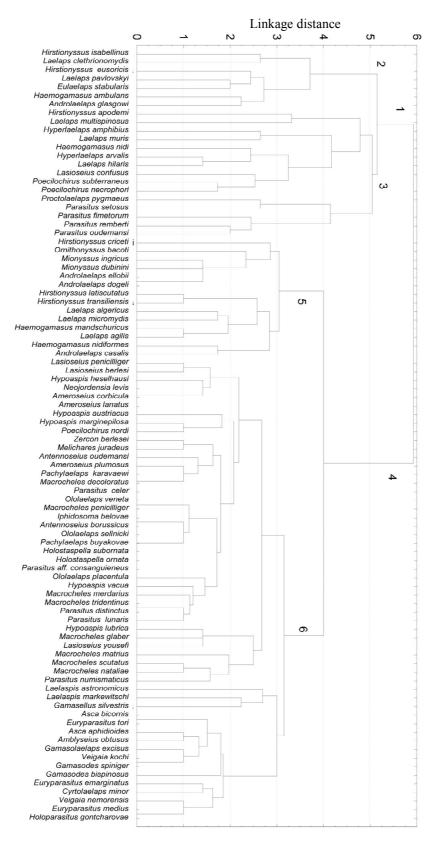


Рис. 3. Результаты кластерного анализа данных таблицы 1 (очёсы со зверьков)
Fig. 3. Results of the cluster analysis of the data from Table 1 (mites sampled from hosts' bodies only)

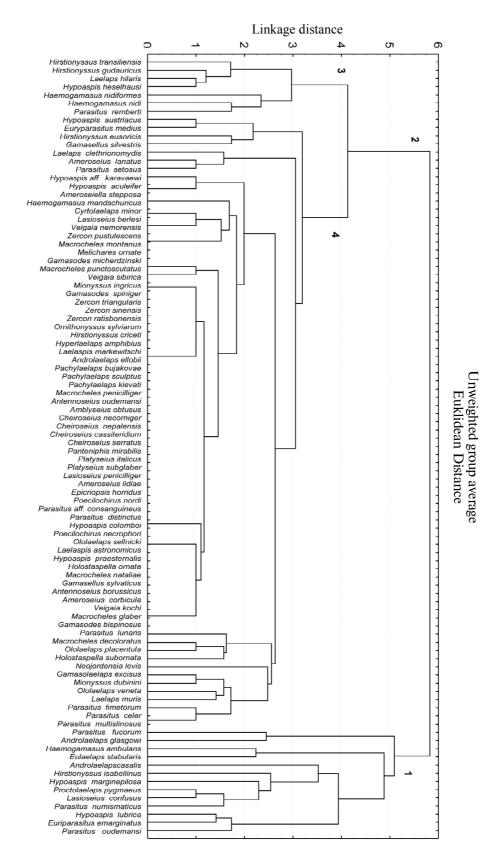


Рис. 4. Результаты кластерного анализа данных таблицы 1 (сборы из гнёзд). Fig. 4. Results of the cluster analysis of the data from Table 1 (mites sampled from mammals' nests only).

Таблица 4. Структура нидикольного варианта ЭФК гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими на юге Западно-Сибирской равнины (по данным кластерного анализа)

T-1.1. 4	T1	- C +1			C _1	1 1	C:-	1	- C C : 1-	associated with
rable 4.	The structure	or the	maicolous	aspect of	tne	ecological-	raunistic	comblex	oi Gamasida	associated with
				1		0		1		
	1.4.	1	. 1	. (**)	/Y .	0.1 . /	1 1	1.	C.1 1 .	1 • \
	Micromammal	10 111 th	e couthern	nart at \	Vactor	nn Siberia (haced on	reculte o	t the clireter	ama larere l
	wiici Omamina	ia iii tii	ic southern	partor	V CSLC	ili bibella (Dascu On	. i Couito O.	i tiic ciustei a	111a1 (

Клас- тер	Суб- кластер	Группировка	Характеристика группировки	Виды клещей	Ио, экз / И _Д ,%
1		Виды- доминанты	Гематофаги и свободноживущие клещи, в своих жизненных циклах тесно связанные с гнёздами мелких млекопитающих. Широко распространены по исследуемой территории и повсеместно достигают высокого обилия. Составляют основу нидикольного комплекса гамазовых клещей исследуемого региона	Hirstionyssus isabellinus Haemogamasus ambulans H. nidiformes H. nidi Androlaelaps glasgowi A. casalis Eulaelaps stabularis Lasioseius confusus Proctolaelaps pygmaeus Parasitus oudemansi P. numismaticus P. remberti Macrocheles matrius Hypoaspis marginepilosa H. lubrica Euparasitus emarginatus	18,83/8 9,4
2	3	Второстепен- ные гемато- фаги	Гематофаги, либо эпизои, более тяготеющие к телу хозяина, либо представители гнездово-норового комплекса, по каким-либо причинам малообильные на исследуемой территории.	Hirtsionyssus eusoricis H. criceti H. gudauricus H. transiliensis Mionyssus dubinini M. ingricus Laelaps multispinosus L. clethrionimydis L. muris L. hilaris Haemogamasus mandshuricus Omitonyssus sylvarum Hyperlaelaps amphibius Androlaelaps ellobii	0,62/3,3
	4	Редкие и слу- чайные сво- бодноживущие виды	Виды свободноживущих клещей, либо связанные в норме с гнёздами мелких млекопитающих, но по какой-либо причине малообильные, либо – случайно попавшие в гнездо зверька из внешней среды.	Все остальные виды	1,38/7,3

паразитов [Dogiel, 1962; Kennedy, 1975], на «своём» хозяине виды-специалисты достигают огромной численности. Так, на долю четырёх видов данного субкластера приходится больший объём сборов, чем на долю всех видов субкластера 2 (14016 экз. и 10316 экз., соответственно). Другие виды-гематофаги субкластера 3 (Hirstionyssus apodemi, Haemogamasus nidi, Laelaps hilaris), которых можно назвать субдоминантами эпизойной группировки, являются полии олигогостальными и на исследуемой территории характеризуются устойчиво сниженным, в сравнении с доминантами, обилием, в сочетании с широкой географической распространённостью. Причины этого установить сложно. Возможно, здесь играют роль региональные особенности исследуемой территории, а также специфика конкурентных отношений между эпизоями. Наконец, высокое и устойчивое обилие в очёсах некоторых видов свободноживущих клещей, возможно, объясняется их адаптацией к форезии на млекопитающих [Davydova, Nikolskiy, 1986]. В этом случае основную роль играют не трофические (как у гематофагов), а форические связи.

Следует отметить, что в отношении малочисленных свободноживущих Gamasida, составляющих субкластер 6 на рис. 3, невозможно сказать с определён-

ностью, чем обусловлено их низкое обилие в очёсах. Возможно, эти виды сами по себе редки на исследуемой территории, но не исключено, что в норме они не связаны с телом хозяина, и их нахождение там случайно.

В составе нидикольного варианта ЭФК также выделяются два основных кластера (рис. 4), объединяющие доминирующие (кластер 1) и второстепенные (кластер 2) виды. Второй кластер довольно естественно распадается на два субкластера, в первый из которых (3) попали виды-гематофаги, во второй (4) — малочисленные свободноживущие виды, для которых характерны разные типы питания (табл. 4). Из гематофагов в кластере 2 встречаются в основном преимущественные эпизои (род *Laelaps* и т.д.), низкое обилие которых в гнёздах объясняется приуроченностью к телу хозяина.

Четыре вида — Androlaelaps glasgowi, Eulaelaps stabularis, Hirstionyssus isabellinus и Haemogamasus ambulans входят в группировки доминантов как эпизойного, так и нидикольного вариантов ЭФК на юге Западно-Сибирской равнины. Их объединяет отсутствие ярко выраженной гостальной приуроченности (т.е. полигостальность) и сочетание гематофагии с другими формами питания, в частности, с хищничеством (кроме Hi. isabellinus, который является

облигатным исключительным гематофагом).

Таким образом, на долю относительно небольшого числа видов клещей, составляющих группировки доминантов и субдоминантов, приходится основная доля в проанализированных нами сборах. Число второстепенных видов гораздо больше, но их абсолютное и относительное обилие значительно ниже.

Благодарности

Финансовая поддержка исследования получена от РФФИ (проект № 15-44-04030_сибирь_р) и от Министерства образования и науки РФ (госзадание № 6.1957.2014/K).

Литература

- Balashov Yu.S. 1982. [Host-parasitic relationships between arthropods and terrestrial vertebrates]. Leningrad: Nauka. 320 p. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 2000. [The evolution of the nest and burrow parasitism in insects and mites] // Entomologicheskoye Obozreniye. Vol.79. No.4. P.925–939. [In Russian].
- Beklemishev V.N. 1970. [The biocoenological basis of comparative parasitology] Moscow: Nauka. 502 p. [In Russian].
- Bogdanov I.I. 1985. [The ecological-faunistic complexes of mites (Parasitiformes) and fleas (Siphonaptera) associated with Micromammalia and their nests of the Western-Siberian Lowland] // Subbotina L.S. (ed.): Prirodnoochagovyye bolezni cheloveka. Omsk. P.87–93. [In Russian].
- Bregetova N.G. 1956. [Gamasid mites (Gamasoidea): A brief key]

 // Opredeliteli po faune SSSR, izdavayemye Zoologicheskim
 Institutom AN SSSR. Vol.61. P.1–246. [In Russian].
- Bregetova N.G., Bulanova-Zakhvatkina E.M., Volgin V.I. et al. 1955. Mites of rodents of the USSR fauna // Opredeliteli po faune SSSR, izdavayemye Zoologicheskim Institutom AN SSSR. Vol.59. P.1–460. [In Russian].
- Davydova M.S. 1969. [Key to mites of the family Parasitidae Oudemans, 1901 of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka. 102 p. [In Russian].
- Davydova M.S. 1976 [Gamasid mites of the family Parasitidae of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka. 199 p. [In Russian].
- Davydova M.S. 1982. [Mites of Northern Asia (the genus *Gamasellus* Berlese, 1892, Parasitiformes, Gamasina)].

- Novosibirsk: Nauka. 85 p. [In Russian].
- Davydova M.S., Nikolsky V.V. 1986 [Gamasid mites of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka. 123 p. [In Russian].
- Dogiel V.A. 1962. [The general parasitology]. Leningrad: Leningrad University Press. 464 p. [In Russian].
- Ghilarov M.S. (ed.). 1977. [Key to soil-dwelling mites Mesostigmata]. Leningrad: Nauka. 718 p.
- Kennedy C.R. 1975. Ecological animal parasitology. Oxford etc: Blackwell Scientific Publications. 163 p.
- Lyovushkin S.I. 1974. [Raising a question about the ecological-faunistic complex] // Zhurnal Obshchey Biologii. Vol.35. No.5. P.692–709. [In Russian].
- Kucheruk V.V., Korenberg E.I. 1964. [The quantitative census of the most important hot-blooded vectors of diseases] // Petrishcheva P.A., Olsufiev N.G. (eds.): Methods of investigations of the natural foci of diseases. Moscow: Meditsina. P.129–153. [In Russian].
- Men Yan-Tsun. 1959. [Fauna and ecology of the nest-burrow gamasid mites in a foucs of mite encephalitis and materials of the ecology of mite *Haemolaelaps casalis*]. Avtoreferat dissertatsii ... kandidata biologicheskikh nauk. Moscow. 23 p. [In Russian].
- Pesenko Yu.A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Proctor H., Owens I. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution // Trends in Ecology & Evolution. Vol.21. No.9. P.358–364.
- Radovsky F.J. 1985. Evolution of mammalian mesostigmatid mites // Kim K.C. (ed.): Coevolution of parasitic arthropods and mammals. New-York: Wiley-Interscience. P.441–568.
- Sosnina E.F. 1967. [An attempt of the biocoenotic analysis of the complex of arhropods found on rodents] // Parazitologicheskiy Sbornik AN SSSR. V. 23. P. 61-69. [In Russian].
- Tagiltsev A.A., Tarasevich L.N. 1982. [Arthopods of the refugial complex in the natural foci of arthropod-borne infections]. Novosibirsk: Nauka. 229 p. [In Russian].
- Tagiltsev A.A., Tarasevich L.N., Bogdanov I.I., Yakimenko V.V. 1990. [The study of arthropods of the refugial compexes in the natural foci of the transmissive viral infections: A guide]. Tomsk: Tomsk State University Press. 106 p. [In Russian].
- Vysotskaya S.O. 1967. [The biocoenotic relationships among ectoparasites of rodents and dwellers of rodents' nests] // Parazitologicheskiy Sbornik AN SSSR. Vol.23. P.19–60. [In Russian].
- Zemskaya A.A. 1973 [Parasitic gamasid mites and their medical significance]. Moscow: Meditsina. 167 p. [In Russian].
- Zhovtyi I.F. 1966 [An account of ecology of fleas in Siberia and Far East: the rat fleas] // Izvestiya Irkutskogo Protivochumnogo Instituta. Vol.26. P.282–308. [In Russian].