

УДК 576.895.775

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, ХОЗЯИННАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ
И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НИШ У БЛОХ (SIPHONAPTERA)
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЛЬМЕНЬ-ВОЛХОВСКОЙ НИЗИНЫ**

© В. С. Вашенок

Представлены данные по видовому составу, хозяйинной приуроченности, годичным циклам и численности блох мелких млекопитающих. На основе сопоставления годичных циклов разных видов блох рассматривается проблема дифференциации ниш у этих эктопаразитов.

Опубликованные к настоящему времени сведения о блохах мелких млекопитающих Ильмень-Волховской низины, по результатам наших стационарных наблюдений, ограничиваются данными для 3 видов — рыжей полевки, обыкновенной бурозубки и малой лесной мыши (Вашенок, Третьяков, 2003, 2004, 2005). В настоящей работе представлены материалы по другим видам мелких млекопитающих и подводятся итоги 6-летним наблюдениям. В этой связи приводится аннотированный список блох, обнаруженных на обследованной территории, анализируются в сравнительном аспекте паразитарные связи этих эктопаразитов с разными хозяевами, их численность и другие особенности экологии. Принимая во внимание, что многим млекопитающим свойственны не отдельные виды блох, а их многовидовые комплексы, рассмотрен также вопрос о расхождении ниш у этих насекомых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводились с июня 1999 по апрель 2005 г. в окрестностях пос. Оскуй (Чудовский р-н Новгородской обл.), расположенном на восточной окраине средней части Ильмень-Волховской низины. Ландшафтные особенности территории, на которой проводился сбор материала, были описаны ранее (Балашов и др., 2002). Для отлова зверьков использовались ловушки Геро.

Материал по блохам мелких млекопитающих был получен главным образом со зверьков, добытых в лесных биотопах, представленных преимущественно вторичными смешанными лесами. Помимо этого, ловушки расставлялись на небольших участках пустошей, поросших сорной растительностью, где селится обыкновенная полевка и иногда встречается полевая мышь.

За период наблюдений было отловлено 4590 мелких млекопитающих 10 видов (табл. 1). Из обитателей лесных биотопов к многочисленным сле-

Таблица 1

Видовой состав мелких млекопитающих и количество собранных с них блох
 Table 1. Examined species of small mammals and the numbers of fleas collected

Виды мелких млекопитающих	Количество зверьков		Собрано блох	
	абс.	%	абс.	%
Рыжая полевка <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780)	2409	52.5	1942	56.1
Красная полевка <i>C. rutilus</i> (Pallas, 1779)	4	0.1	7	0.2
Обыкновенная полевка <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1779)	53	1.2	116	3.3
Темная полевка <i>M. agrestis</i> (L., 1761)	15	0.3	21	0.6
Малая лесная мышь <i>Apodemus uralensis</i> (Pallas, 1811)	300	6.5	110	3.2
Желтогорлая мышь <i>A. flavicolis</i> (Melchior, 1834)	33	0.7	24	0.7
Полевая мышь <i>A. agrarius</i> (Pallas, 1771)	9	0.2	6	0.2
Обыкновенная буроzubка <i>Sorex araneus</i> L., 1758	1433	31.2	1174	33.9
Малая буроzubка <i>S. minutus</i> L., 1766	327	7.1	51	1.5
Обыкновенная кутора <i>Neomys fodiens</i> (Pennant, 1771)	7	0.2	10	0.3
Итого:	4590	100.0	3461	100.0

дует отнести рыжую полевку и обыкновенную буроzubку. Другие виды были малочисленными (малая лесная мышь и малая буроzubка) или редкими (красная и темная полевки, желтогорлая мышь и обыкновенная кутора).

В сезон наиболее высокой численности (август—сентябрь) средний за период наблюдений процент попадания в ловушки рыжей полевки составил 17.8, обыкновенной буроzubки 11.7, малой лесной мыши — 4, малой буроzubки — 2.1. Зверьки других видов отлавливались спорадически.

Обыкновенная полевка селится на отдельных изолированных участках заброшенных полей. Единичные зверьки, кроме того, отлавливались на окраинах леса. Средний процент попадания обыкновенной полевки в местах ее поселений в летне-осенний период составил 4.2. В этих же биотопах спорадически отлавливалась полевая мышь.

Для оценки видового разнообразия блох, паразитирующих на разных прокормителях, рассчитывался индекс Шеннона по формуле $H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$, где S — общее число видов, а P_i — доля i -го вида (Бигон и др., 1989). Степень общности видового состава блох, связанных с разными животными, определялась по формуле Чекановского—Сьеренсена (Песенко, 1982):

$I_{cs} = \sum \min(P_{ij}, P_{jk})$, т. е. по сумме минимальных значений долей видов блох в сборах с попарно сравниваемых хозяев. В связи с тем что по редким видам зверьков был собран крайне небольшой материал,

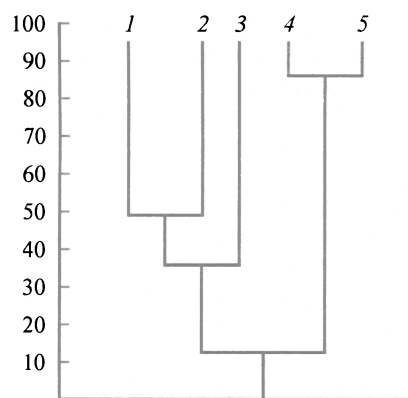


Рис. 1. Сообщества блох мелких млекопитающих, сгруппированные по степени сходства видового состава.

1 — рыжая полевка, 2 — лесная мышь, 3 — обыкновенная полевка, 4 — обыкновенная буроzubка, 5 — малая буроzubка.

Fig. 1. Dendrogram showing the resemblance of the communities of fleas parasitizing small mammals by the species composition.

сравнение по этим показателям мы вынужденно ограничили 5 видами прокормителей блох — рыжей и обыкновенной полевками, малой лесной мышью, обыкновенной и малой бурозубками. Дендрограмма (рис. 1), иллюстрирующая степень общности видового состава блох разных хозяев по результатам кластерного анализа, строилась по методу одиночного присоединения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав блох мелких млекопитающих

На мелких млекопитающих было обнаружено 13 видов блох, принадлежащих к 4 семействам (табл. 2).

Сем. CERATOPHYLLIDAE

Amalaraeus penicilliger — наиболее многочисленный паразит рыжей полевки, составивший в сборах с этого зверька 30.6 %. Имеет своеобразный годичный цикл. При круглогодичном существовании имаго его численность снижается в теплый период года, начинает повышаться осенью и достигает максимального уровня в конце зимы или чаще ранней весной (в марте). Во время максимальных подъемов в зимне-весенний период индексы обилия (ИО) доходили в зависимости от года до 1.5—3.95. Летом этот показатель обычно не выходил за пределы сотых долей единицы и лишь в отдельные годы поднимался до 0.11—0.15.

Megabothris turbidus способен паразитировать на разных видах грызунов, но наиболее тесно связан с мышами рода *Apodemus*, а в наших условиях с малой лесной мышью. В общем количестве блох, собранных со зверьков этого вида, его доля составила 43.6 %. Характерно также, что при свойственной малой лесной мышши низкой по сравнению с другими грызунами общей численностью блох, ИО этого вида на ней был выше, чем на рыжей полевке. Характерно также, как это отмечалось ранее (Вашенок, Третьяков, 2005), что *M. turbidus* не отмечен севернее границы распространения малой лесной мышши.

M. walkeri в разных частях своего ареала характеризуется как паразит водяной полевки. На обследованной же территории, где водяная полевка не была отмечена, этот вид отличался выраженной приуроченностью к обыкновенной полевке. Отдельные особи найдены также на рыжей и темной полевках и обыкновенной бурозубке. *M. walkeri* встречался на зверьках с апреля по октябрь. На обыкновенной полевке средний ИО составил 1.13. Наиболее высокие показатели численности наблюдались в теплый период года — с июня по август. Максимальный ИО, отмеченный в июне 2002 г., достигал 3.31.

Сем. STENOPHTHALMIDAE

Stenophthalmus agyrtes — паразит разных видов грызунов. На обследованной территории он постоянно встречался на рыжей и обыкновенной полевках, малой лесной и желтогорлой мышах и, кроме того, отмечен на темной полевке и бурозубках. Активное паразитирование этого вида приурочено к весенне-летнему периоду, в течение которого он давал 2 подъема численности. Один из них (весенний) наблюдался в апреле или в мае и был об-

Таблица 2
Таксономический состав и количество блох, собранных с мелких млекопитающих
Table 2. Taxonomic composition and abundance of fleas collected on small mammals

Таксоны блох	Виды мелких млекопитающих										Итого
	Рыжая полевка	Красная полевка	Обыкновенная полевка	Темная полевка	Лесная мышь	Желтогорлая мышь	Полевая мышь	Обыкновенная бурозубка	Малая бурозубка	Обыкновенная кутора	
Сем. Ceratophyllidae											
<i>Amalaraeus penicilliger</i> (Grube, 1851)	594 (30.6)*	3	4 (3.4)	1 (4.8)	1 (0.9)	3 (12.5)		8 (0.7)			616 (17.8)
<i>Megabothris turbidus</i> (Rothschild, 1909)	278 (14.3)	2	9 (7.8)	6 (28.6)	48 (43.6)	5 (20.8)	6	6 (0.5)			358 (10.3)
<i>M. walkeri</i> (Rothschild, 1902)	10 (0.5)		60 (51.7)	2 (9.5)				6 (0.5)			78 (2.3)
Сем. Ctenophthalmidae											
<i>Ctenophthalmus agyrtes</i> (Heller, 1896)	128 (6.6)		12 (10.3)	1 (4.8)	29 (26.4)	5 (20.8)		14 (1.2)	2 (3.9)		191 (5.5)
<i>Ct. bisocdentatus</i> Kolenati, 1863	1 (0.1)				2 (1.8)			1 (0.1)			4 (0.1)
<i>Ct. uncinatus</i> (Wagner, 1898)	557 (28.7)	1	16 (13.8)	10 (47.6)	26 (23.6)	11 (45.8)		31 (2.6)	1 (2.0)	1	654 (18.9)
<i>Doratopsylla dasyncema</i> Rothschild, 1897	9 (0.5)							438 (37.3)	23 (45.1)	1	471 (13.6)
<i>Palaeopsylla soricis</i> (Dale, 1898)	21 (1.1)							636 (56.2)	23 (45.1)	7	687 (19.8)
<i>Rhadinopsylla integella</i> Rothschild et Jordan, 1921	24 (1.2)							1 (0.1)			25 (0.7)
Сем. Hystrichopsyllidae											
<i>Hystrichopsylla talpae</i> (Curtis, 1826)	28 (1.4)	1	3 (2.6)					22 (1.9)			54 (1.6)
Сем. Leptopsyllidae											
<i>Amphipsylla rossica</i> Wagner, 1912	6 (0.3)		6 (5.2)								12 (0.3)
<i>Peromyscopsylla bidentata</i> (Kolenati, 1863)	231 (11.9)		6 (5.2)	1 (4.8)	1 (0.9)			8 (0.7)	2 (3.9)	1	250 (7.2)
<i>P. silvatica</i> (Meinert, 1896)	55 (2.8)				3 (2.7)			3 (0.3)			61 (1.8)
Индексы разнообразия Шеннона	1.77		1.5		1.31			1.07	1.05		

Примечание. * — в скобках приведен индекс доминирования.

условлен выплодом блох, перезимовавших в коконах. Второй подъем (летний) отмечался в июле или в августе и был связан с выходом имаго новой генерации. Затем численность снижалась. Отдельные особи иногда встречались и в зимний период. Средние ИО *Ct. agyrtes*, рассчитанные за весенне-летний период, с апреля по август, на рыжей и обыкновенной полевках соответственно составили 0.09 и 0.26, а на малой лесной и желтогорлой мышях — 0.14 и 0.17. Наименьшие показатели численности, таким образом, отмечены на рыжей полевке, а наиболее высокие — на обыкновенной.

Ct. bisoctodentatus — специфический паразит крота, численность которого в обследованном регионе была крайне низкой и сборы с этого зверька не проводились. Тем не менее блохи этого вида были отмечены по спорадическим находкам (5 экз.) с апреля по сентябрь на рыжей полевке, лесной мышши и обыкновенной бурозубке.

Ct. uncinatus наиболее тесно связан с рыжей и другими полевками рода *Clethrionomys*. Нами этот вид отмечен на всех обитателях лесных биотопов и, кроме того, на обыкновенной полевке. Как и *Ct. agyrtes*, он приурочен к теплему времени года, и у него также и в те же сроки наблюдалось 2 подъема численности. Средний ИО, рассчитанный для весенне-летнего периода, на рыжей полевке составил 0.4, на обыкновенной — 0.31, на желтогорлой мышши — 0.38, на малой лесной мышши был самым низким — 0.13. Максимальные показатели, наблюдавшиеся на рыжей полевке в апреле, в разные годы варьировали от 1.59 до 2.87. Обращают на себя внимание сравнительно высокие показатели численности этого вида на обыкновенной полевке. Судя по литературным данным (Сазонова, 1960), по мере продвижения этого грызуна на север и с утратой своего основного паразита *Ct. assimilis* (Taschenberg, 1980) удельный вес *Ch. uncinatus* возрастает. Причем он не ограничивается лесными биотопами. Так, по данным Высоцкой и Сазоновой (1953), этот вид был доминирующим на обыкновенной полевке в луго-полевых биотопах, где рыжая полевка и другие лесные грызуны отсутствовали.

Doratopsylla dasyncnema — паразит бурозубок и обыкновенной куторы. Нами эти блохи собраны преимущественно с обыкновенной бурозубки и в небольшом количестве с малой бурозубки. На обыкновенной куторе отмечено по 1 особи, но принимая во внимание литературные данные (Высоцкая, Сазонова, 1953; Дарская, 1953; Сазонова, 1963а, б), можно предполагать, что этот зверек и на обследованной территории является одним из хозяев этого вида. На грызунах, за исключением редких находок на рыжей полевке, этот вид не встречался. На обыкновенной бурозубке имаго *D. dasyncnema* появлялись после зимнего перерыва, как правило, в апреле, редко в конце марта, давали в течение весны, лета и осени 3 подъема численности, а после последнего, приходившегося на сентябрь или октябрь, их численность снижалась. Отдельные особи иногда встречались до января. Средний за период наблюдений индекс доминирования (ИД) составил 37.3, а ИО — 0.31. Максимальные показатели обилия, наблюдавшиеся во время подъемов численности, в разные годы весной колебались в пределах 0.53—1.28, летом варьировали от 0.38 до 1.86, осенью — от 0.4 до 1.14. На малой бурозубке этот вид блох отмечался с перерывами с мая по ноябрь. Их средний ИО за период наблюдений составил 0.07, а его максимальный уровень не поднимался выше 0.43. Примечательно, что *D. dasyncnema* на этих зверьках в отличие от обыкновенной бурозубки не уступал по численности другому специфическому для землероек паразиту — *Palaeopsylla soricis*: ИД для обоих видов

составил 45.1. Можно также отметить, что *D. dasyncnema* обнаруживался на малой бурозубке, как правило, во время повышения его численности на обыкновенной бурозубке.

Palaeopsylla soricis использует тот же круг хозяев, что и предыдущий вид и имеет сходную с ним фенологию паразитирования. Нами, помимо 3 видов обследованных насекомоядных, он спорадически отмечался только на рыжей полевке. Как и *D. dasyncnema*, *P. soricis* наиболее обилен был на обыкновенной бурозубке и малочислен на малой. Выплаживаясь в апреле, он, как и *D. dasyncnema*, давал на обыкновенной бурозубке 3 подъема численности, а отдельные особи встречались до января. Средний за период наблюдений ИД этого вида составил 56.2 %, а ИО — 0.44. Показатели обилия в периоды подъемов численности в разные годы весной варьировали от 1.14 до 4.2, летом — от 0.31 до 1.09, а осенью — от 1.23 до 4.79. На малой бурозубке ИД составил 45.1 %, а ИО — 0.07, т. е. оба показателя были такими же, как у *D. dasyncnema*. На этом зверьке наблюдалось 2 подъема численности *P. soricis* — в апреле и в октябре, когда ИО поднимались соответственно до 0.36 и 0.49. Вместе с тем в отличие от обыкновенной бурозубки он отсутствовал в сборах с малой бурозубки в теплый период года с мая по июль, а также в ноябре и декабре, но выявлялся по отдельным особям с января по март. При крайне небольшом количестве блох, собранных с обыкновенной куторы, следует все-таки отметить, что большинство из них (7 из 10) принадлежало к *P. soricis*.

Rhadinopsylla integella — паразит мелких лесных грызунов, приуроченный к холодному времени года. За исключением одной особи, снятой с обыкновенной бурозубки, блохи этого вида собраны исключительно с рыжей полевки. Появляясь в сентябре—октябре, они отмечались с перерывами до апреля. В условиях обследованной территории *Rh. integella* отличался крайне низкой численностью. В свойственный этому виду сезон паразитирования помесячные ИО варьировали от 0 до 0.08.

Сем. HYSTRICHOPSYLLIDAE

Hystrichopsylla talpae — поликсенный вид, способный паразитировать на разных грызунах и насекомоядных. С наибольшим постоянством эти блохи встречались в сборах с рыжей полевки и обыкновенной бурозубки и, кроме того, найдены на обыкновенной и красной полевках. Они появлялись в июле и встречались до октября, а затем после перерыва отдельные особи отмечались в январе (1 экз.) и марте. Их среднемесячные ИО в летне-осенний период на рыжей полевке и обыкновенной бурозубке не превышали 0.04, а максимальные не поднимались выше 0.11. Годичный цикл *H. talpae* во многом остается неясным. Судя по литературным данным (Rosicky, 1957; Jugik, 1968; Дарская, 1970), этот вид следует отнести к осенне-зимним паразитам, но, как предполагает Дарская, он имеет 1 генерацию, выплод которой растянут (в наших условиях с июня до сентября—октября), а единичные особи осеннего выплода могут доживать до весны.

Сем. LEPTOPSYLLIDAE

Amphipsylla rossica в северной части своего ареала является, судя по литературным сведениям, паразитом обыкновенной полевки, спорадически встречающимся и на других грызунах. По данным Сазоновой (1963а) и Косминского (1970), этот вид паразитирует, размножается и выплаживается в

течение круглого года. Нами отдельные особи этих блох отмечались на рыжей полевке с января по март и в октябре, их доля от общего количества собранных с нее блох составила всего 0.3 %, а индексы обилия в месяцы обнаружения находились в пределах 0.01—0.02. На обыкновенной полевке этот вид отмечен в мае—июне. Его доля в общем количестве собранных с нее блох была значительно выше (5.2 %), а ИО за те же месяцы составил 0.2. Наиболее северные места находок этого вида не выходят, как правило, за пределы 60° с. ш. Исключение представляет указание Световидовой (1951) на его обнаружение в Архангельске. Вместе с тем на смежной территории в Коми (Новожилова, 1967) на такой же широте и южнее обитает другой представитель этого рода — *A. sibirica* (Wagner, 1898). *A. rossica* не был обнаружен также на Карельском перешейке (Высоцкая, Сазонова, 1953). В связи с тем что *A. rossica* в Архангельске был собран с крыс, не исключена возможность его завоза с этими грызунами, хотя нельзя полностью исключить ошибку в определении. Учитывая сказанное, можно полагать, что окрестности Осуя следует отнести к одному из наиболее северных мест обитания этого вида.

Peromyscopsylla bidentata — осенне-зимний паразит полевок рода *Clethrionomys*, основным хозяином которому на обследованной территории служит рыжая полевка. На других мелких млекопитающих (обыкновенная и темная полевки, малая лесная мышь, обыкновенная и малая бурозубки) встречался крайне редко. Выплаживаясь в сентябре—октябре, эти блохи существовали до марта и за этот период давали 3 подъема численности. Средний ИО в период существования имаго составил 0.19, а во время подъемов численности варьировал в разные годы в пределах 0.08—0.58. При этом по средним показателям за период наблюдений прослеживалось понижение уровня подъемов от осени к весне.

P. silvatica — паразит грызунов, преимущественно полевок, обитающих в лесных биотопах. Его особенностью является моновольтинность и связанная с этим непродолжительность существования имаго. На обследованной территории основным хозяином этого вида является рыжая полевка. Помимо этого, он отмечен на малой лесной мыши и обыкновенной бурозубке. Выплод начинался в августе, максимальная численность в разные годы приходилась на сентябрь, октябрь или ноябрь, а в декабре они всегда исчезали. Следует отметить, что в условиях обследованной территории этот вид отличался низкой численностью. В некоторые годы эти блохи в осенних сборах отмечались лишь по отдельным особям. Максимальные ИО на рыжей полевке в разные годы варьировали от 0.03 до 0.25.

Сообщества блох мелких млекопитающих

Грызуны и мелкие насекомоядные образуют в качестве прокормителей блох 2 хорошо обособленные группы (рис. 1), отличающиеся видовым составом связанных с ними эктопаразитов и его разнообразием.

На насекомоядных, представленных в наших отловах обыкновенной и малой бурозубками и в небольшом числе обыкновенной куторой, обитают 2 специфических для них (олигоксенных) паразита — *P. soricis* и *D. dasyncnema* и поликсенный паразит — *H. talpae*, который отмечен только на обыкновенной бурозубке и, как уже указывалось, отличался крайне низкой численностью. По сравнению с другими мелкими млекопитающими обыкновенная и малая бурозубки имели самые низкие показатели разнообразия (со-

ответственно 1.07 и 1.05) и наиболее высокий уровень индекса общности собранных с них блох (86.3 %). Вместе с тем эти зверьки резко отличались по численности связанных с ними эктопаразитов. Средний ИО блох за период наблюдений на обыкновенной бурозубке составил 0.82, на малой — 0.16, т. е. разница была более чем 5-кратной. Для двух специфичных для землероек видов *D. dasyncema* и *P. soricis* этот показатель по сборам с обыкновенной бурозубки соответственно составил 0.31 и 0.44, а для малой бурозубки 0.07 для обоих видов. Наши материалы не дают полного представления о блохах обыкновенной куторы, но, принимая во внимание литературные данные (Высоцкая, Сазонова, 1953), на ней паразитируют эти же виды. Следует также отметить, что оба вида имели одинаковую фенологию паразитирования, которое прерывалось в холодный период года. *H. talpae* не был обнаружен на обыкновенной куторе и малой бурозубке, но, судя по литературным данным (Высоцкая, Сазонова, 1953; Дарская, 1953; Сазонова, 1963; Назарова, 1981), эти зверьки также принимают участие в поддержании существования этого вида.

На грызунах, включая *H. talpae*, паразитирует 10 видов блох.

Наибольшим таксономическим разнообразием отличаются блохи рыжей полевки (индекс разнообразия — 1.77). Без учета «чужих блох», попадающих на этого грызуна «случайно» со зверьков, обитающих в тех же или соседних биотопах, на этом грызуне паразитируют 8 видов — *A. penicilliger*, *Ct. agyrtes*, *Ct. uncinatus*, *H. talpae*, *M. turbidus*, *P. bidentata*, *P. silvatica*, *Rh. integella*. В совокупности они образуют многовидовой комплекс. В качестве его особенности следует отметить значительное разнообразие годовых циклов, которое обуславливает паразитирование блох на рыжей полевке в течение круглого года. Входящие в его состав виды, не отличаясь строгой специфичностью, способны использовать и других прокормителей. Численность и ее сезонная динамика у отдельных видов блох рыжей полевки рассматривались ранее (Вашенко, Третьяков, 2003). Здесь же отметим, что наиболее высокие средние за период наблюдений совокупные ИО наблюдались весной в марте—апреле, когда они (в оба месяца) поднимались до 2.57. К лету численность блох на зверьках снижалась. В июне—июле этот показатель был на уровне 0.65—0.84, а в августе опускался до 0.38. Осенью ИО колебались в пределах 0.47—0.94, а зимой — от 0.84 до 1.43. Среднемесячный за период наблюдений ИО составил 1.13.

Другой обитатель лесных биотопов — малая лесная мышь, по сравнению с рыжей полевкой отличалась малым числом видов блох и низким уровнем их численности. Индекс разнообразия для блох, собранных с этого зверька, составил 1.31, а средний совокупный ИО — 0.37. К числу паразитов малой лесной мыши можно отнести лишь 3 вида — *Ct. agyrtes*, *Ct. uncinatus* и *M. turbidus*, которые входят также в состав блох рыжей полевки, но в ином соотношении. На малой лесной мыши доминирующее положение занимает *M. turbidus*, доля которого составила 43.6 %. Более того, при общей низкой численности блох средний ИО этого вида превысил этот же показатель на рыжей полевке (соответственно 0.16 и 0.12). На лесной мыши по сравнению с рыжей полевкой возрастает доля *Ct. agyrtes* и снижается доля *Ct. uncinatus*. Следует также отметить отсутствие блох в зимних сборах с этих зверьков (Вашенко, Третьяков, 2005).

Можно предполагать, что существование сообщества блох рыжей полевки и малой лесной мыши в определенной степени обособлено, а наличие общих видов не может свидетельствовать об интенсивном обмене эктопаразитами между этими грызунами.

Сделать определенные выводы, по нашим материалам, о блохах красной и темной полевки и желтогорлой мыши, также приуроченным к лесным биотопам, но малочисленным, не представляется возможным. Можно лишь отметить, что на них обнаружены те же виды, что и на рыжей полевке. Вместе с тем наряду с малым количеством осмотренных темных полевки обращает на себя внимание значительное число обнаруженных видов (6). Принимая во внимание литературные данные (Smit, 1969), можно также предположить, что находки *M. walkeri* на этом зверьке не являются случайными.

Обыкновенная полевка, несмотря на низкую численность и мозаичное распространение, по разнообразию обнаруженных видов уступает лишь рыжей полевке. Следует также отметить, что индекс разнообразия, составивший для этого грызуна 1.5, по всей вероятности, занижен, так как сборы проведены главным образом в теплое время года (июнь—август). На этот период пришлось 87 % осмотренных зверьков, тогда как данные об эктопаразитах, приуроченных к другим сезонам, не считая отдельных находок, в наших материалах отсутствуют. Для летнего же сезона следует отметить высокий показатель численности блох на этом зверьке. Совокупный ИО за 3 летних месяца составил 2.3. Особенно высоким он был в июне — 4.59. Рассчитанный за этот же период средний ИО блох на рыжей полевке составил 0.43 и ни в один из этих месяцев не поднимался выше 1.33. Нами на обыкновенной полевке обнаружены блохи 7 видов. Из них для двух, *A. rossica* и *M. walkeri*, она служит основным хозяином. Первый вид тесно связан с этим грызуном на большей части своего ареала. Наши сборы проведены на его северной окраине, где он становится малочисленным. Для второго вида в качестве основного хозяина, что уже отмечалось, приводится, как правило, водяная полевка. Доминирующее положение его на обыкновенной полевке при высоких показателях численности можно считать особенностью по крайней мере обследованной части Ильмень-Волховской низины. Возможно, это вызвано ландшафтными особенностями — высокой степенью заболоченности и обусловленной этим повышенной влажностью почвы. 4 вида — *Ct. agyrtes*, *Ct. uncinatus*, *M. turbidus* и *H. talpae* — общие для обыкновенной полевки и других грызунов, а последний также и для насекомыхоядных. *A. penicilliger* в пределах лесной зоны постоянно встречается на обыкновенной полевке и даже может выплаживаться в ее гнездах (Сазонова, 1963), но его численность на этом зверьке всегда ниже, чем на рыжей полевке. Причем наиболее высокие показатели обилия этого вида отмечаются на обыкновенной полевке, поселяющейся в лесных биотопах (Назарова, 1981). Судя по всему, существование блох *A. penicilliger* на этом зверьке поддерживается за счет их притока с основного хозяина — рыжей полевки.

С полевых мышей, отловленных в тех же биотопах, где обитает обыкновенная полевка, снято всего 6 блох, но все они принадлежали к одному виду — *M. turbidus*, наиболее тесно связанному с мышами рода *Apodemus*.

Дифференциация видовых ниш у блох мелких млекопитающих

В связи со свойственной блохам однотипностью способа питания и пищевого субстрата определяющее значение в аспекте дифференциации ниш приобретает их расхождение по времени (сезонности) паразитирования и связано с формированием различных годовых циклов. Следует, однако, отметить, что, по нашим материалам, различий в фенологии паразитирования

ния не наблюдалось при малом числе совместно паразитирующих видов. Так, основные паразиты насекомоядных, *D. dasyncnema* и *P. soricis*, имеют сходные годовые циклы. Оба вида паразитируют с весны до осени и исчезают зимой.

3 вида — *M. turbidus*, *Ct. agyrtes* и *Ct. uncinatus*, связанные с малой лесной мышью, также имеют сходные годовые циклы. Их паразитирование приурочено к теплому времени года.

Рыжая полевка в качестве прокормителя блох занимает особое положение. Подобно другим грызунам, способным образовывать обширные поселения с высокой плотностью зверьков, ее отличает большое число паразитирующих на ней видов блох. В биоценотическом отношении их совокупность можно рассматривать как гильдию таксономически близких кровососущих насекомых. Наряду с большим многообразием годовых циклов у блох рыжей полевки расхождение по времени паразитирования охватывает не все виды. По всей видимости, следует допустить, что оно происходило главным образом среди эктопаразитов, наиболее тесно связанных с этим грызуном и другими видами рода *Clethrionomys*. К ним относятся *A. penicilliger*, *Ct. uncinatus*, *P. bidentata*, *P. silvatica* и *Rh. integella*. Область совместного обитания этих 5 видов охватывает большую часть лесного пояса. Наибольшего внимания заслуживают 3 первых наиболее массовых вида, определяющие общий уровень численности блох на рыжей полевке. На рис. 2 представлена сезонная динамика их среднемесячных ИО, рассчитанных на 100 ловушко-суток. Периоды существования имаго у них в значительной степени перекрываются, но отчетливо разобьются по времени доминирования. Так, приуроченный к теплому времени года *Ct. uncinatus* преобладает с апреля по август. *A. penicilliger* доминирует в течение зимы и ранней весной (до марта), и его численность падает в теплый период года. У осенне-зимнего паразита *P. bidentata* показатель обилия достигает наиболее высокого уровня осенью, а затем снижается, по мере того как возрастает численность *A. penicilliger*. На осень приходится существование имаго еще одного вида — *P. silvatica*. На обследованной территории он в отличие от некоторых других частей его ареала имел низкую численность, а главной его особенностью является короткий срок паразитирования. Начиная выплыва-

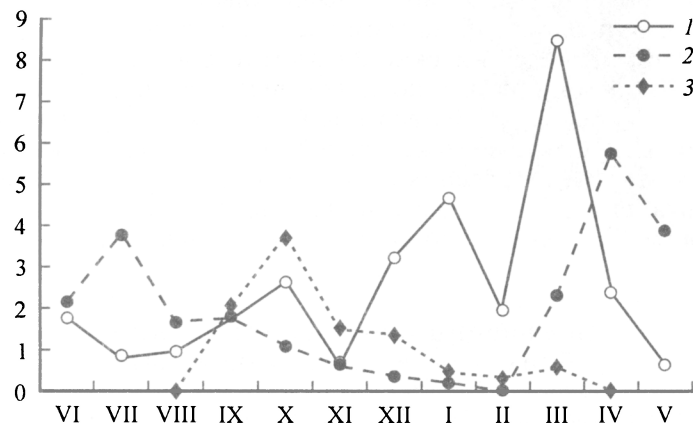


Рис. 2. Сезонная динамика численности 3 доминирующих видов блох рыжей полевки. 1 — *Amalaraeus penicilliger*, 2 — *Stenophthalmus uncinatus*, 3 — *Peromyscopsylla bidentata*. По оси ординат — индекс обилия; по оси абсцисс — месяцы.

Fig. 2. Seasonal abundance of three dominant flea species parasitizing bank vole.

ться в августе, на месяц раньше, чем другой представитель этого рода — *P. bidentata*, и также, как правило, у него на месяц раньше (в сентябре) происходил максимальный подъем численности, за которым следовал спад, а в октябре—ноябре эти блохи исчезали. Продолжительность одновременного существования этих двух видов составляла 2—3 мес. Динамику численности осенне-зимнего паразита *Rh. integella* нам проследить не удалось из-за его крайне низкой численности. Можно лишь отметить, что существование имаго у него ограничивается теми же сроками, что и у *P. bidentata*. Судя по литературным данным, низкая численность характерна для этого вида и в других частях его ареала. Возможно, это в какой-то мере связано с отсутствием разобщенности по времени паразитирования с другими осенне-зимними эктопаразитами и является следствием конкурентных отношений. В этой связи заслуживает внимание тот факт, что свыше 90 % блох *Rh. integella* было собрано со зверьков, на которых отсутствовали *P. bidentata*. Это позволяет предполагать, что преимагинальное развитие и выплод этих видов происходили в разных гнездах. Следует также отметить, что подобной несовместимости *Rh. integella* с *A. penicilliger* не отмечено. Вполне вероятно, что годичный цикл *Rh. integella* с приуроченностью имаго к холодному времени года, что свойственно большинству видов рода *Rhadinopsylla*, сформировался до его перехода на полевку *Clethrionomys*. Что касается *Ct. agyrtes* и *M. turbidus*, то они имеют широкий круг хозяев разной таксономической принадлежности, а их связи с рыжей полевкой ограничиваются южной частью ее ареала. Причем второй вид на юге и на востоке выходит за пределы распространения рыжей полевки. По фенологии паразитирования они мало отличаются от *Ct. uncinatus*. Явной несовместимости у этих видов не прослеживается. Можно лишь отметить, что *Ct. uncinatus* доминировал над обоими видами. Кратность различий между средними ИО за период наблюдений с *Ct. agyrtes* и *M. turbidus* соответственно составила 4.3 и 2.0. Относительно поликсенного паразита *H. talpae* можно лишь отметить его крайне низкую численность и отсутствие признаков временного размежевания с другими видами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна мелких млекопитающих обследованного региона в основном представлена обитателями лесных биотопов, а таксономический состав обнаруженных на них блох и их распределение по хозяевам является типичным для зоны южной тайги. Проникшая сюда в результате сельскохозяйственной деятельности человека обыкновенная полевка распространена спорадически и имеет низкую и крайне неустойчивую численность. При продвижении на север она утратила своего основного паразита *Ct. assimilis*, но сохранила *A. rossica*. Главной же особенностью изменений в видовом составе ее блох следует считать приобретение в качестве доминирующего вида *M. walkei*. Не исключена возможность, что в отсутствии водяной полевки темная полевка в качестве аборигена обусловила его сохранение на рассматриваемой территории и послужила посредником в передаче обыкновенной полевке. Другие блохи, обнаруженные на этом зверьке, были общими с лесными грызунами.

Сравнительный анализ годичных циклов блох в аспекте дифференциации видовых ниш проведен впервые, охватывает малое число видов-хозяев и не дает полного представления о факторах, способствующих разобщению этих насекомых по времени паразитирования. Можно, однако, отметить.

что временного (сезонного) расхождения ниш не отмечено при совместном паразитировании небольшого числа видов, а также у эктопаразитов, имеющих широкий круг хозяев. Вместе с тем оно достаточно отчетливо прослеживалось в многовидовом комплексе блох рыжей полевки у видов, наиболее тесно связанных с этим грызуном.

Выражаю глубокую благодарность кандидату биологических наук К. А. Третьякову за помощь в сборе материала.

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48468) и Министерства науки РФ по поддержке научных школ (1664.2003).

Список литературы

- Балашов Ю. С., Бочков А. В., Вашенок В. С., Григорьева Л. А., Третьяков К. А. Структура и сезонная динамика сообществ эктопаразитов рыжей полевки в Ильмень-Волховской низине // *Паразитология*. 2002. Т. 36, вып. 6. С. 433—446.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989, Т. 2. 477 с.
- Вашенок В. С., Третьяков К. А. Сезонная динамика численности блох (Siphonaptera) на рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus*) в северной части Новгородской области // *Паразитология*. 2003. Т. 37, вып. 3. С. 177—190.
- Вашенок В. С., Третьяков К. А. Сезонная динамика численности блох (Siphonaptera) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в северной части Новгородской области // *Паразитология*. 2004. Т. 38, вып. 6. С. 503—514.
- Вашенок В. С., Третьяков К. А. Видовой состав и сезонная динамика численности блох (Siphonaptera) малой лесной мыши (*Arvodesmus uralensis*) в северной части Новгородской области // *Паразитология*. 2005. Т. 39, вып. 4. С. 270—277.
- Высоцкая С. А., Сазонова О. Н. Блохи фауны Ленинградской области // *Паразитол. сб.* 1953. Т. 5. С. 386—409.
- Дарская Н. Ф. К фауне и экологии блох насекомоядных средней полосы европейской части РСФСР // *Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии*. 1953. Т. 8. С. 164—174.
- Дарская Н. Ф. Опыт экологического сравнения некоторых блох фауны СССР // *Зоол. журн.* 1970. Т. 49, вып. 5. С. 729—745.
- Косминский Р. Б. Некоторые итоги изучения экологии блох обыкновенных полевок в Закавказском горном очаге чумы // *Проблемы особо опасных инфекций*. 1970. Вып. 1(11). С. 204—213.
- Назарова И. В. Блохи Волжско-Камского края. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Новожилова Э. Н. Блохи мелких млекопитающих и их гнезд в таежной зоне Коми АССР // *Паразитология*. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 37—40.
- Сазонова О. Н. Блохи млекопитающих лесной зоны европейской части СССР // *Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та*. 1963а. Т. 126; *Зоология*. Вып. 6. С. 135—212.
- Сазонова О. Н. Экология блох мелких млекопитающих юга Московской области // *Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та*. 1963б. Т. 126; *Зоология*. Вып. 6. С. 213—266.
- Сазонова О. Н. Блохи мелких млекопитающих и птиц района Рыбинского водохранилища // *Зоол. журн.* 1960. Т. 39, вып. 4. С. 546—552.
- Световидова В. М. Блохи крыс города Архангельска // *Тр. Ин-та «Микроб»*. 1951. Вып. 1. С. 276—278.
- Станюкович М. К. Эктопаразиты мелких млекопитающих юга Псковской области // *Паразитология*. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 109—114.
- Писенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Jurik M. Fleas of the mole *Talpa europaea* L. in Czechoslovakia (Aphaniptera) // *Acta entomol. bohemoslov.* 1968. N. 65, N 1. P. 67—75.
- Rosycký V. Aphaniptera zimnich hnidz krtka (*Talpa europaea* L.) v ruznich biotopech // *Českoslov. Parasitol.* 1957. Т. 4. P. 275—290.

Smit F. G. A. M. A catalog of the Siphonaptera of Finland with distribution maps of all Fennoscandian species // Ann. Zool. Fenn. 1969. Vol. 6, N 1. P. 47—86.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Поступила 10 IV 2006

SPECIES COMPOSITION, HOST ASSOCIATION
AND NICHE DIFFERENTIATION IN FLEAS OF SMALL MAMMALS
IN THE ILMEN-VOLKHOV LOWLAND

V. S. Vashchonok

Key words: fleas, abundance, annual cycles, small mammals, niche differentiation.

SUMMARY

Species composition, abundance, annual cycles, and host association of fleas parasitizing small mammals were investigated. The problem of niche differentiation in these insects is considered on the base of the comparative analysis of their annual cycles. The annual cycles of the fleas are revealed to be similar in the case of few number of flea species in parasite community. Thus, two species parasitizing *Sorex araneus* (*Doratopsylla dasyncnema* and *Palaeopsylla soricis*), as well as three species associated with *Apodemus uralensis* (*Megabothris turbidus*, *Ctenophthalmus agyrtes*, and *Ct. uncinatus*) have equal phenology of parasitizing. The fleas community of *Clethrionomys glareolus* is characterized by a large species number and high diversity of the annual cycles. The differentiation by the seasons of parasitizing is observed most clearly in the dominant flea species, namely *Amalaraeus penicilliger*, *Ct. uncinatus*, and *Peromyscopsylla bidentata*. The periods of imaginal life are overlapped significantly in these species, but they are differed by the season of dominance. *Ct. uncinatus* predominates in spring and summer, while *P. bidentata* predominates in autumn, and *A. penicilliger* predominates in winter and early spring. It may be noted also, that niche partitioning was not observed in the fleas having wide range of hosts. The imaginal life of such fleas usually does not go beyond the warm season.