

УДК 576.895.2

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ ЭКТОПАРАЗИТОВ

© Ю. С. Балашов

Последние 20 лет в паразитологии стали широко использовать термин «экологическая ниша», но разные исследователи часто вкладывают в него неодинаковое содержание. В настоящей статье нами сделана попытка оценки перспективности концепции экологической ниши применительно к эктопаразитам на основе критического анализа доступных нам публикаций. Представления, близкие к современному пониманию термина «экологическая ниша», сложились в экологической паразитологии много раньше появления самого термина.

Концепция организма хозяина как среды обитания паразитов независимо разрабатывалась многими паразитологами с начала XX в., но в наиболее целостной форме она была сформулирована в трудах Е. Н. Павловского (1934, 1937) и В. А. Догеля (1947). Эта концепция является одним из краеугольных камней паразитологии (Marshall, 1981; Балашов, 1982; Kim, 1985a), но конкретная классификация экологических ниш паразитов в организме хозяина и особенно используемая для этого терминология остаются предметом дискуссий.

Практически в каждой отдельной особи хозяина — позвоночного животного обитают представители нескольких видов паразитов из числа вирусов, бактерий, грибов, простейших, гельминтов и членистоногих, образующих паразитарное сообщество. На практике исследователи имеют дело не с совокупностью всех видов паразитов, а лишь с определенными крупными таксономическими группами, и в настоящей статье мы касаемся только сообществ эктопаразитических членистоногих.

Паразитизм насекомых и клещей на наземных позвоночных животных принципиально не отличается от такового у других многоклеточных организмов. Однако в отличие от гельминтов подавляющая масса представлена эктопаразитами, а не эндопаразитами. Вопросы возникновения и эволюции у насекомых и клещей достаточно часто обсуждались в литературе, но предлагаемые гипотезы были в значительной степени умозрительны. Наиболее детально проблема была разработана В. Н. Беклемишевым (1951, 1954), и многие из выдвинутых им положений актуальны и в настоящее время. По его мнению, паразитизм возникал по-разному у нидиколов и обитателей открытых пространств. Особенности местообитаний и питания предковых групп в значительной степени предопределили не только начальные этапы перехода к паразитизму, но и последующие пути эволюции трофических и топических связей с прокормителями. Кроме того, в зависимости от постоянного или временного обитания на теле хозяина различают постоянных

и временных паразитов. Постоянные (эпизоотные) эктопаразиты всю свою жизнь, включая фазы яйца и личинки, проводят на теле хозяина (вши, пухоеды, многие семейства астигматных клещей). У временных эктопаразитов часть жизненного цикла обязательно проходит вне организма хозяина. У некоторых клещей, как например иксодид, паразитическое существование охватывает все стадии жизненного цикла, и их называют кругложизненными паразитами. У фазовых эктопаразитов паразитическое существование бывает ограничено только стадиями имаго (блохи) или личинки (красно-телковые клещи).

Эволюция всех крупных таксонов паразитических насекомых и клещей (семейства и более высокие единицы) связана с млекопитающими и птицами и может насчитывать до 70–100 млн. лет. По сравнению с рептилиями, на которых также паразитируют членистоногие, поверхность их тела, покрытая волосами или перьями, создает большое разнообразие местообитаний для эктопаразитов. Второй важной особенностью этих хозяев является теплокровность, обеспечивающая благоприятный микроклимат на поверхности тела. Освоение и эксплуатация вновь возникших местообитаний наряду с расширением трофических связей, несомненно, предопределили особенности эволюции эктопаразитов на этих 2 классах хозяев. В результате паразитарные сообщества членистоногих на птицах и млекопитающих отличаются несравнимо большим видовым богатством и сложностью структуры, чем таковые у рептилий (Балашов, 1982).

Экологическая терминология в применении к паразитарным сообществам еще не устоялась, и предметом дискуссии остаются даже общие принципы их классификации. За основу организации паразитарных сообществ эндопаразитов чаще всего берут критерий их привязки к особи или популяции хозяина (Esch et al., 1990). Подобная терминология с небольшими изменениями используется и нами при описании сообществ паразитических клещей и насекомых (Балашов, 2000а). Соответственно в настоящей статье совокупность всех видов паразитов на одной особи хозяина называется инфрасообществом (синонимы: паразитоценоз, микробиоценоз), совокупности видов из популяции хозяина — макросообществом (компонентное сообщество), а совокупности популяций всех видов паразитов в экосистеме, включая и их свободноживущие стадии, мы называем суперсообществом (составным сообществом).

При анализе структуры и функционирования сообществ широко используется одно из важнейших понятий экологии — экологическая ниша. В связи с неопределенностью самого термина часто используют понятия многомерной фундаментальной и реализованной экологических ниш. У существующих видов животных обычно удается разделить реализованные ниши по временному, пространственному и трофическому измерениям. Группы видов, использующих одинаковые ресурсы функционально сходным образом, объединяют в гильдии. В составе сообществ может быть нескольких гильдий, члены которых интенсивно взаимодействуют друг с другом, но слабо — с остальными компонентами сообществ (Джиллер, 1988).

В применении к паразитам термин экологическая ниша используют неоднозначно и иногда даже сводят к синониму местообитания паразита. На самом деле понятие экологической ниши значительно шире термина местообитание и включает в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, и способы питания, но и функциональную роль организма в сообществе, его положение в отношении градиента факторов окружающей среды. Встречаемость паразитов на разных видах хозяев и видовое бо-

гатство паразитарных сообществ в значительной степени отражают историю формирования паразитофауны этих хозяев. Существующие паразитофауны возникли в результате баланса процессов коэволюции в системах паразит—хозяин с колонизацией хозяев новыми видами паразитов. Паразитарные сообщества складываются под влиянием сложных эколого-физиологических взаимодействий партнеров по паразитарной системе. К числу таковых относится коадаптация паразита и хозяина, обеспечивающая выживание паразитов и устойчивость системы. Из длительной на протяжении многих поколений адаптации определенных видов паразитов к одному или нескольким видам хозяев складывается процесс их сопротязанной эволюции (коэволюции) (Балашов, 1982, 2001).

Предполагают, что видовое богатство сообществ паразитов отражает количество экологических ниш у вида хозяина. Отсутствие паразитов в определенных местообитаниях свидетельствует о реальности понятия «вакантная ниша». Существование в организме хозяина незанятых, или вакантных, ниш допускает проникновение новых видов в уже существующие паразитарные сообщества. Насыщенность сообщества паразитами определяется степенью освоения вакантных ниш в организме хозяина. Отсутствие эктопаразитов в вакантных нишах отдельных видов хозяев связано с недостатком эволюционного или экологического времени для освоения их потенциальными видами паразитов (Prise, 1980; Esch et al., 1990; Poulin, 1998).

Несмотря на интенсивное изучение паразитофауны многих таксонов млекопитающих (Балашов, 2002) и птиц (Балашов, 2003), данные о структурировании сообществ эктопаразитов по экологическим нишам ограничены немногими видами хозяев. Фауны эктопаразитов наземных позвоночных отличаются исключительным таксономическим разнообразием. На некоторых видах млекопитающих и птиц могут паразитировать до 100 и более видов членистоногих, принадлежащих к нескольким отрядам насекомых и клещей, а на 1 особи — одновременно до 10 и более видов. Например, на Северо-Западе России паразитарные сообщества многочисленных в регионе исследований видов — рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* включают 29 видов насекомых и клещей, обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* — 23 и малой лесной мыши *Apodemus uralensis* — 16 видов (Балашов и др., 2002, 2003). Сходные отношения обнаружены при анализе видового сообщества эктопаразитов широко распространенного в США грызуна *Peromyscus leucopus*. Оно включает 97 видов, из которых общими для всех географических популяций хозяина были всего 6 видов: 2 вида блох, 1 — вшей, 1 — оводов и 2 вида клещей (Kim, 1985b).

Столь же разнообразны и сообщества эктопаразитов птиц. По данным В. Б. Дубинина (1951), на 1 виде дроздов и ткачиковых обычно встречаются 3 вида перьевых клещей и 5—6 видов пухоедов, на мелких куликах — 3 вида клещей и 4 вида пухоедов, на чайках — 4 вида клещей и 4 вида пухоедов. В окрестностях Петербурга на стриже (*Apus apus*) паразитируют 5 видов клещей и по 1 виду пухоедов, мух гиппобосцид и клопов (Догель, Каролинская, 1936), а на городской ласточке (*Delichon urbica*) найдены 3 вида клещей, 3 — пухоедов и 1 вид мух гиппобосцид (Догель, Навцевич, 1936). В Швейцарии на ласточке-береговушке *Riparia riparia* найдены 12 видов клещей, 5 — пухоедов, 3 — блох, 1 мух-гиппобосцид и 2 вида паразитических личинок мух (Protocalliphoridae) (Buttiker, 1969). В Северной Америке на трупиале *Agelaius phoeniceus* обнаружены 12 видов эктопаразитов и в их числе 1 вид мух-кровососок, 1 — блох, 3 — пухоедов и 7 видов клещей (Hood, Welch, 1979).

На островах Берингова моря сообщество эктопаразитов 2 видов кайр (*Uria aalge*, *U. lomvia*) насчитывается 12 видов клещей и насекомых, и 2 видов чаек (*Rissa tridactyla*, *R. brevirostris*) — 17 видов. Они включали 6 видов пухоедов, 1 — блох, 2 — иксодовых, 2 вида гамазовых и простигматных клещей и 6 видов астигматных клещей (Choe, Kim, 1987, 1988). Постоянное ядро сообщества у каждого из 4 видов птиц составляли 3 вида пухоедов, 2 — иксодовых клещей и от 5 до 9 видов клещей других семейств, на долю которых приходится более 90 % всех особей эктопаразитов. Пораженность эктопаразитами каждого из видов птиц существенно варьировала. Каждый эктопаразит занимал свою пространственную нишу, лишь частично перекрывающуюся с нишами других видов. Видовой состав сообществ постоянных эктопаразитов каждого из родов птиц был одинаков, тогда как общие для кайр и чаек виды отсутствовали. Только иксодовые клещи не обнаруживали хозяйинной специфичности и в большом количестве питались на всех 4 видах птиц.

Организм хозяина является совокупностью многих экологических ниш разных видов эктопаразитов. Эти ниши многократно повторяются в популяциях вида или близких видов хозяев и воспроизводятся от поколения к поколению. Каждая часть организма хозяина (ниша), освоенная определенным видом паразита, потенциально доступна и для других видов. Структурирование организма хозяина по экологическим нишам более четко, чем в экосистемах со свободноживущими организмами. Реальное заполнение экологических ниш разными видами клещей и насекомых значительно ниже потенциального максимума. Степень насыщения экологических ниш определяется историей коэволюции компонентов паразитарного сообщества, предшествующей колонизацией новыми видами эктопаразитов и многими другими экологическими факторами, воздействующими на систему паразит—хозяин. В частности, роль внешней среды (среды 2) в структурировании сообществ может проявляться сезонностью паразитирования разных видов, а также колебаниями плотностей популяций паразитов из-за изменений микроклимата разных частей тела хозяина. На современном уровне наших знаний о структуре и функционировании паразитарных сообществ трудно оценить относительное значение всех этих факторов.

Для разных семейств эктопаразитов, представляющих самостоятельные эволюционные линии, характерны разные пути освоения экологических ниш на теле хозяев и в их местообитаниях. Внутри семейств на уровне родов также могут осваиваться разные типы местообитаний, что облегчает существование на одном виде хозяина представителей нескольких родов. Внутри одного рода эктопаразитов различия в местообитаниях могут отсутствовать или быть слабо выражены. Поэтому эктопаразиты одного рода чаще встречаются на разных видах хозяев и редко (иксодиды, блохи) — на одном виде.

ТРОФИЧЕСКИЕ НИШИ

Для эктопаразитов гематофагия является наиболее распространенным, но не единственным способом питания. Некоторые группы паразитических насекомых (пухоеды, власоеды, многие виды зоофильных мух) и особенно астигматных и простигматных клещей не являются гематофагами. К сожалению, состав пищи этих членистоногих изучен слабо и основывается на поверхностных наблюдениях содержимого кишечника. Клещи семейств Sarcoptidae, Psoroptidae, Listrophoridae питаются отслаивающимися частич-

ками эпидермиса и секретом дермальных желез. Дополнительными источниками пищи для них могут быть поверхностные выделения крови и лимфы. Основными компонентами пищи перьевых клещей служит жировая смазка перьев из секрета копчиковой железы, а также другие органические остатки на их поверхности (споры и гифы грибов, бактерий). Среди простигматных клещей виды сем. Demodicidae поедают содержимое волосяных фолликулов и сальных желез, виды Syringophilidae и Myobiidae питаются лимфой, Trombiculidae — лимфой и продуктами лизиса клеток. Среди гамазовых клещей наряду с гематофагией распространен смешанный тип питания (хищничество с сапрофагией и гематофагией). Виды семейств Rhinonyssidae и Halarachnidae, живущие в носовой полости, трахеях и легких, питаются слизью. Таким образом, категории паразитизм и гематофагия в применении к насекомым и клещам далеко не всегда совпадают. Описанное разнообразие типов пищи и разные способы ее получения отражают сегрегацию трофических ниш и априорно снижают конкуренцию в сообществах эктопаразитов. К сожалению, специальные исследования взаимоотношений эктопаразитов из разных трофических ниш отсутствуют. Нет данных и о межвидовой конкуренции видов одной гильдии из одной экологической ниши (Балашов, 1982).

Ограниченные данные по этой проблеме имеются лишь для некоторых групп облигатных гематофагов. Возникновение гематофагии происходило у членистоногих несколькими независимыми путями. Особенности местообитаний и способы питания предковых групп в значительной степени предопределили не только начальные этапы перехода к питанию кровью, но и последующие пути эволюции связей с прокормителями. Переход к кровяному питанию происходил различно у нидиколов и обитателей открытых пространств, независимо и одновременно в разных отрядах насекомых и клещей.

У обитателей нор и гнезд переход к кровяному питанию происходил внутри этих убежищ, и ему предшествовала схизофагия или энтомофагия. Основная линия развития адаптаций к гематофагии у вшей, пухоедов, астигматных и гамазовых клещей была связана с преобразованием исходного грызущего ротового аппарата в колюще-сосущий в процессе перехода от кератофагии, схизофагии или хищничества к питанию кровью (Kim, 1985b; Балашов, 2000б).

У предков кровососущих двукрылых и иксодидных клещей-обитателей открытых пространств гематофагия могла развиваться из случайных нападений на млекопитающих и птиц. Важную роль в возникновении кровососания могла сыграть преадаптация колюще-сосущего ротового аппарата их предковых групп. Гематофагия также легко возникала у гамазовых и некоторых простигматных клещей с режуще-сосущим ротовым аппаратом, но была исключением у клещей-астигматид с грызущим аппаратом.

К сожалению, все представленные реконструкции возникновения и эволюции гематофагии достаточно гипотетичны. Они опираются на сравнительный анализ морфологических, физиологических, таксономических и экологических данных, но не подкреплены палеонтологическими материалами. Ископаемые остатки отражают эволюцию уже вполне сформировавшихся таксонов гематофагов, но нет материалов о первых шагах возникновения кровяного питания (Балашов, 1999).

В процессе эволюции гематофагии сформировались 3 основные линии трофических отношений с позвоночными — периодическое нападение на хозяев вне их убежищ, гнездово-норовый паразитизм и постоянный пара-

зитизм, хотя границы между этими экологическими группами не абсолютны. Каждая из этих линий обеспечила занятие определенных экологических ниш на теле хозяев. Сегрегация трофических ниш эктопаразитов-гематофагов, по-видимому, обусловлена разными способами эксплуатации хозяина как источника пищи и разным эволюционным временем вхождения разных крупных таксонов гематофагов в паразитарные сообщества.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ НИШИ

Достаточно подробно исследована лишь пространственная составляющая экологической ниши эктопаразитов. Местообитаниями клещей и насекомых на наземных позвоночных могут быть все части поверхности тела (кожа, шерстный и перьевой покровы), потовые и сальные железы, волосяные фолликулы и другие клетки, в которых паразит обитает и осуществляет свою жизнедеятельность. Из-за трудностей точной оценки возможных границ местообитаний отдельных видов в практических целях достаточно часто используют термин — локализация паразита. Этот термин имеет более узкое значение, чем местообитание, и указывает на фактические места находок определенных стадий развития паразита на теле хозяина (Догель, 1947; Bush et al., 1997).

Постоянные эктопаразиты. Наиболее разнообразны местообитания клещей Astigmata в связи с независимым возникновением паразитизма у предковых групп и интенсивной адаптивной радиацией к большому числу экологических ниш. Среди перьевых клещей (надсем. Analgoidea, Freyanoidea, Pterolichoidea) в зависимости от особенностей занимаемых местообитаний различают несколько морфоэкологических типов (Дубинин, 1951; Миронов, 1987; Dabert, Mironov, 1999; Proctor, 2003). Наибольшим количеством видов во всех 3 надсемействах представлены обитатели маховых, рулевых и кроющих перьев крыла и хвоста с плотными опахалами. Для большинства видов клещей, живущих на перьях, характерна строгая приуроченность не только к определенным группам перьев, но и к структурам опахала пера. Подобную жесткую локализацию связывают с адаптацией к свойственным этим местообитаниям микроклиматическим факторам (степень обдувания потоками воздуха, температура, влажность и пр.). В результате чем разнообразнее устроены перья одного крыла, тем больше видов и родов перьевых клещей на них встречается. У групп птиц с резко различающимися по строению и функциям маховыми перьями I и II порядков (дневные хищники, чайки, утиные, куриные, дятловые, врановые) на одном виде хозяина паразитируют от 2—3 до 5 видов клещей. У видов птиц, различающихся по величине тела от крупных (цапли, совы) до мелких (большинство воробьиных), но с небольшими различиями маховых перьев обычно встречаются 1—2 вида клещей. Местообитания некоторых видов могут находиться не только на разных частях тела, но и одного пера. Так, у журавля *Grus canadensis* в разных частях махового пера могут совместно обитать 4 вида клещей — *Geranoliclus canadensis*, *Pseudogabucinia reticulata*, *Gruoliclus wodashae* и *Brephosceles petersoni* (Atyeo, Windingstadt, 1979).

На поверхности кожи птиц живут виды эпидермоптоидного комплекса (семейства Dermationidae, Epidermoptidae и Knemidocoptidae). Внутрикожными паразитами являются многие виды Epidermoptidae и Knemidocoptidae. Под кожей в клетчатке и жировой ткани обитают клещи сем. Nypoderidae. Немногие виды перьевых клещей сем. Cytoditidae стали эктопаразитами и

обитают в стенках трахей, легких и воздушных мешков. Несколько семейств клещей, и в первую очередь гамазиды сем. *Rhinyssidae*, стали постоянными паразитами дыхательной системы птиц.

Обширную экологическую группировку представляют очинные клещи. Они живут внутри створок и особенно очинных крупных перьев. Подобный тип паразитизма представлен среди *Astigmata* несколькими семействами *Analgidae* (*Dermoglyphidae*, *Laminosiptidae*), *Pterolichoidea* (*Ascouracaridae*, *Kiwilichidae*, *Oconnoriidae*, *Syringobiidae*) и сем. *Ptyssalgidae* из надсем. *Pyroglyphoidea*. Среди *Prostigmata* в очинах перьев обитают все виды сем. *Syngophiidae*.

Вследствие освоения перьевыми клещами многих экологических ниш на одной особи птицы могут постоянно обитать несколько видов (Дубинин, 1951). Рекорд отмечен у попугаев, на некоторых видах которых могут паразитировать более 20 видов перьевых клещей, и каждый вид занимает свое местообитание в оперении (Perez, 1997).

Приуроченность к определенным отделам тела, оперения и даже отдельных перьев характерна и для птичьих *Mallophaga*. На опахалах перьев головы, шеи, крыльев и хвоста чаще встречаются представители *Ischnocera*. Они малоподвижны и прочно цепляются лапками за бороздки пера или удерживаются на них с помощью максилл. Пухоеды *Amblycera* приурочены к нижним частям перьевого покрова, ближе к поверхности кожи. Они отличаются высокой подвижностью, могут заселять почти все тело птицы и в меньшей степени привязаны к его определенным отделам. Виды сем. *Menoponidae* адаптировались к жизни внутри очинных перьев, а один из родов живет в подклювном мешке пеликанов.

На одном виде птиц часто встречаются представители нескольких родов пухоедов, и они могут совместно жить на теле одной особи. Так, на серой куропатке обнаружено 6 видов пухоедов (Барышева, 1939), на галках — 8 видов (Зехнов, 1948), на грачах — 9 видов (Зехнов, 1956), на теле черного дрозда — 6 видов пухоедов (Baum, 1968), и число подобных примеров можно значительно увеличить. Совместное обитание нескольких видов этих эктопаразитов достигается частичным или полным разграничением их местообитаний на теле птицы.

При совместном паразитировании на птицах разных отрядов представителей 2 родов пухоедов виды одного рода постоянно живут в перьях головы, а другого — на крыльях, как например *Anatoecus* и *Anaticola* с гусеобразных или *Incidifrons* и *Fulicofula* с куриных (Mauersberger, Mey, 1993). На мевках (*Rissa tridactyla*, *R. brevirostris*) и кайрах (*Uria lomvia*, *U. aalge*) совместно обитают 4 вида пухоедов. Из них виды рода *Saemundsonia* у всех хозяев чаще всего встречаются в перьях головы, *Quadriceps* — на других частях тела, а *Austromenopon* — на груди, шее и крыльях (Choe, Kim, 1988).

На домашнем голубе встречаются 4 вида пухоедов из разных родов. Из 2 видов подотряда *Amblycera* пухоед *Colpoccephalum turbinatum* отличается мелкими размерами и заселяет крылья и хвост, а *Hohorstiella lata* значительно крупнее и живет на туловище. Из 2 видов *Ischnocera* *Campanulotes bidentatus* отличается мелкими размерами, мало подвижен и живет на нижней стороне перьев шеи и туловища, а *Columbicola columbae* — крупных размеров и заселяет перья передней части туловища. Перекрывание видовых местообитаний происходило только при высоких уровнях численности этих эктопаразитов (Ash, 1960).

Очень разнообразны местообитания клещей и насекомых на теле млекопитающих. Из *Astigmata* в шерстном покрове обитают «волосные клещи» се-

мейств Atopomelidae, Chirodiscidae, Listrophoridae и Lobalgidae. Поверхность кожи служит средой обитания для видов сем. Psoroptidae и нескольких видов Rosensteiniidae. Виды сем. Chirohynchobiidae живут на перепонках крыльев летучих мышей, а Myocoptidae — на поверхности кожи тела. Виды сем. Phuncoptidae и Audyscoptidae заселяют волосяные фолликулы грызунов, хищников и приматов, а Sarcoptidae обитают внутри эпидермального слоя кожи.

В носовой полости грызунов и летучих мышей обитают клещи семейств Gastronyssidae и Lemurnyssidae, в легких грызунов — Pneumocoptidae, Macronyssidae, Sarcoptidae, и к стенкам желудка прикрепляются клещи сем. Gastronyssidae. В мочеполовой системе живут клещи сем. Erimyodicidae. В наружном и внутреннем ухе паразитируют клещи сем. Psoroptidae. Несколько видов семейств Demodicidae и Gastronyssidae обитают в окологлазных железах и внутри глазной орбиты.

Из группы Prostigmata свыше 450 видов клещей сем. Myobiidae паразитируют на 10 семействах млекопитающих. Клещи живут в шерсти и закрепляются на волосах I парой ног. Они перемещаются вдоль волос и, не покидая их, питаются у оснований волосяных фолликулов. Виды сем. Psorergatidae живут внутри волосяных фолликулов рукокрылых, парнокопытных, грызунов, приматов. Наиболее специализированными эктопаразитами являются клещи-железницы сем. Demodicidae. Они являются внутрикожными паразитами почти всех отрядов млекопитающих. Клещи живут внутри волосяных фолликулов, в связанных с ними сальных и потовых железах. Некоторые Demodicidae прикрепляются к слизистой оболочке ротовой полости. Описано более 150 видов, отличающихся исключительной хозяйной специфичностью. Один вид этих клещей встречается только на одном виде млекопитающих. В то же время на одной особи хозяина могут жить по 2 разных вида этих паразитов (Nutting, 1985).

Временные эктопаразиты. Из временных эктопаразитов достаточно подробно исследованы места прикрепления иксодовых клещей. Иксодиды, за немногими исключениями, остаются в месте первоначального прикрепления до окончания питания и отпадения с хозяина (Балашов, 1998). На грызунах и насекомоядных личинки и нимфы питаются главным образом на ушах и других частях головы и реже на туловище (Кучерук и др., 1956; Васильева, 1964; Nilsson, 1981), а на млекопитающих со средними размерами тела (зайцы, кролики) — преимущественно на голове, шее и значительно реже на туловище и ногах (Гребенюк, 1966; Marquez, Guiguen, 1992). На крупном и мелком рогатом скоте, а также на диких копытных преимущественные места прикрепления клещей — голова и особенно уши, шея, нижняя часть туловища, вымя и околоанальная область. Места прикрепления имаго и неполовозрелых стадий часто не совпадают (Bennet, 1975; Bloemer et al., 1988; Балашов, 1998). На птицах иксодиды присасываются главным образом на голове и верхней части шеи, причем у взрослых особей и птенцов места прикрепления могут существенно отличаться.

Личинки клещей-краснотелок (Trombiculidae) на мелких млекопитающих обычно прикрепляются на ушах, околоанальной области и реже на животе. Один и тот же вид клещей при питании на разных видах хозяев может иметь разные места преимущественного прикрепления. Среди блох приуроченность к определенным частям тела характерна для видов с длительным питанием из семейств Vermipsillidae, Tungidae и Pulicidae. У высокоподвижных видов с кратковременным питанием четкие границы видовых местобитаний определить затруднительно, так как блохи могут свободно перемещаться по всему телу в зависимости от активности хозяина, освещен-

ности и многих других факторов (Вашенок, 1988). Тем не менее для многих паразитов мелких млекопитающих отмечено преимущественное нахождение на голове, шее и в анально-паховой области.

ПРИЧИНЫ СЕГРЕГАЦИИ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ НИШ

Описания границ местообитания эктопаразитов на теле млекопитающих и птиц в большинстве публикаций недостаточно точны из-за нескольких обстоятельств. За исключением иксодовых клещей, для большинства постоянных эктопаразитов с мелкими размерами тела удастся учитывать лишь часть их инфрапопуляции на хозяевах. У высокоподвижных блох, двукрылых и гамазовых клещей уже сами процедуры сбора и учета неизбежно стимулируют их перемещения по хозяину. Очень трудны и поэтому крайне редки исследования, в которых приводится одновременное размещение всех видов эктопаразитов на теле одной особи. В большинстве публикаций приводятся только усредненные данные о видовых особенностях распределения местообитаний эктопаразитов на теле хозяина. Роль факторов окружающей среды, и в первую очередь организма хозяина, в сегрегации экологических ниш в большинстве публикаций вообще не рассматривается.

Строение кожи, волосяного покрова и оперения. В процессе коэволюции с хозяевами у эктопаразитов сформировались морфологические адаптации к локализации и приему пищи только на определенных частях тела хозяина. Наиболее сложные морфологические адаптации к местообитаниям обнаружены среди перьевых клещей. Для большинства видов клещей, живущих на перьях, характерны строгая приуроченность не только к определенным группам перьев, но и к определенным структурам опахла крыла и адаптация к свойственным им микроклиматическим факторам (степень обдувания потоками воздуха, температура, влажность и пр.). В результате чем разнообразнее устроены перья одного крыла, тем больше видов и родов перьевых клещей на них встречается. У групп птиц с резко различающимися по строению и функциям маховыми перьями I и II порядков (дневные хищники, чайки, утиные, куриные, дятловые, врановые) на одном виде хозяина паразитируют от 2—3 до 5 видов клещей. У видов птиц, различающихся по величине тела, от крупных (цапли, совы) до мелких (большинство воробьиных), но с небольшими различиями маховых перьев, обычно встречаются 1—2 вида клещей (Дубинин, 1951; Миронов, 1987; Dabert, Mironov, 1999).

У нескольких групп эктопаразитов существуют весьма совершенные морфологические адаптации к обитанию в шерсти млекопитающих. У волосяных клещей надсем. *Listrophoroidea* для фиксации на волосках и перемещения в шерсти используются коготки и присоски ног, клапаны стерального щитка и лопасти гипостома. Форма и размеры упомянутых структур совпадают с толщиной и формой волос видов хозяев. Для некоторых видов волосяных клещей грызунов и рукокрылых выявлено четкое пространственное разграничение местообитаний в зависимости от особенностей строения и густоты волосяного покрова в разных частях тела хозяина (Dusbabek, 1969; Дубинина, 1974).

Для власоедов родов *Geomedoecus* и *Thomomydoecus*, закрепляющихся на волосах гоферов рода *Thomomys*, разная толщина волос у разных видов хозяев является важным фактором видовой специфичности этих паразитов (Reed et al., 2000).

Микроклимат поверхности тела. Факторы внешней среды воздействуют на эктопаразитов опосредованно. На поверхности кожи, внутри шерсти и оперения позвоночных существует особый микроклимат, существенно различающийся в разных частях тела (Murray, 1986). Локальные различия в микроклимате могут определять распределения местообитаний эктопаразитов на теле хозяина. Например, на овцах могут совместно паразитировать 3 вида вшей и влосоедов, границы местообитаний которых на теле соответствуют температурным оптимумам каждого из этих видов. Вши *Linognathus pedalis* паразитируют на ногах, отличающихся самой низкой температурой поверхности кожи (ниже 38 °С). *Linognathus ovillus* встречаются преимущественно на лицевой части головы, где температура выше, чем на ногах. Влосоед *Damalinia ovis* живет на поверхности кожи и в нижней зоне шерстного покрова туловища, где температура прикожного слоя воздуха наиболее высокая и стабильная (38–39 °) (Murray, 1960a,b).

Сходным образом температурный фактор может влиять и на границы местообитаний эктопаразитов на теле крупного скота. Вши *Haematopinus eurysternus* в холодную погоду чаще встречаются на шее, а в жаркую — перемещаются на более холодные участки вокруг ушей, рогов и хвоста. *H. quadripertusus* обитают вокруг глаз и на шее, *Linognathus vituli* — на подгрудке и лопатках и *Solenopotes capillatus* — на шее и голове. Влосоед *Damalinia bovis* обитает на лопатках, вдоль хребта и на хвосте (Marshall, 1981).

Различный температурный режим поверхности кожи, по-видимому, определяет сегрегацию местообитаний 2 видов вшей на морском котике. *Antracopthirus callorihini* встречаются главным образом на голых и покрытых редкой шерстью частях тела, а *Proechinophthirus fluctus* — в местах с густым мехом (Kim, 1975b).

Локализация иксодовых клещей на поверхности тела крупного рогатого скота делает их подверженными прямым воздействиям высоких температур воздуха и инсоляции в жарких аридных регионах. Взрослые клещи родов *Hyalomma* и *Amblyomma* в подобных условиях прикрепляются преимущественно на нижней стороне туловища, активно выбирая места с более низкими температурами (Галузо, 1947; Tatchell, 1986).

Самоочищение хозяев от эктопаразитов. Несомненно, что у многих временных эктопаразитов существует активный выбор местообитаний и происходит миграция от мест первичного контакта с хозяином к местам прикрепления. Подобный выбор обусловлен достаточно эффективной способностью хозяев к самоочищению от эктопаразитов, так что для их выживания пригодны лишь немногие части тела хозяина. Наиболее детально изучено самоочищение хозяев от иксодовых клещей (Samuel, 1991; Балашов, 1998; Mooring et al., 2004). У млекопитающих и птиц существуют врожденные поведенческие реакции от паразитов, к числу которых относят стряхивание, слизывание, выгрызание, выклевание и раздавливание иксодовых клещей. Среди копытных, включая крупный рогатый скот, активные оборонительные реакции в значительной степени ограничивают места питания взрослых особей головой, подмышечной, паховой и околоанальной областями (Barnard et al., 1989). В опытах с механическим ограничением способности антилоп *Aepyceros melampus* к самоочищению численность питающихся на них взрослых иксодид увеличивалась в 20 раз (Mooring et al., 2004).

Вследствие самоочищения грызунов и насекомоядных личинки и нимфы иксодовых клещей питаются главным образом на ушах и других частях головы этих животных (Кучерук и др. 1956; Nilsson, 1981; Gage et al., 1974). В экспериментах показано, что активное вычесывание и выгрызание экто-

паразитов грызунами также определяет места локализации на их теле вшей (Murray, 1987) и клещей-миобий (Wiesbroth et al., 1974).

Преимущественная локализация питающихся иксодовых и краснотелковых клещей на голове и верхней части шеи взрослых птиц определяется недоступностью этих частей тела для выклеывания паразитов. На неспособных к самоочищению голых и пуховых птенцах клещи часто присасываются к туловищу (Nelson, Murray, 1971; Балашов, 1998).

Обилие паразитов. Очень мало количественных данных об изменениях границ местообитаний в зависимости от обилия эктопаразитов на хозяине. Расширение видовых местообитаний вследствие необычного обилия эктопаразитов на теле обнаружено для нескольких видов вшей на грызунах и пухоедов на птицах (Marshall, 1981). При чрезмерном размножении нескольких видов вшей и власоедов, совместно обитающих на овцах и крупном рогатом скоте, видовая специфичность их местообитаний нарушается и эктопаразиты встречаются по всему телу. В природных экосистемах, за немногими исключениями, показатели обилия паразитов низкие, тогда как на домашних животных и в лабораторных экспериментах с мышами, морскими свинками и кроликами пораженность хозяев бывает много выше.

Межвидовая конкуренция. В литературе большое внимание уделяется сравнению паразитофаун таксонов разного ранга или же, наоборот, связям разных групп паразитов с определенными таксонами хозяев (Дубинин, 1951; Филиппова, 1977, 1997; Kim, 1985a; Durden et al., 1994; Gaud, Atyuo, 1996; Медведев, 1997). Подобные исследования констатируют частоту совместной встречаемости разных групп эктопаразитов или, напротив, их взаимоисключение. Так, в Африке на собаках из Mallophaga могут паразитировать только *Heterodoxus spinigere* или *Trichdectes canis*, а на грызунах и пекари с высоким обилием вшей отсутствуют блохи (Hopkins, 1949). На одной особи летучей мыши не могут сообитать виды *Nycteribiidae* и *Streblidae* (Marshall, 1981). К сожалению, выводы, основывающиеся на подобных сравнениях, гипотетичны и не подвергались специальной экспериментальной проверке.

Значительный интерес для понимания причин структурирования экологических ниш эктопаразитов в организме хозяина представляют пока еще редкие исследования результатов одновременного паразитирования нескольких видов на границы их местообитаний по сравнению с паразитированием этих видов поодиночке. При совместном нахождении на хозяине нескольких видов площади видовых местообитаний сокращаются и их сегрегация усиливается. Например, у пухоедов родов *Ricinus* и *Philopterus* в случае паразитирования на птице особей одного вида границы местообитаний значительно шире, чем при паразитировании особей 2 видов (Marshall, 1981). На латеральных бородавках крыльев пера моевок *Rissa tridactyla* и *R. brevirostris* постоянно совместно живут 2 вида клещей — *Alloptes* sp. и *Laronyssus martini*. Оба этих вида могут одновременно находиться на одних и тех же перьях, но в границах пера каждый вид чаще встречается в одном из его 3 секторов. Перекрытие пространственных ниш асимметрично с доминированием *L. martini* за счет его большей конкурентоспособности (Choe, Kim, 1989).

Из 2 видов власоедов, совместно обитающих на гофере *Thomomys botae*, *Geomadoecus aurei* заселяет преимущественно дорсальную и латеральную части тела, а *Thomomydoecus minor* — вентральную и латеральную. Первый вид менее специфичен в выборе местообитаний (Reed et al., 2000).

Сезонные изменения в составе сообществ. Постоянные эктопаразиты находятся на теле хозяина непрерывно на протяжении нескольких

поколений. Для вшей, пухоедов и перьевых клещей обнаружены сезонные колебания численности, которые могут влиять и на их удельный вес в составе сообществ, и на широту их экологических ниш. У видов временных эктопаразитов с близкими экологическими нишами несовпадения периодов массового паразитирования снижают межвидовую конкуренцию, что обнаружено у иксодовых клещей и блох. К сожалению, сегрегация экологических ниш по временным параметрам почти не изучена (Балашов, 1982).

Иммунный статус хозяина. На сегрегацию экологических ниш в сообществе и широту самих ниш большое влияние может оказывать иммунное состояние организма хозяина. Для иксодовых клещей и в значительной степени для других эктопаразитов экспериментально доказано развитие иммунитета против эктопаразитов. Приобретенная устойчивость, кроме индуцировавшего ее вида, может влиять и на другие сообщества (Singh, Girschick, 2003). Пока эти вопросы ждут дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На млекопитающих и птицах обитают сообщества эктопаразитов, в состав которых могут входить по несколько десятков видов клещей и насекомых. Видовое богатство подобных сообществ достигается их структурированием на множество экологических ниш. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных возник уже в меловом периоде, и за десятки миллионов лет коэволюции эктопаразиты освоили все пищевые ресурсы и местообитания на теле хозяев. В большинстве публикаций по этой проблеме приводятся описания трофических и пространственных особенностей реализованных экологических ниш разных экологических и таксономических групп эктопаразитов. Однако остаются не раскрытыми причины разной степени сегрегации и широты ниш в разных типах паразитарных сообществ, существования вакантных ниш. В наименьшей степени исследована активная роль организма хозяина и особенно его иммунного статуса. Между тем именно в постоянных взаимодействиях меняющейся среды обитания—организма хозяина — одно из главных отличий экологических ниш паразитов от таковых свободно живущих организмов.

Сроки существования инфрасообществ эктопаразитов ограничены временем жизни их хозяев. Формирование инфрасообщества в большинстве случаев начинается с нуля, так как новорожденные особи свободны от эктопаразитов. Заполнение вакантных ниш обеспечивается колонизацией извне и занимает разное время у разных видов хозяев. Характерное видовое разнообразие инфрасообществ обычно достигается лишь у взрослых особей.

Структурирование сообществ эктопаразитов по экологическим нишам и формирование их видового разнообразия объясняют 2 альтернативными гипотезами. Одна из них отдает предпочтение эволюционным факторам, а другая — экологическим. К сожалению, проверка этих гипотез затруднена из-за сложности реконструкции генезиса реальных сообществ эктопаразитов. Без специальных экспериментов затруднительно ответить на другой важный вопрос — соотношения влияний наследственной приуроченности насекомых и клещей к определенным экологическим нишам и прямых воздействий факторов организма хозяина и окружающей среды.

Несмотря на противоречивость и неоднозначность в трактовке самого понятия «экологическая ниша», его использование в паразитологии оказалось достаточно перспективным. Распространение параметров экологиче-

ской ниши на сообщества эктопаразитов благодаря их видовому разнообразию и возможности установления границ их местообитаний на теле хозяина, может внести существенный вклад и в развитие общей концепции экологической ниши.

Исследование поддержано грантом Министерства науки по поддержке научных школ (№ НШ-1664,2003.4) и грантом Российского фонда фундаментальных исследований (№ 05-04-48468).

Список литературы

- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными // Л.: Наука, 1982. 320 с.
- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций // СПб.: Наука, 1998. 287 с.
- Балашов Ю. С. Эволюция гематофагии среди насекомых и клещей // Энтомол. обзор. 1999. Т. 78. С. 749—763.
- Балашов Ю. С. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов // Паразитология. 2000а. Т. 34. С. 361—370.
- Балашов Ю. С. Эволюция гнездово-норового паразитизма у насекомых и клещей // Энтомол. обзор. 2000б. Т. 79. С. 950—965.
- Балашов Ю. С. Козволюция паразитических насекомых и клещей с их хозяевами — наземными позвоночными // Энтомол. обзор. 2001. Т. 80. С. 925—942.
- Балашов Ю. С. Видовое разнообразие паразитарных сообществ насекомых и клещей на млекопитающих // Энтомол. обзор. 2002. Т. 81. С. 930—943.
- Балашов Ю. С. Видовое разнообразие паразитарных сообществ насекомых и клещей на птицах // Энтомол. обзор. 2003. Т. 82, вып. 4. С. 922—942.
- Балашов Ю. С., Бочков А. В., Вашенок В. С., Григорьева Л. А., Третьяков К. А. Структура и динамика сообщества эктопаразитов рыжей полевки в Ильмень-Волховской низине // Паразитология. 2002. Т. 36. С. 433—446.
- Балашов Ю. С., Бочков А. В., Вашенок В. С., Третьяков К. А. Структура и сезонная динамика сообщества эктопаразитов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в Ильмень-Волховской низине // Паразитология. 2003. Т. 37. С. 443—455.
- Барышева А. Ф. Паразитофауна серой куропатки (*Perdix perdix*) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1939. Вып. 11, № 43. С. 67—76.
- Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I Пути его возникновения // Мед. паразитол. 1951. Т. 20. С. 233—241.
- Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II Основные направления его развития // Мед. паразитол. 1954. Т. 23. С. 3—20.
- Васильева И. С. О локализации иксодовых клещей на теле мелких млекопитающих // Эктопаразиты. 1964. Вып. 4. С. 28—30.
- Вашенок В. С. Блохи — переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука, 1988. 161 с.
- Галузо И. Г. Кровососущие клещи Казахстана. II. Род *Hyalomma*. Алма-Ата, 1947. 281 с.
- Гребнюк Р. В. Иксодовые клещи (*Parasitiformes, Ixodidae*) Киргизии (эколого-биологическая характеристика, вредное значение и основы борьбы с ними). Фрунзе, 1966. 328 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. 2-е изд. Л., 1947. 372 с.
- Догель В. А., Каролинская Х. Паразитофауна стрижа (*Arus arus*) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1936. № 7. С. 49—79.
- Догель В. А., Навцевич Н. Паразитофауна городской ласточки // Там же. С. 80—113.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи (*Analgesoidea*). Ч. I. Введение в их изучение. М.; Л., 1951. 364 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 5).
- Дубинина Е. В. Морфологические адаптации волосяных клещей к паразитированию в шерстяном покрове млекопитающих // Паразитол. С. 1974. Т. 26. С. 144—160.
- Зехнов М. И. Динамика паразитофауны галки // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1948. Т. 5. С. 29—116.
- Зехнов М. И. Возрастная и сезонная динамика пухоедов грача (*Corvus frugilegus* L.) // Зоол. журн. 1956. Т. 35. С. 1831—1843.

- Кучерук В. В., Нефедова И. Н., Дунаева Т. Н. К вопросу о значении самозащиты мелких млекопитающих от личинок и нимф иксодовых клещей // Зоол. журн. 1956. Т. 35. С. 1723—1727.
- Медведев С. Г. Паразито-хозяйственные связи семейств блох // Энтомол. обозр. 1997. Т. 76, вып. 2. С. 318—337; вып. 4. С. 755—769.
- Миронов С. В. Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожным покровам птиц // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 34. С. 114—132.
- Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80—91.
- Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в положении к некоторым паразитологическим проблемам // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 4. С. 1385—1422.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л., 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 4).
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. СПб.: Наука, 1997. 436 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 5).
- Ash J. S. A study of the Mallophaga of birds with particular reference to their ecology // Ibis. 1960. Vol. 102. P. 93—110.
- Atyeo W. T., Windingstadt R. M. Feather mites of the greater sandhill crane // Journ. Parasitol. 1979. Vol. 65. P. 650—658.
- Baum H. Biologie und Oecologie der Amselfederlaus // Angew. Parasitol. 1968. Bd 9. S. 129—175.
- Bennet G. F. Boophilus microplus (Canestrini) (Acarina: Ixodidae): on the bovine host. III. Distribution of stages during development // Acarologia. 1975. Vol. 17. P. 43—52.
- Bloemer S. R., Zimmerman R. H., Fairbanks K. Abundance, attachment sites, and density estimators of Lone star ticks infesting White-tailed deer // Journ. Med. Entomol. 1988. Vol. 25. P. 295—300.
- Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al revisited // Journ. Parasitol. 1997. Vol. 83. P. 575—583.
- Buttiker W. Parasites and nest dwellers of the sand martin Riparia riparia (L.) in Switzerland // Schweiz. Ent. Ges. 1969. Vol. 42. P. 205—220.
- Choe J. C., Kim K. C. Community structure of arthropod ectoparasites of Alaskan seabirds // Canad. Journ. Zool. 1987. Vol. 65. P. 2998—3005.
- Choe J. C., Kim K. C. Microhabitat preference and coexistence in feather mites (Acari: Analoidea) on Alaskan seabirds // Canad. Journ. Zool. 1988. Vol. 66. P. 987—997.
- Choe J. C., Kim K. C. Microhabitat selection and coexistence of ectoparasitic arthropods of Alaskan seabirds // Oecologia. 1989. Vol. 79. P. 10—14.
- Dabert J., Mironov S. A. Origin and evolution of feather mites (Astigmata) // Exper. Appl. Acarology. 1999. Vol. 23. P. 437—454.
- Durden L. A., Musser G. G. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distribution // Bull. Amer. Museum Natural History. 1994. Vol. 218. P. 1—90.
- Dusbaberk F. To the phylogeny of genera of the family Myobiidae (Acarina) // Acarologia. 1969. Vol. 11. P. 537—574.
- Esch G. A., Bush A. O., Aho J. M. (Ed.). Parasite communities: patterns and processes. L.; N. Y., 1990. 325 p.
- Gaud J., Atyeo W. T. Feather mites of the World (Acarina, Astigmata): the supraspecific taxa. Annales de Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques, 277. 1996. Pt 1. 193 p.; Pt 2. 436 p.
- Gage K. L., Hopla C. E., Schwan T. C. Cotton rats and other small mammals as hosts for immature Dermacentor variabilis in Central Oklahoma // Journ. Med. Entomol. 1992. Vol. 29. P. 832—842.
- Hopkins G. H. E. The host-association of the lice of mammals // Proc. Zool. Soc. London, 1949. Vol. 119. P. 387—604.
- Hood D. E., Welch H. E. A seasonal study of the parasites of the red-winged blackbird (Agelaius phoeniceus L.) in Manitoba and Arkansas // Can. Journ. Zool. 1980. Vol. 58. P. 528—537.
- Kim K. C. (ed.). Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. N. Y. et cetera., 1985a. 612 p.
- Kim K. C. (ed.). Evolutionary relationships of parasitic Arthropods and Mammals // Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. N. Y. et cetera., 1985b. P. 3—82.
- Marquez F. J., Guiguen C. Distribution sur l'hôte des Ixodes parasites d'Oryzopsis coniculus et facteurs qui l'affectent // Acarologia. 1992. Vol. 33, N 2. P. 141—148.

- Marshall A. G. The ecology of ectoparasitic Insect. London, 1981. 460 p.
- Mauersberger G., Mey E. Mallophagen und Vogelsystem — Beitrag zur Diskussion der «Parasitophyletik» // Mitt. Zool. Mus. Brri. 1993. Vol. 69. Suppl.: Ann. Orn. 17. P. 3—30.
- Mooring M. S., Blumstein D. T., Stoner C. J. The evolution of parasit-defence grooming in ungulates // *Biolog. Journ. Linnean Soc.* 2004. Vol. 81. P. 17—37.
- Murray M. D. The ecology of lice on sheep. I. The influence of skin temperature on populations of *Linognathus pedalis* (Osborne) // *Austral. Journ. Zool.* 1960a. Vol. 8. P. 349—356.
- Murray M. D. The ecology of lice on sheep. II. The influence of skin temperature and humidity on the development and hatching of the eggs of *Damalinia ovis* // *Austral. Journ. Zool.* 1960b. Vol. 8. P. 357—362.
- Murray M. D. Arthropods — the pelage of mammals as an environment // *Proc. VI Intern. Congr. Parasitol. Canberra.* 1986. P. 191—195.
- Murray M. D. Effects of host grooming on louse populations // *Parasitol. Today.* 1987. Vol. 3. P. 276—278.
- Nelson B. C., Murray M. D. The distribution of Mallophaga on the Domestic Pigeon (*Columba livia*) // *Int. Journ. Parasitol.* 1971. Vol. 1. P. 21—29.
- Nelson A. Spatial differentiation of ectoparasites on small mammals // *Holarctic Ecol.* 1981. Vol. 4, N. 3. P. 184—190.
- Nutting W. B. Prostigmata-Mammalia. Validation of coevolutionary phylogenesis // In.: *Coevolution of parasitic arthropods and mammals / Ed. By K. C. Kim. N. Y. etc., 1985. P. 569—640.*
- Perez T. M. Eggs of feather mite congeners (Acarina: Pterolichidae, Xolalgidae) from different species of new world parrots (Aves, Psittaciformes) // *Int. Journ. Acarol.* 1997. Vol. 23. P. 103—106.
- Poulin R. *Evolutionary Ecology of Parasites. From individuals to communities.* London et al., 1998. 212 p.
- Prise P. W. Evolutionary biology of parasites // *Ann. Rev. Entomol.* 2003. Vol. 48. P. 185—209.
- Reed D. L., Hafner M. S., Allen S. K., Smith M. B. Spatial partitioning of host habitat by chewing lice of the genera *Geomydoecus* and *Thomomydoecus* (Phthiraptera: Trichodectidae) // *Journ. Parasitol.* 2000. Vol. 86. P. 951—955.
- Samuel W. M. Grooming by moose (*Alces alces*) infested with the winter tick, *Dermacentor albipictus*: a mechanism of premature loss in winter hair // *Can. Journ. Zool.* 1991. Vol. 69. P. 1255—1260.
- Singh S. K., Girschick H. J. Tick-host interactions and their immunological implications in tick-borne disease // *Current Sci.*, 2003 Vol. 85. P. 1284—1298.
- Tatchell R. J. Interactions between ticks and their hosts // *Proced. VI Intern. Congr. Parasitol. Canberra,* 1986. P. 597—606.
- Wiesbroth S. H., Friedman S., Powell M. The parasitic ecology of the rodent mite *Myobia musculina*. I. Grooming factors // *Laboratory Animal Sc.* 1974. Vol. 24. P. 510—516.
- Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург
- Поступила 26 VII 2005

ECOLOGICAL NICHES OF ECTOPARASITES

Yu. S. Balashov

SUMMARY

On mammals and birds communities of ectoparasites are present, which can include scores of ticks, mites and insects species. The parasitizing of arthropods terrestrial vertebrates appeared as far back as the Cretaceous period, and after 70—100 mil. years of the coevolution ectoparasites have assimilated all food resources and localities of the hosts' bodies. To the present only spatial and (to the less extent) trophic niches of parasitic insects, ticks and mites are studied completely enough. The main results these investigations are discussed in the present paper.

A high abundance of the communities is reached because of their partition into the number of ecological niches. Host is complex of ecological niches for many ectoparasites

species. These niches reiterate in the populations of a species closely related species of hosts and repeat from generation to generation. The each part of host (niche) being assimilated by certain parasite species is available potentially for other species. The partition of host into ecological niches is clearer than the structure of ecosystems including free-living organisms. A real extent of the ecological niches occupation by different species of ticks, mites and insects is considerably lower than a potential maximum. The degree of ecological niches saturation depends on the history of the coevolution of parasites community components, previous colonization by new ectoparasite species and many other ecological factors affecting host-parasite system. The use of the ecological niche conception in parasitology is proved to be rather promising. Ectoparasites communities because of their species diversity, different types of feeding and a number of habitats on host represent convenient models and study of them can contribute significantly to the development of the general conception of ecological niche.
