

В.А. Кашеев**МОРФОЗКОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ НИДИКОЛОВ ЖИЛИЩ МЕЛКИХ
ПОЗВОНОЧНЫХ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ**

Алма-Ата - 1982

Довольно большая и важная в практическом отношении фауна обитателей нор и гнезд животных представлена беспозвоночными многих систематических групп, занимающими различные экологические ниши и выполняющими различные функции в микробиоценозах подземных жилищ мелких млекопитающих и роющих птиц. В любом бинOME подземные жилища позвоночных образуют четко обособленный микробиотоп, обладающий рядом характерных специфических условий, а в пустыне - это одно из немногих мест, где могут существовать наряду с ксерофилами некоторые мезо- и даже гидрофильные организмы. Микробиоценоз подземного жилища обладает рядом специфических черт, обусловленных существованием в экстремальных условиях безводной пустыни и сухих полупустынь.

Обитание в специфических условиях подземного лабиринта накладывает отпечаток на общий габитус, морфологические особенности, экологию и поведение нидиколов. Фауна нор своеобразна, характеризуется постоянством и специфичностью элементов ее составляющих вследствие стабильности и резкого отличия микроклимата от условий окружающей среды.

Фауна нидиколов пустынных районов Средней Азии и Казахстана освещалась многими исследователями в связи с ее эпидемиологическим значением (Киршенблат, 1936; Власов, 1937; Дубинин, 1954 и др.). Выявлена роль отдельных видов нидиколов в регуляции численности эктопаразитов грызунов - переносчиков многих трансмиссивных заболеваний человека и сельскохозяйственных животных (Бычков, 1933; Флегонтова, 1938; Кашеев, 1981). Ряд работ посвящен биоэкологическим связям и структуре норových сообществ различных грызунов (Барабаш-Никифоров, 1959; Мусаев, 1965; Климова, 1970; Нельзина, 1971 и др.). В.Н. Беклемишев (1959) выявил общие закономерности биоэкологической концепции нидиколов. В фаунистических работах отдельных авторов рассматриваются некоторые особенности приспособлений членистоногих к нидикольному образу жизни (Бычков, 1933; Флегонтова, 1938; Дубинин, 1954 и др.).

В зависимости от занимаемой экологической ниши, нидиколы обладают теми или иными специфическими чертами строения, биологии и экологическими особенностями, некоторые из которых и будут рассмотрены в предлагаемой статье.

В процессе эволюции у нидиколов вырабатывается комплекс морфо-экологических приспособлений, позволяющих более тесные трофические, топические или форические связи с микробиоценозом подземного жилища позвоночного. Чем более специализирован нидикол, тем ярче выражены такие приспособления. Адаптации членистоногих к нидикольному образу жизни очень разнообразны, но их можно разделить на три большие группы, определяемые по направлению специализации нидикола. Морфологические, экологические и поведенческие приспособления к различным функциям, выполняемым нидиколом в норовом микробиоценозе, тесно связаны между собой и часто существование одного явления обуславливает проявление другого.

Эколого-морфологический анализ фауны нидиколов, населяющих норы различных псаммофильных грызунов в пустыне Кызылкумы позволяет выделить общие закономерности приспособительных реакций, разделяющиеся на следующие группы:

1. Общие адаптации беспозвоночных к обитанию в подземных жилищах различных позвоночных, наблюдаемые у большинства нидиколов из различных систематических групп;
2. Приспособления отдельных экологических группировок нидиколов к обитанию в определенном субстрате, или трофических групп, связанных одним типом питания. Часто однотипные приспособления наблюдаются у разных систематических групп членистоногих;
3. Специфические особенности отдельных видов нидиколов, как адаптации к определенным условиям экологической ниши.

Степень связи различных видов нидиколов с микробиоценозами жилищ мелких позвоночных известна весьма приблизительно вследствие отсутствия информации по биологии и экологии многих видов организмов: Классификация таких связей, предложенная в работах советских и зарубежных исследователей (Falcoz, 1914; Власов, 1937; Климова, 1970), включает три основные экологические группировки нидиколов:

1. Случайные нидиколы встречаются в гнездах позвоночных непостоянно. Это либо эврибионты, либо виды в норме живущие в других биотопах и каким-то образом попавшие в подземный лабиринт норы позвоночного. Иногда отдельные участки норы или гнезда могут соответствовать в основных

показателях (температура, влажность, почва и т.д.) обычному биотопу этих организмов. Судьба попавших в микробиоценоз норы случайных нидиколов различна - одни снова выходят на поверхность, другие поедаются хищными нидиколами внутри норы. Из беспозвоночных, связанных с норами - это наиболее многочисленная и разнообразная в систематическом отношении группа. Практически, вблизи входов и ходах верхнего яруса подземного лабиринта, можно встретить любое членистоногое, обитающее в пустыне. Они могут вступать в трофические цепи микробиоценоза не изменяя существенно количественных показателей этих отношений.

Большинство фолеоксенов - схизофаги, на долю которых приходится около 38% и энтомофаги - 41% (*Scarabaeidae*, *Curculionidae*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Coccinellidae*, *Formicidae*, *Heteroptera* и др.). Фитофага и эврифага составляют 21% от общего числа фолеоксенов.

Богатая в видовом отношении, но малочисленная фауна случайных нидиколов не оказывает заметного влияния на комплекс постоянных обитателей норового микробиоценоза вследствие кратковременности их контакта и отсутствия стабильных трофических связей. Возмущение, вносимое в микробиоценоз случайными нидиколами незначительно и быстро стабилизируется.

II. Факультативные нидиколы - промежуточное звено перехода от обитания в открытых биотопах к специализированному микробиотопу подземного лабиринта жапищ мелких позвоночных. Отсутствие строгой специализации делает необязательной связь фолеофилов с микробиоценозом норы, но их постоянное присутствие и тесная связь с субстратом микробиотопа представляют факультативных нидиколов как важный компонент микробиоценоза. Агрегации некоторых видов факультативных нидиколов существуют только на определенных стадиях микросукцесий норового сообщества. Гемипопуляции гетеротопных нидиколов играют значительную роль в пространственном и функциональном расчленении микробиоценоза норы. Некоторые членистоногие на определенных стадиях онтогенеза являются типичными нидиколами. Это явление фазовой нидикологии известно, например, у клеща *Hyalomma asiatica*. Личиночные стадии он проходит в колониях большой песчанки как типичный нидикол, а взрослые клещи ведут открытый пастбищный образ жизни и нападают на крупных млекопитающих.

В состав этой весьма неоднородной в систематическом отношении группы входят представители четырех классов (*Crustacea*, *Chelicerata*, *Insecta*, *Muriapoda*) и 18 отрядов членистоногих. Главенствующее положение в группе фолеофилов занимают различные виды клещей, по типу питания относящиеся в основном к схизофагам (*Ixodoidea*, *Gamaoidea*, *Oribatei* и др.). Большую долю среди фолеофилов составляют различные хищники, заходящие в подземный лабиринт в поисках добычи.

III. Фолеобионты или облигатные нидиколы - группа членистоногих, наиболее тесно связанных с микробиоценозом нор. Это гомотопные организмы, проходящие все стадии развития в норах позвоночных. Специализация облигатных нидиколов происходит в двух основных направлениях - по отношению к хозяину и к его жилищу. Узкоспециализированные гомотопные фолеобионты населяют жилища только одного вида позвоночного, а эврибионтные нидиколы - компоненты микробиоценозов многих роющих млекопитающих и птиц. К первым относятся прежде всего эпизойные и эндозойные симбионты псаммофильных грызунов. Примером непаразитических облигатных нидиколов - стенобионтов могут служить *Falagria medvedevi* и *Pholioxenua phoenix*. Вторая группа представлена видами, приуроченными к определенному субстрату, встречающемуся в подземных жилищах многих млекопитающих. Это *Sorghophilus pennifer*, *Aphodius transaralicus* и другие. Строгая специализация нидикола зависит от многих факторов. Типичный обитатель нор суслика *Citellus rupeus* стафилин *Oxutelia bemchaueri*. В пустыне, где этот грызун отсутствует, перешел к обитанию в колониях большой песчанки. Некоторые широко распространенные экологически пластичные виды в пустынных условиях становятся типичными облигатными нидиколами.

У факультативных, и особенно у облигатных нидиколов для более тесной связи с норовым микробиоценозом в процессе эволюции вырабатывается комплекс морфоэкологических адаптаций, позволяющий им занимать определенную экологическую нишу. Адаптивный характер к нидикольному образу жизни носит разделение членистоногих по типу питания. Нидиколы жилищ мелких позвоночных относятся к нескольким трофическим уровням, что позволяет им наиболее полно использовать имеющиеся кормовые ресурсы в гнездо-норовых микробиотопах. Зверек - хозяин норы и его эктопаразиты представляют центральное звено в структуре микробиоценоза, на котором базируются все основные трофические цепи непаразитических членов консорции.

Эктопаразиты грызуна - гематофаги, образуют три экологические группы по степени связи с хозяином. Связь факультативных фазовых гематофагов с хозяином на разных этапах их онтогенеза может быть качественно иной вследствие различия трофических связей личинки и имаго. Личинки блох, питающиеся кровью хозяина, - типичные сапрофаги, потребляющие гниющие растительные остатки и экскременты взрослых блох. Самцы многих иксодовых, развивающихся в колониях большой песчанки, имеют рудиментарный хоботок и к высасыванию крови не способны, в то время как самки -

факультативные кровососы большой песчанки.

Группу облигатных эктопаразитов образуют эпибионты хозяина, которые в течение всего онтогенеза, а иногда и нескольких поколений не покидают волосяного покрова хозяина. В эту группу входят гамазовые клещи рода *Laelaps*, миобии, вши и волосяные клещи. Переход эпибионтов в процессе микро-сукцессий происходит во время контактов зверьков или с помощью мигрирующих стадий.

Основную группу эктопаразитов псаммофильных грызунов составляют различные виды блох и клещей. Среди блох, паразитирующих на грызунах в пустыне Кызылкум, наиболее многочисленны представители рода *Leoposylla*, которым отводится основная роль в передаче чумы в популяциях большой песчанки этого района. На большой песчанке одновременно паразитирует несколько видов блох, причем их состав изменяется в зависимости от места расположения колонии, плотности и возрастного состава популяции грызунов. Численность различных видов блох изменяется по сезонам года и может происходить замещение доминирования одного вида блох другим.

Вторую группу гематофагов представляют гамазовые, иксодовые и аргасовые клещи, среди которых менее выражена специализация в отношении хозяина. Из клещей наибольшее значение имеют *Gamaelidae*, которые составляют более половины фитобионтов большой песчанки.

Большинство видов эктопаразитов равномерно распределяются в микробиотопе норы и циркулируют периодически по цепи "хозяин - нора - хозяин".

Непаразитические облигатные нидиколы образуют несколько трофических групп, специализированных к обитанию в различных субстратах жилища млекопитающих или питающихся другими нидиколами.

Специализированные хищники - псилофаги - основной фактор, регулирующий численность эктопаразитов в микробиоценозе грызуна. Постоянное присутствие и высокая численность энтомофагов в микробиоценозах жилищ грызунов позволяет считать их одним из важнейших естественных профилактических факторов, в качестве агента биоконтроля возникновения и распространения эпизоотии грызунов.

Неспециализированные хищники, например *Philonthus scribae*, питаются блохами и их личинками, клещами, ногохвостками и даже другими, более мелкими стафилинидами.

Представители доминирующей группы схизофагов питаются различными органическими остатками и продуктами жизнедеятельности грызуна. Группа схизофагов трофически связана с таким количеством различных питательных веществ, что невозможно провести четкую классификацию из-за недостаточного знания экологии отдельных видов нидиколов. В большинстве случаев это топические группировки копробионтов, некоибионтов, сапробионтов, детритобионтов. По трофической специализации они разделяются на копрофагов, сапрофагов, некрофагов, мицетофагов и некоторых других. С каждым из видов, входящим в определенную группу, в процессе его гонотрофического цикла, контактирует комплекс других видов, связанных с ним трофически, топически или форически. Некоторые нидиколы в одной стадии развития - типичные схизофаги, а в другой переходят в другую трофическую группу, соответственно меняя свое пространственное распространение в микробиотопе (*Arhaniaptera*, *Gamasoidea*, *Coleoptera* и др.) или вообще покидают жилище позвоночного и переходят в открытые биотопы пустыни (*Ixodoidea*, *Diptera*, некоторые *Coieoptera*).

Фитофаги не характерны для жилищ мелких позвоночных и составляют небольшую группу видов, питающихся свежими запасами кормов грызуна или живущих на корнях растений, вскрытых роющими грызунами при строительстве норы. Большинство фитофагов - случайные и факультативные нидиколы, попадающие в подземный лабиринт вместе с рудеральной растительностью. Эта группа представлена некоторыми видами *Curculionidae*, *Homoptera* и *Heteroptera*. Личинки *Tenebrionidae* также выступают в качестве фитофагов.

В скоплениях органика развиваются некоторые виды сапрофитных грибов, которыми питается трофически обособленная группа мицетофагов. Эту группу составляют несколько видов жесткокрылых, двукрылых, муравьев и многоножек. Грибками питаются и некоторые *Colembolla*.

В стенках колонии поселяются муравьи или в ее нору открываются вторичные выходы муравейников. Муравьи встречаются в жилищах позвоночных довольно часто и выступают в роли энтомофагов или схизофагов. Представители связанного с муравьями комплекса мирмекофилов, также изредка встречаются в норах грызунов. Они могут служить примером чуждых подземному лабиринту грызуна организмов, но вслед за муравьями, симбионтами которых они являются, проникают в нору и находят подходящие условия обитания при наличии в гнездово-норовом микробиоценозе агрегаций муравьев.

Пространственное распределение нидиколов в колонии определяется их трофической специализацией. Эктопаразиты грызуна почти равномерно распределяются по подземному лабиринту, иногда скапливаясь у входов, в кормовой и гнездовой камерах - местах наиболее часто посещаемых песчанками. Различные схизофаги локализуются на соответствующих субстратах, где они находят пищу,

и в других участках колонии встречаются только при перемещениях. Наиболее сложную систему подземных камер и переходов в пустыне Кызылкум строят большие песчанки. В этом подземном лабиринте находятся самые различные субстраты и на его примере мы рассмотрим пространственное и функциональное расчленение микробиоты и его обитателей.

Структура субстрата зависит от места расположения колонии и почвы, в которой вырыт лабиринт. Дно ходов и камер представляет собой мягкий слой осыпавшихся сверху и со стенок песчанок и пылевидных частиц глины, перемешанных с различными растительными остатками. Здесь находят благоприятные условия и пищу многие виды почвообитающих членистоногих и их личинок (*Blattoptera*, *Tenebrionidae* и др.). Видовой состав членистоногих, обитающих в субстрате, зависит от его структуры и качества (Дубинин, 1954).

Своеобразное место локализации агрегаций многих нидиколов представляют пищевые запасы грызуна в кормовой камере и выстилка гнезда. В субстрате кормовой камеры, достигающей иногда объема до 1 м, можно выделить несколько довольно отчетливых слоев, характеризующихся специфическими особенностями и фауной нидиколов. Верхний слой, состоящий из веточек саксаула или травянистых растений - место обитания различных фитофагов и основное местонахождение случайных нидиколов, которых здесь особенно много из-за близкого расположения выходов на поверхность. Субстрат кормовой камеры служив своеобразным фильтром не пропускающим случайных посетителей вглубь подземного лабиринта. Здесь же укрываются от хищников блохи и большинство клещей. Второй слой, обычно смешанный из прошлогоднего и свежего корма, более плотный, полусыпан песком и служит местом локализации различных сапрофагов, питающихся растительными остатками. И наконец, последний слой, состоящий в основном из грунта с примесью растительных частиц, населяют личинки *Tenebrionidae*, *Curculionidae*, *Blattoptera* и другие сапрофаги, которые находят здесь достаточно пищи и хорошую защиту от врагов.

Субстрат гнездовой камеры состоит из мягких травинки или сердцевинки сухих стволов зонтичных. В субстрате гнезда проходят личиночные стадии большинство облигатных нидиколов. Наиболее богатую фауну и высокую численность нидиколов гнездовая камера имеет зимой. Верхние ярусы колонии охлаждаются, а гнездовая камера и глубинные ходы сохраняют достаточно высокую температуру и влажность. Многие компоненты микробиоценоза перемещаются и концентрируются в глубинной части колонии.

Своеобразную и многочисленную фауну имеет субстрат туалетной камеры. Здесь формируется своеобразный комплекс схизофагов, питающихся продуктами жизнедеятельности грызуна. В туалетной камере постоянно обитают многие нидикольные копрофаги, некрофаги, кожееды, мицетофаги и хищники, истребляющие схизофагов. В скоплениях различных растительных остатков и экскрементов зверька развиваются сапрофитные грибки, которыми питаются некоторые виды *Colembolla*, *Formicidae* и личинки *Coleoptera*.

Каждый участок колонии большой песчанки или любой другой норы позвоночного характеризуется своим особым гидротермическим режимом, наличием различных укрытий, растительных остатков и т.д. В свою очередь, каждый отдельный участок микробиоты имеет ячеистую структуру. Каждая из ячеек обычно имеет какую-то особенность, отличающую ее от соседних. Так, скопления экскрементов грызуна имеют множество участков, различающихся температурой, влажностью, структурой, плотностью, биохимическим составом, фауной бактерий и сапрофитных грибов и грунта, с которым контактируют экскременты. Такая мозаичность субстрата позволяет существовать самым разнообразным видам нидиколов.

Каждому организму, занимающему определенную экологическую нишу, присущ строго характерный способ передвижения. У нидиколов, населяющих норы в пустынных районах, можно выделить несколько типов передвижения.

Быстро бегающие по поверхности грунта или субстрата членистоногие относятся в основном к группе хищников-эврифагов. В этой группе преобладают членистоногие с размерами тела от 3 до 8 мм, что обусловлено механическими свойствами грунта и, прежде всего, его сыпучестью. Типичным габитусом для этой группы, по-видимому, следует считать форму, приближающуюся к тизануроидной (рис. 1 : 1,3,6,8) и удлинённые задние ноги.

Более крупные, ходящие нидиколы, с размерами 25-30 мм и более вытянутой формой тела. Типичными представителями этой группы можно считать довольно крупных жуликов рода *Tarhoxenus* и крупных чернотелок, относящихся к факультативным нидиколам. В этой группе преобладают схизофаги и крупные неспециализированные хищники.

Вторую группу "ходящих" составляют более мелкие нидиколы, живущие в различных субстратах и на их поверхности. К этой группе принадлежат почти исключительно схизофаги (*Aphodius*, *Curculionidae*, *Pseudoscorpiones* и сапрофильные виды клещей).

Очень своеобразный, присущий только псаммофилам тип передвижения, представляют

членистоногие, плавающие в толще песка, супесей или лессовой пыли. Имеют округлое, выпуклое сверху тело, облегчающее обтекание частиц грунта при движении в его толще. У всех видов, обладающих этим способом передвижения, ноги (чаще передние и задние) расширены и насекомое при движении загребают ими песок.

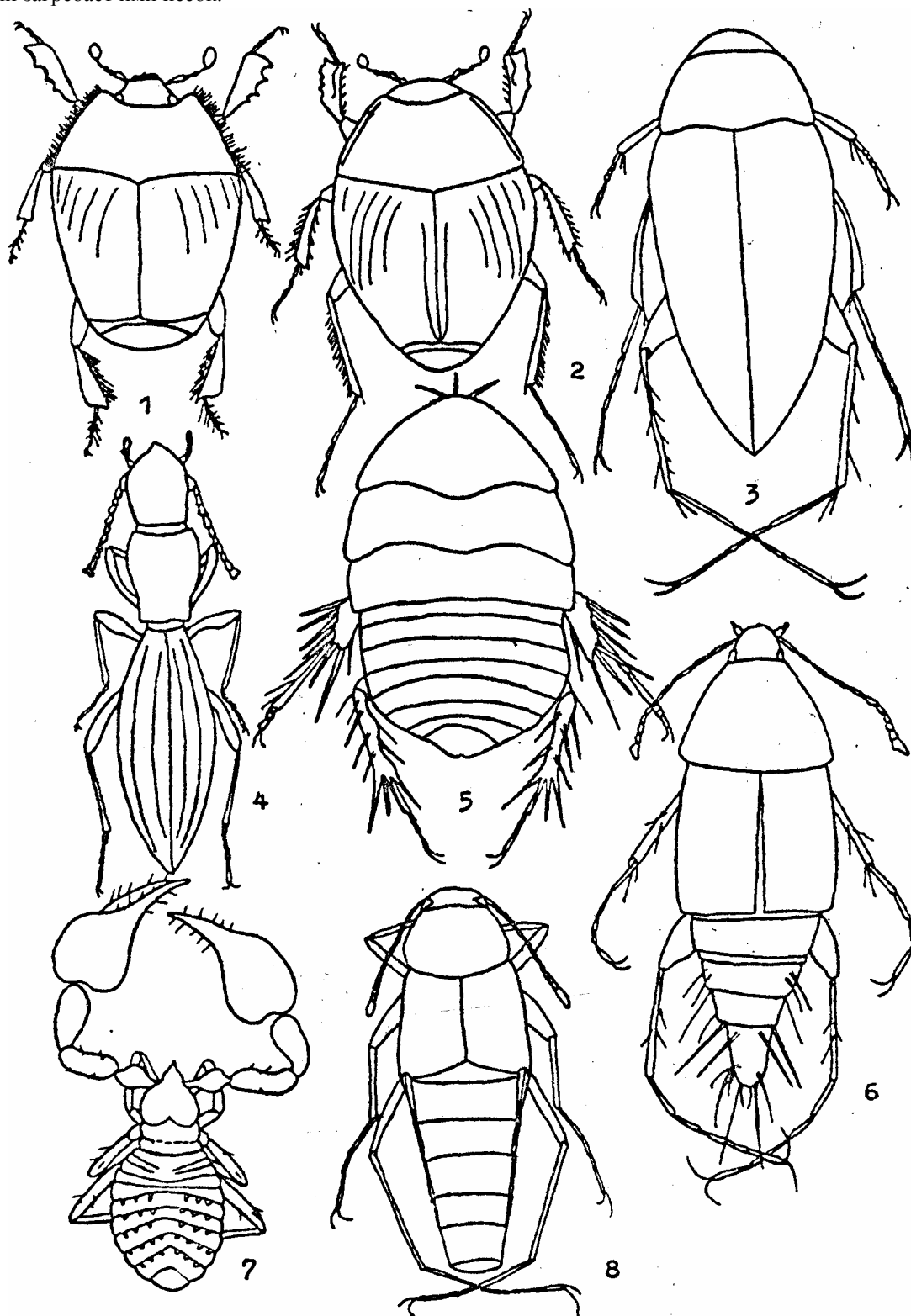


Рис. 1. Общий габитус облигатных нидиколов: 1 - *Styphrua corpulentus* Motech., 2 - *Eremosaprinus vlssovi* Rchdt., 3- *Nargus* ap., 4 - *Tenebrionidae* sp., 5 - *Polyphagacus natus*.

Личинки многих насекомых, развивающихся в песке дна кормовой и гнездовой камер, передвигаются с помощью волнообразных или спиралеобразных движений всего тела или его отдельных частей, ввинчиваясь в толщу грунта. Этот тип передвижения характерен для членистоногих с удлинённой формой тела (*Tenebrionidae*, *Elateridae* и др.). облигатные эктопаразиты грызунов, сами по себе очень малоподвижные животные, в результате форического переноса могут быстро перемещаться на значительные расстояния и даже заселять другие норы при переходе на нового хозяина при контактах грызунов. Эту группу составляют вши, волосяные клещи и некоторые из блох "шерсти". Для последних характерна периодическая смена способов передвижения.

К поведенческим адаптациям мы относим также способы ловли добычи для хищников, прикрепления эктопаразитов к хозяину и поиска пищи для схизофагов и фитофагов. Голодные блохи скапливаются в тех местах норы, где наиболее часто бывают зверьки. Для наиболее сложно устроенных колоний большой песчанки это ходы, ведущие в кормовую и гнездовую камеры. Особенно ярко это видно при полном отлове зверьков из колонии. Через 1-2 дня блохи скапливаются у входов экологического центра колонии. Если подойти к такой колонии, то при высокой численности блох, над входами образуются своеобразные облачка из голодных прыгающих блох. Большинство блох располагается на дне и нижней половине боковых стенок хода. Как только по этому ходу пробегает зверек, блохи прыгают и прицепляются к шерсти зверька. Несколько иначе ведут себя кровососущие клещи. Чаще всего они подкрадываются к неподвижному зверьку и заползают на него или же располагаются на потолке и бегущий зверек сметает их своей шерстью. Что касается эпибионтов, то на теле хозяина существуют микропопуляции этих эктопаразитов в течение нескольких поколений.

Хищники используют в основном два типа ловли добычи. Первая группа представлена подвижными хищниками из отряда жесткокрылых (*Philonthus scribeae*, *Coprophilus pennifer*). Способ ловли добычи зависит и от особенностей жертвы. Малоподвижную добычу типа личинок блох хищники выхватывают из субстрата и для этого особая быстрота не нужна - им питаются мелкие хищники, свободно передвигающиеся в различных субстратах. Это мелкие, средней подвижности стафилиниды *Falagria medvedevi*, *Medon nidicola*, *Aleochara clavicornis* и мелкие виды гистерид - *Hectipyrge puncticulatum*, *Gnathoncus nanus*. С другой стороны, взрослые блохи (как жертва) представляют много затруднений для хищников и поэтому псиллофаг должен быть либо очень подвижным, либо обладать поведенческими приспособлениями для ловли прыгающих блох. Быстрые и резкие в движениях хищники могут просто догонять и схватывать челюстями добычу. Часто между жертвой и хищником происходит длительная борьба (Бычков, 1933). Эти затруднения значительно уменьшаются в рыхлом субстрате рудеральной растительности в кормовой камере колонии или гнезда, где возможности для прыжков блох ограничены.

Вторую группу составляют подстерегающие хищники. Интересен способ охоты некоторых гистерид, которые обнаружив блоху подкрадываются, а затем молниеносным броском настигают жертву. Личиночные стадии *Staphylinidae* и *Histeridae* менее подвижны и подстерегают личинок клещей и блох, обитающих в различных субстратах. Примерно так же охотится облигатный нидикол - сверчок *Bothriophylax vlasovi*.

Поисковый способ добывания пищи присущ многим схизофагам, находящим в толще грунта различные растительные остатки. Особую экологическую группу составляют малоподвижные виды схизофагов, постоянно находящиеся в субстрате одновременно являющиеся их пищей. Это копрофаги, некрофаги, мицетофаги и др. В их задачу входит только обнаружить и внедриться в толщу такого субстрата. К этой же группе можно отнести и различных эндопаразитов, для которых тело хозяина одновременно является и средой обитания.

Размеры тела и морфологические особенности нидиколов тесно взаимосвязаны с их экологическими и поведенческими адаптациями, рассмотренными выше. У пустынных видов нидиколов морфологические приспособления идут в основном в двух направлениях - непосредственно к нидиколми и к аридным условиям песчаного субстрата, составляющего основу жилищ псаммофильных грызунов пустыни Кызылкум. Нора, вырытая в песчаных грунтах, имеет ряд особенностей, накладывающих отпечаток на характер приспособительных реакций нидиколов. Габитус организмов, населяющих дно ходов и камер и обитающих в толще песка или лессовой пыли, своеобразен и имеет ряд характерных особенностей, отмеченных исследователями различных систематических групп. Прежде всего, - это более или менее выраженное стремление к обтекаемости формы тела (рис. 1,1-3,5,6,8). Нетрудно заметить конвергентное сходство такой формы у представителей разных систематических групп членистоногих. Естественно, такая форма присуща членистоногим с активным способом передвижения. Более массивная передняя часть улучшает передвижение в сыпучем субстрате (песок, лессовая пыль) и выполняет роль тормоза при движении по наклонной плоскости. Наиболее совершенной в этом плане формой тела является более менее тизануроидная форма *Conosoma* и *Catopidae*.

Виды схизофагов, проводящие большую часть времени в различных субстратах, могут иметь

самую разнообразную форму, но общая тенденция к уплощению и расширению тела выражена у большинства облигатных нидиколов. Форма тела схизофагов в основном зависит от механических свойств субстрата и может быть довольно разнообразной - от почти шаровидной у псаммофильной чернотелки *D. ferrugineus* F.-w., живущей в толще песка, до вытянутой у *Belopus crassipes* P.-W. из того же семейства и у жужелипы *Clivina fossor* L.

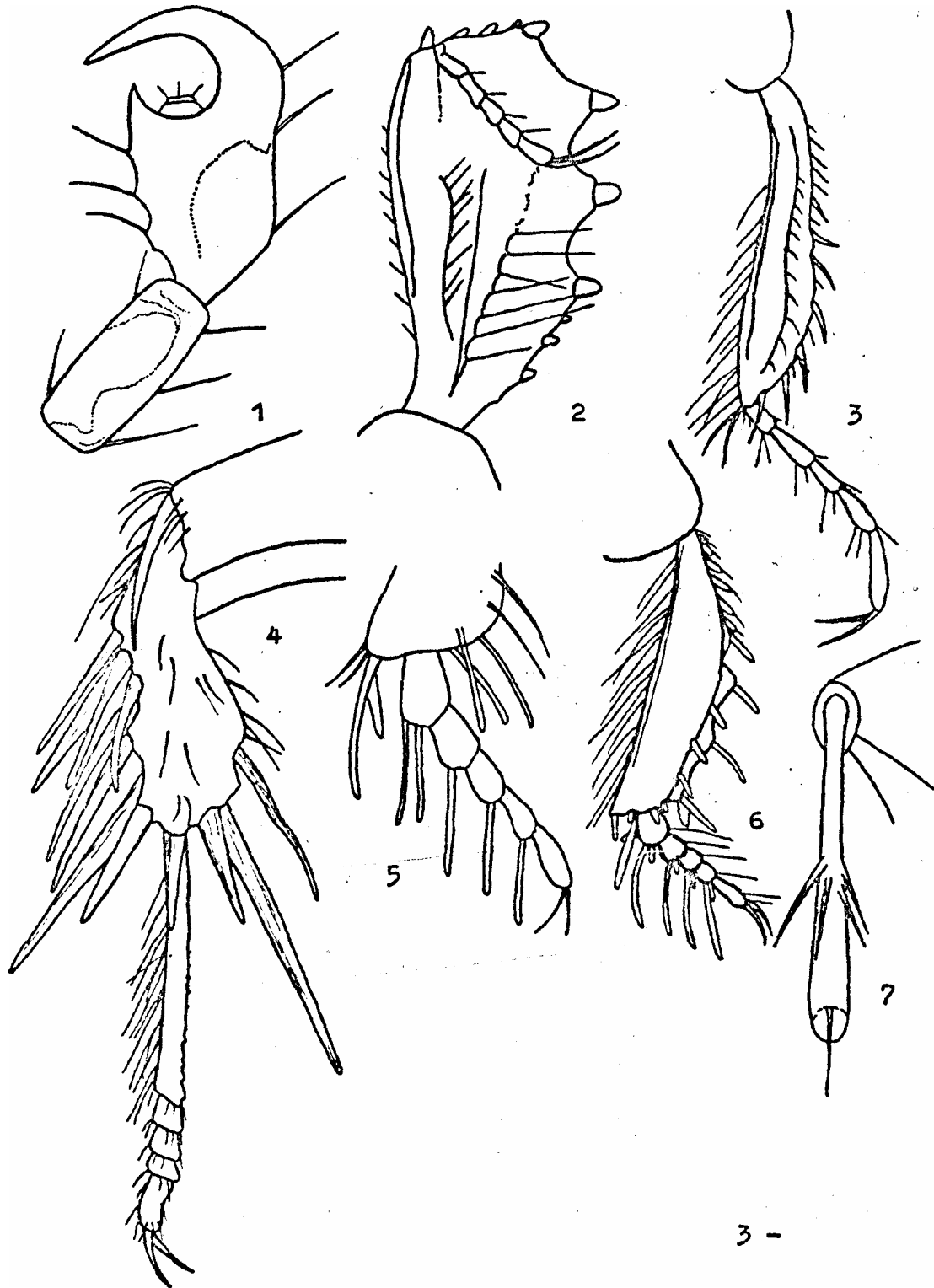


Рис.2. Строение голеней и лапок нидиколов: 1 - *Neochaematopinus laeviusculua* Graw., 2,6--*Styphrus corpulentus* Motsch., 3 - *Eremosaprinus vlasovi* Rehd., 4 - *Polyphaga saussurei* Dh. 5 - *Eholioxenus phoenix* Rehd., 7 - *Conosoma lineata* Easch.

Наиболее характерной для обитателей субстратов следует считать уплощенно-шаровидную форму таракана *Polyphaga aegyptica* (рис. 1,5), обитающего в толще песка или супеси на дне камер и ходов. Такой габитус позволяет таракану легко передвигаться в слое плотно слежавшихся и перемешанных с песком запасов кормов грызуна и субстрате гнездовой камеры. Интересно, что обрис тела *P. aegyptica* остается неизменным на протяжении всего онтогенеза, что несомненно указывает на широкий спектр размеров этой формы тела. В то же время, у личинок этого вида наблюдается возрастное увеличение выпуклости верхней стороны тела. У личинок младших возрастов тело более уплощенное и они в большей степени приурочены к различным субстратам, в толще которых они проводят большую часть времени. Взрослые тараканы и личинки старших возрастов ведут более открытый образ жизни и предпочитают чистый грунт. *P. aegyptica* довольно быстро передвигаются в сыпучем грунте в их габитус можно считать наиболее характерным для быстро двигающихся псаммобионтных форм. Полушаровидная форма тела позволяет легко изменять направление движения и песок легко осыпается с поверхности тела таракана. Основной формой движения нидиколов этой группы является "плавание" в сыпучем песке яла лессовой пыли.

Для членистоногих, передвигающихся по поверхности сухого мелкого песка и, особенно, лессовой пыли, иногда напоминающей по структуре цемент, характерно увеличение площади опоры путем dorзо-вентрального уплощения тела и удлинённых, широко расставленных в стороны ног. Типичным примером такой адаптации могут служить различные виды клещей (*Ixodoidea*, *Oribatei* и др.). Другой, принципиально сходной адаптацией к этим условиям является форма тела большинства псаммофильных блох - эктопаразитов большой песчанка, тонкопалого суслика и других пустынных грызунов. Это латерально уплощенное, очень легкое тело на широко расставленных ногах, придающих устойчивость на поверхности грунта.

Для быстро передвигающихся хищников с обтекаемой формой тела характерно наличие более или менее выраженной волосистости на нижней стороне тела. Направленные назад волоски и щетинки в сумме с формой тела служат для облегчения движения нидиколов вверх по наклонной плоскости сыпучего грунта.

У активно двигающихся нидиколов характерно строение ног. Обычно передние и задние расширены и приспособлены для загребания и копания, особенно у "плавающих" и зарывающихся в грунт нидиколов. Эта особенность выражена также у копрофагов и сапрофагов, живущих в плотных, но вязких субстратах. Бегающие формы снабжены удлинёнными задними ногами (рис.1,2,3,6, 8). Фалько (Palcoz, 1914) отмечает у нидиколов удлинение задних лапок и крупные, сильно выступающие глаза. Первая особенность хорошо заметна у видов *Pholioxenus*, *Gnathoncus*, *U Saprinus therondiamis*, *Onthophilus convictor*, *Conosoma lineata*, *Nargua sp.* Вторая резко выражена у *Pholioxenus* и менее ясно у *Gnathoncas*. Третья особенность, впервые отмеченная у гистерид А.Н. Рейхардтом (1941) - уплощение переднеспинки, особенно близ ее передних углов, заметна у видов, ползающих под верхним слоем песка. О.Л. Крыжановский (1976) для нидикольных гистерид отмечает сильно выпуклую форму тела, значительное расширение копательных ног, увеличение размеров зубцов на передних голених, при одновременном сокращении числа этих зубцов (рис. 11,2), большую густоту и длину щетинок на ногах (чем облегчается обметание песчинок), волосистость стебелька усиков и боков груди (*Phiothis*, *Gnathoncus* и др.). Эти же особенности прослеживаются у жуков семейства *Staphylinidae* (рис. 1,6,8).

У облигатных нидиколов, особенно у видов, распространение которых происходит форически, наблюдается полная или частичная редукция крыльев. Это эктопаразиты из отрядов вторичнобескрылых насекомых *Anoplura* и *Aphaniptera*, некоторые виды *Coleoptera*, *Blattoptera* и нидикольные сверчки *Botrophilax viasovi*. Нидиколы, часто перелетающие из одной норы в другую, хорошо летают и их крылья развиты нормально (*Philonthas scribae*, *Coprophilua pennifer* и др.). Крупные виды чернотелок и журилиц (*Blaps*, *Taphoxenus*, *Anthia*) также бескрылы, но эта особенность не имеет прямого отношения к нидикольности. У некоторых облигатных нидиколов происходит редукция глаз, наблюдаемая у видов, живущих в глубине глубоких нор. Примером этого явления может служить стафилян *Leptolinus longulus* - эндемик пустыни Кызылкум.

Узкоспециализированные трофические группы нидиколов имеют приспособления, направленные на выполнение одной узкоспециальной функции. Примером могут служить прицепные коготки вшей (рис.11, I) и блох или щетинки ротового аппарата некоторых хищных жуков (Бычков, 1933). У облигатных эктопаразитов роющих позвоночных отчетливо выражена общая тенденция к упрощению общей организации и усложнению отдельных органов, выполняющих функции питания и прикрепления к хозяину. Чем более специализирован эктопаразит, тем ярче выражены эти адаптации.

Скульптура поверхности подвижных псаммобионтных нидиколов выражена в виде очень мелких точек или вдавлений. Чаще эти виды имеют гладкую поверхность тела и у большинства из них (*Histeridae*, некоторые *Staphylinidae*) Тело блестящее, как бы отполировано, что способствует лучшему обтеканию частиц грунта. У многих псаммофильных нидиколов площадь опоры увеличивается за счет

опущения боков тела, что отмечалось уже для гистерид и особенно отчетливо у таракана *Polyphaga aegyptica* (рис.1, 5).

Удлиненные задние и средние ноги и особенно их лапки увеличивают площадь опоры и, кроме того, перемещают центр тяжести нидикола к переднему концу тела - основному месту приложения усилий ног, что также способствует передвижению по наклонным плоскостям сыпучего грунта. Интересно, что при движении вниз эти нидиколы скользят по наклонной плоскости - этому также способствует перемещенный вперед центр тяжести и опущение боков тела. Такой тип передвижения мы наблюдали у *Histeridae*, *Staphylinidae* и *Catorpidae*.

Сильное опущение и длинные мощные зубцы на передних и задних голених служат для опоры на сыпучий грунт. Особенно отчетливо это видно у *Hypocacculus eremobius* и *Polyphaga aegyptica* (рис. 11, 3, 4,5,6). У скоростных хищников эти зубцы выражены не так сильно, но выполняют ту же функцию (рис. 1,3,8; II, 7). Основную функцию опоры у этих видов несут длинные хеты на вершинах голених.

ЛИТЕРАТУРА

- Барабаш-Никифоров И.И.** 1959. Симбиотические связи населения бобровой норы. - Зоол. журн., 38,5 : 767-774.
- Беклемишев В.Н.** 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. - Зоол. журн., 38,8 : 1128-1137.
- Бычков В.А.** 1933. О стафилинах - естественных врагах блох. - Русск. энтомол. обзор., 24, вып.1-2 : 45-56.
- Власов Я.П.** 1937. Нора как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада. - Проблемы паразитол. и фауны Туркмении, 241-246.
- Дубинин В.Б.** 1954. Об обитателях нор животных глинистых пустынь Узбекистана. - Труды ЗИН СССР, 15 :283-303.
- Кащеев В.А., Искаков Б.В.** 1981. Стафилины из колоний большой песчанки в пустыне Кызылкум. - Известия АН КазССР. сер. биол., № 5.
- Климова З.И., Е.В. Боруцкий, В.Е. Евсеева и др.** 1970. Структура норных микробиоценозов большой песчанки в Северных Кызылкумах. - Паразитология, 4,5 : 437-444.
- Кириенблат Я.Д.** 1936. Фауна гнезд млекопитающих и птиц. - Вопр. экол. и биоценол., 3 : 45-56.
- Крыжановский О.Л.** 1976. Фауна СССР. Жесткокрылые. V,4 :1-433.
- Мусаев М.А., Мулярская Л.В. и др.** 1965. Ценоотические категории паразитоценоза (на примере общественной полевки -*Microtus aocialis* Pall.). - Зоол. журн., 44, II.
- Нельзина Е.Н.** 1971. Структура норных микробиоценозов на примере малого суслика и некоторых видов песчанок. - Паразитология, 1,3.
- Рейхардт А.Н.** 1941. Фауна СССР. Жесткокрылые. У,3:1-420. Флегонтова А.А. 1938. Жуки стафилины, как регуляторы численности блох в норах суслика *Citellus pygmaeus* Pall. - Вести, иикробиол., эпидеиод. и паразитол.", 16, вып.1-2 :135-152.
- Falcoz A.** 1914. Contribution & l'etude de la faune dea microcavemea: Faune des terriers et dea nida. - Ann. Soc. Linn. Lyon (п.в.) 61 : 59-245.