

## СТРУКТУРА НОРОВЫХ МИКРОБИОЦЕНОЗОВ НА ПРИМЕРЕ МАЛОГО СУСЛИКА И НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЕСЧАНОК

Е. Н. Нельзина

Ростовский-на-Дону научно-исследовательский противочумный институт

Функциональная структура гнездово-норовых группировок организмов позволяет рассматривать их как биоценоотические системы, организованные по единому плану. Центральным организующим фактором жизни гнездово-норового микробиоценоза является хозяин норы. Он одновременно и определяет условия, и ту энергетическую базу, за счет которой формируются трофические ряды нидиколов и норовый микробиоценоз в целом.

Гнездово-норовая группировка организмов — сложный консорций, включающий как эпи- и эндобионтов хозяина, так и его гнездово-норовых сожителей. Консорции автор относит к низшим конструктивным единицам биогеоценоза — микробиоценозам.

Основной структурной единицей биосферы считают биогеоценоз (Сукачев, 1945, 1947, 1960, 1967; Сукачев и Дылис, 1964, 1966), т. е. часть живого покрова Земли в пределах биотопа со всеми населяющими его растительными и животными организмами. Биогеоценоз рассматривается многими исследователями в качестве элементарной биохорологической единицы биосферы (Сукачев, 1947, 1949; К. и Л. Арнольди, 1963; Сукачев и Дылис, 1964; Воронов, 1963, 1968; Тимофеев-Ресовский и Тюрюканов, 1966, 1967; Рафес, 1968; Ковда, 1969). Заканчивается ли в самом деле биоценоотическая организация жизни биогеоценозом и нет ли в его структуре биоценоотических единиц более низкого ранга? Синузии, а также парцеллы, введенные недавно как понятие (Дылис, Уткин и Успенская, 1964), отражают пространственную неоднородность биоценоза. Оба эти понятия не могут рассматриваться в качестве биоценоотических категорий: они лишены свойства саморегуляции, автономности и всецело подчинены жизни соответствующего биогеоценоза (К. и Л. Арнольди, 1963; Воронов, 1963; Наумов, 1963; Дылис с соавторами, 1964; Сукачев и Дылис, 1964, 1966). Однако групповым образованиям типа консорция, формирующегося на базе любого, как животного, так и растительного организма, придается уже другое значение. Биоценоотическая сущность таких группировок подчеркивается многими исследователями (Элтон, 1934; Беклемисhev, 1951, 1959, 1964; Dice, 1952; Соснина, 1957, 1967; Догель, 1962; Duvigneaud, 1962; Тумка, 1964; Le comte Jacques, 1965; Мусаев и др., 1965). Сходны по организации с консорциями и группировки организмов, формирующиеся в гнездах и норах теплокровных животных. В этом вопросе нет единого мнения.

Специфичность фауны нидиколов и их дифференцировка по характеру топических и трофических связей с хозяином норы наводили многих исследователей на мысль, что гнездово-норовые группировки организмов — это своеобразные биоценоотические категории. В общей форме подобная концепция высказывалась многими исследователями (Lehnert, 1933; Киршенблат, 1936; Nordberg, 1936; Власов, 1937; Дубинин, 1946; Павловский, 1948; Мулярская, 1953; Кучерук, 1960; Наумов, 1963; Высоцкая, 1967; Иголкин, 1967; Петрищева, 1967).

Употребление термина «биоценоз» применительно к гнездово-норовым группировкам населения вызвало дискуссию (Фридерикс, 1932; К. и Л. Арнольди, 1963; Воронов, 1963; Л. Арнольди, 1965). Авторы указывали на отсутствие у этих группировок населения двух существенных особенностей «биоценоза» — географического признака (Воронов) и продуцентов — растительных организмов (Арнольди).

Наряду с изложенными имеется третья точка зрения, рассматривающая норовые группировки как элементарные биоценогические единицы. Интересные соображения по этому вопросу принадлежат американскому исследователю Дайсу (Dice, 1952), который внутри крупного сообщества (stand) различает еще более мелкие — микростенды (microstands), формирующиеся в таких объектах, как гниющий пень, разлагающийся труп, куча помета, гнездо животного.<sup>1</sup> В Германии для подобных группировок применен другой термин — биохора (Tischler, 1955), во Франции — микроэкосистема (Duvigneaud, 1962). Термин «микроэкосистема» весьма близок по содержанию понятию «микробиоценоз», введенному в нашей стране В. Беклемишевым (1959), так же как понятие «экосистема» Тенсли (Tensley, 1935) аналогично понятию «биогеоценоз». Согласно В. Беклемишеву, нора — это микробиотоп, а ее население — микробиоценоз. Имеющиеся данные позволяют обосновать эту концепцию.

#### ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ГНЕЗДОВО-НОРОВЫХ МИКРОБИОЦЕНОЗОВ

Нора — характерный элемент степей и пустынь — сыграла большую роль в истории фауны этих ландшафтов, послужив ареной формирования своеобразной жизненной формы гнездово-норовых обитателей — нидиколов.

Несмотря на различную терминологию, применяемую исследователями, различают три основные категории нидиколов: облигатные, факультативные и случайные, или временные (Norman, 1905; Falcoz, 1915; Киршенблат, 1936; Nordberg, 1936; Власов, 1937; Мулярская, 1953; Нельзина и Медведев, 1962; Мусаев, Мулярская и др., 1965). Степень нидиколии определяют по признакам топических и трофических (прямых или косвенных) связей с хозяином норы. Облигатным нидиколам присущи оба типа связей (топические и трофические), носящие обязательный характер, и сколько-нибудь продолжительное существование этих нидиколов вне норы невозможно. Топические и трофические связи с хозяином норы свойственны и факультативным нидиколам, но они при этом носят необязательный характер. В отличие от облигатных эти нидиколы успешно развиваются как в норе, так и вне ее, являясь обычно обитателями почвы или каких-либо наземных убежищ (скопления растительных остатков и т. д.). Связь случайных нидиколов не только кратковременна, но и односторонняя. Она или топическая или трофическая.

К нидиколам принадлежат представители различных систематических групп микроорганизмов и беспозвоночных (*Protophyta*, *Mycophyta*, *Protozoa*, *Nemathelminthes* и *Arthropoda*), среди которых ядро составляют членистоногие, преимущественно клещи и насекомые. Благодаря большой экологической пластичности тех и других они оказались наиболее многочисленными и разнообразными в видовом отношении организмами в наземных биоценозах вообще и в норовых в частности.

Членистоногие как крупный энтомоцен<sup>2</sup> в пределах гнездово-норовых микробиотопов представлены низшими таксоценами следующих групп: *Oniscoidea*, *Pseudoscorpionidea*, *Tyroglyphoidea*, *Oribatei*, *Gamasoidea*, *Ixodidae*, *Argasidae*, *Collembola*, *Blattodea*, *Anoplura*, *Heteroptera*, *Coleoptera*, *Siphonaptera* и *Diptera*. По числу видов на первом месте стоят жестко-

<sup>1</sup> К категории микростендов этот автор относит также небольшие участки — «сгустки» растений и животных, что отвечает скорее понятию парцелл (Дылис с соавторами, 1964).

<sup>2</sup> Группы видов в биоценозе, объединяемых по систематической близости, мы вслед за Ходоровским (Chodorowski, 1960) рассматриваем как таксоцен.

крылые и гамазовые клещи, по количеству особей преобладают гамазовые клещи и блохи (Нельзина, Данилова и Климова, 1967).

Функциональная структура гнездово-норовых группировок организмов позволяет рассматривать их как биоценотические системы, организованные по единому плану.

Центральным фактором жизни гнездово-норового микробиоценоза является хозяин норы. Он одновременно и определяет условия и энергетическую базу, за счет которой формируются трофические ряды нидиколов и норовый микробиоценоз в целом. Его ткани, кровь, лимфа, секреты, выделения кожных желез и экскременты служат пищей для кровососов, кератофагов, миксофагов и копрофагов, а эти в свою очередь являются пищей для энтомофагов.

Множество трофических групп нидиколов ведет к формированию разнообразных цепей питания, основная из которых по количественному значению — трехчленная: «хозяин—кровососы—энтомофаги». В результате жизнедеятельности хозяина, кровососов и энтомофагов в норе накапливается органический субстрат — основа существования сапрофагов и сапрофитов — и создаются условия для образования новых цепей питания: «схизофаги—энтомофаги», «грибы—мицетофаги» и др. Такое разнообразие пищевых связей — показатель высоты развития сообщества, обеспечивающей всестороннее усвоение энергетических ресурсов микробиотопов.

Количественное соотношение трофических групп изменяется в зависимости от сезона и степени связи хозяина с микробиотопом. Для длительно обитаемых нор, как правило, характерны большое видовое разнообразие нидиколов, высокая плотность населения и численное превосходство кровососов и схизофагов над энтомофагами (Мулярская, 1953; Нельзина и Медведев, 1962; Нельзина, 1965). Соотношение трофических групп, при котором первое звено превосходит последующие (пирамида чисел по Элтону), указывает на внутренние регуляторные процессы, обуславливающие устойчивость норовых микробиоценозов.

В норах, покинутых хозяевами, нарушается нормальное функционирование микробиоценозов; появляются признаки их деградации, что выражается в сокращении числа видов, снижении численности населения и изменении количественного соотношения трофических групп членистоногих. Прежде всего гибнут кровососы. Наибольшую стойкость проявляют энтомофаги и сапрофаги. Норы, лишенные хозяев, осыпаются и теряют проходимость. При длительной изоляции микробиоценозы утрачивают свою специфичность, в их составе остаются элементы почвенного комплекса (Nelzina, 1966). Однако наряду с описанным процессом имеет место и другой — восстановление микробиоценозов при заселении заброшенных нор.

Микробиоценозы различных видов грызунов проявляют специфичность, что наиболее выражено в составе облигатных нидиколов, и в частности кровососущих членистоногих. Последние — весьма разнообразная в систематическом отношении группа нидиколов, включающая представителей различных отрядов: *Parasitiformes (Gamasoidea, Ixodoidea)*, *Heteroptera (Cimicidae, Triatomidae)*, *Diptera (Helomyzidae, Hippoboscidae, Phlebotominae)*, *Siphonaptera* и *Anoplura*. Возникает вопрос, каким образом избегается конкуренция и становится возможным существование нескольких представителей одной и той же жизненной формы — кровососов в одном и том же микробиотопе? Встает в связи с этим и другой вопрос о понятии «экологическая ниша» применительно к гнездово-норовым микробиотопам.

Под экологической нишей разумеется образ жизни и в особенности способ питания, или «профессия» организма, как об этом образно говорят Элтон (1934) и Одум (1968). Сэвэдж (Savage, 1958) подчеркивает, что организмы расходятся по различным экологическим нишам не только по признаку различия их местообитаний: близкие виды могут занимать совершенно различные ниши в одном и том же биотопе, питаясь, на пример, различной пищей. Сходное, хотя и более объемное, толкование дает этому понятию

К. Беклемишев (1969): «Экологические ниши (т. е. сочетания факторов среды) стоят в соответствии с жизненными формами организмов (т. е. с их адаптациями к этим факторам), как говорят: ниши „заняты“ жизненными формами» (стр. 245).

В обоих определениях подчеркивается функциональный критерий для дифференцировки организмов по экологическим нишам. Необходимо все же иметь в виду, что роль отдельных видов, принадлежащих к одной и той же жизненной форме и, следовательно, занимающих одну и ту же экологическую нишу, может быть дифференцирована и в пространстве, и во времени (по сезонам). Дубинин (1951) подмечает неодинаковую локализацию отдельных видов перьевых клещей на теле птицы. Виды, обладающие неодновременной активностью, имеются в любом биоценозе, в том числе и в гнездово-норовом. Например, группа гнездово-норовых кровососов, которая, конечно, соответствует отдельной экологической нише, может быть разделена по срокам активности на еще более мелкие ниши — зимние, летние и свойственные другим сезонам года.

Если справедливо, что норовые микробиоценозы имеют определенную, свойственную им структуру и, следовательно, определенное число ниш и что эти ниши в каждом типе нор повторяются, то разные виды нидиколов, обитая в разных типах нор, но занимая одинаковую нишу, должны иметь сходные биологические особенности, общий тип жизненной схемы. Такой экологический эквивалент действительно существует.

Одни и те же экологические ниши в микробиоценозах разных видов грызунов заняты различными, но функционально сходными формами. В норах песчанок среди гамазовых клещей экологическую нишу истинных гематофагов, аналогичную нише *Hirstionyssus criceti* (Sulz.) в сусличьей норе, занимает *Hi. meridianus* Zem. Экологическую нишу облигатных кровососов, подобно *Haemogamasus citelli* Breg. et Nelz. и *Haemolaelaps semidesertus* Breg. в сусличьей норе, занимают *Hl. glasgowi* (Ewing) и *Hl. longipes* Breg. Соответствующие роли факультативных гематофагов в микробиотопах указанных грызунов выполняют *Eulaelaps kolpakovae* Breg. и *E. stabularis* (C. L. Koch) (Нельзина, Данилова, Климова, 1967).

Экологическая ниша гнездово-норовых кровососов среди иксодид у малого суслика в восточной части его ареала занята *Rhipicephalus schulzei* Ol., а в западной — его викариатом *Ixodes laguri laguri* Ol. В норовом микробиотопе большой песчанки эта ниша занята несколькими видами: *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl., *Ixodes redikorzevi* Ol. и *Haemaphysalis numidiana* Neum. и *Ornithodoros tartakovskyi* Ol.

Экологическую нишу постоянного эктопаразита у этих видов грызунов занимают различные виды вшей.

Сложно дифференцирована по сезонам генеративной активности группа блох, населяющих один и тот же вид микробиотопа. Особую экологическую нишу в норовых биотопах большой песчанки занимают зимние виды блох — *Ctenophthalmus dolichus* Roths., *Stenoponia vlasovi* Ioff et Tifl., *Rhadinopsylla cedestis* Roths. и *Ceratophyllus tersus* I. et T. в отличие от *Echidnophaga oschanini* Wagn., размножение которой приурочено к летнему сезону. Близкие ниши в микробиотопах малого суслика заняты другими видами блох: *Frontopsylla semura* Wagn. et Ioff и *Oropsylla ilovaiskii* Wagn. et Ioff, численность которых заметно увеличивается в холодный период года (Иофф, 1944). В микробиотопах полуденной и гребенщиковой песчанок экологическую нишу «зимнего» вида занимает *Ceratophyllus laeviceps* Wagn., наиболее многочисленная в холодное время года (с осени до весны).

В микробиотопах перечисленных грызунов основная (с широким диапазоном) экологическая ниша занята всегда доминирующим по численности видом, для которого характерны трофическая активность в течение круглого года, а максимальная численность — осенью: в норах малого суслика — это блоха *Neopsylla setosa* Wagn., в норах полуденной и гребенщиковой песчанок — *Xenopsylla conformis* Wagn., в норах большой песчанки — *X. gerbilli* Wagn. или другие виды рода *Xenopsylla*.

Такое обособление в дробных экологических нишах имеет большое значение для нидиколов — обитателей микробиотопов, так как ослабляет межвидовую конкуренцию и позволяет существовать нескольким экологически близким видам в одном и том же микробиотопе.

#### МЕСТО И ЗНАЧЕНИЕ ГНЕЗДОВО-НОРОВЫХ МИКРОБИОЦЕНОЗОВ В СИСТЕМЕ БИОГЕОЦЕНОЗА

Из-за отсутствия автотрофов норových микробиоценоз не имеет самостоятельного круговорота веществ. Продукты его метаболизма, минерализуемые микроорганизмами — сапрофитами, поступают в общий круговорот веществ биогеоценоза. В аридных условиях степей и пустынь, где органическая жизнь в почве развита слабо, нора приобретает особое значение: в ней концентрируется жизнь почвенных обитателей и интенсифицируются процессы круговорота веществ в биогеоценозе.

Гнездово-норовый микробиоценоз — сложная биологическая система, отдельные ее компоненты объединены трофическими связями, из которых складывается функциональная структура сообщества. Аналогичны по своей организации групповые образования биогеоценоза — консорции, если понимать этот термин в том широком значении, какое придал ему В. Беклемишев (1951, стр. 7): «Каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция, состоящего из одной особи вида — эдификатора консорция и целого ряда эпибionтов и эндобionтов, поселяющихся на теле или в теле эдификатора». В. Беклемишев придал понятию «консорций» общебиологическое значение, распространив на любой как растительный, так и животный организм. Это обобщение не нашло еще всеобщего распространения и должной оценки, хотя его значение трудно переоценить. Оно получило признание прежде всего у ботаников, применяющих этот термин по отношению к растительным организмам (Раменский, 1952; Л. Арнольди и Лавренко, 1960; К. и Л. Арнольди, 1963; Мазинг, 1966; Работнов, 1969) и считающих центральной фигурой консорция не особь, а группу близких видов (Раменский, 1952), отдельный вид (Мазинг, 1966), видовую популяцию растений (Работнов, 1969).

Нам же представляется, что рассмотрение консорциев на уровне особей (по Беклемишеву) наиболее рационально и отвечает концепции о консорциях как элементарных биоценологических единицах биогеоценоза. Однако наиболее полно охватить консортивные связи в биогеоценозе можно лишь при изучении их на уровне популяции хозяина, что не противоречит положению об особи как центральной фигуре консорция. В будущем, при накоплении данных о консортивных связях растений и животных, возможна классификация консорциев по степени их сходства и различия у разных видов животных и растений в составе одного и того же биогеоценоза и у этих же видов в составе разных биогеоценозов.

Консортивные связи широко распространены в животном мире, что нашло отражение в учении Е. Н. Павловского (1948) о «паразитоценозах». В этот неудачный сам по себе термин автор вложил глубокое содержание, включающее не только паразитов, но и других симбионтов, поселяющихся в организме хозяина. Собственно, «паразитоценоз», по Павловскому, — это «консорций» применительно к животному организму.

Консортивные связи можно видеть у любых организмов: от бактерий с их бактериофагами до высших цветковых растений и позвоночных животных с их разнообразными эпи- и эндобionтами из мира микроорганизмов, простейших, червей и членистоногих. Эти связи усложняются при образовании гнездовых и норových микробиотопов и заселении последних разнообразной микрофлорой и фауной. В зависимости от сложности структуры отдельные особи растений и животных входят в состав биоценоза со своим консорцием, а при наличии микробиотопа — и с гнездово-норовым микробиоценозом. Организм, находясь в составе биоценоза, вступает



в связь с его компонентами непосредственно, а также через членов своего консорция. Поясним это на примере норовых микробиоценозов малого суслика, полуденной и гребенчиковой песчанок Прикаспийской низменности. Наряду с такими общими видами указанных грызунов, как иксодовый клещ *Rh. schulzei* и чумной микроб *Pasteurella pestis*, имеются и специфические виды. В составе консорция малого суслика это — *Trypanosoma spermophili*, *Piroplasma kolzovi*, *Grahamia hegneri* (Sassuchin, Tiflov, 1933; Засухин, Иофф, Тифлов, 1936), гамазовый клещ *Hi. criceti*, вошь *Neohaematopinus laeviusculus* и блохи — *C. tesquorum* и *N. setosa*. Для полуденной и гребенчиковой песчанок все члены консорция, кроме *P. pestis* и *Rh. schulzei*, оказались иными по сравнению с консорцием малого суслика, однако общими для обоих видов песчанок — *Trypanosoma* sp., *Grahamia gerbilli*, гамазовый клещ *Hi. meridianus*, вошь *Hoplopleura merionidis* Ferris и блохи *X. corformis* и *C. laeviceps*.

Каждый из указанных кровососов имеет, кроме того, свои консортивные связи. Так, *Rh. schulzei* является промежуточным хозяином *Piroplasma kolzovi* (Засухин, 1936) и переносчиком *P. pestis*; перечисленные выше виды блох связаны консортивно с *P. pestis*, *Trypanosoma* sp., грегарианами, нематодами, а также с тироглифоидными и уроподовыми клещами (Засухин и др., 1936; Курочкин, 1960).

В общем, даже далеко не полный перечень консортивных связей трех видов грызунов позволяет судить об их чрезвычайной сложности, выражающейся в иерархической структуре системы. Члены консорция (1-го порядка), например теплокровного животного — кровососущие членистоногие и другие эпобионты, в свою очередь имеют консорции (2-го порядка) в виде одноклеточных простейших и бактерий, а эти имеют консорции (3-го порядка) в виде вирусов. Чумной микроб со своим бактериофагом — наипростейший консорций. Консорций — это элементарная биоценологическая система взаимосвязанных друг с другом эпи-, эндобионтов и хозяина, ее обуславливающего.

Гнездово-норовый микробиоценоз по сравнению с консорцием убежищных животных — более сложная биоценологическая система, включающая и хозяина с его консорцием, и нору с ее обитателями. Однако и тот и другой имеют много общего. Во-первых, оба они — дискретные образования, в которых определяющую роль выполняет отдельное растение или животное. Во-вторых, это относительно автономные системы, проявляющие специфичность видового состава в зависимости от вида хозяина. В-третьих, это естественные группировки, состоящие из совокупности разнородных микропопуляций в пределах организма или в пределах последнего вместе с его гнездом и норой. В-четвертых, обоим присуща саморегуляция. В сообществе гнездово-норового микробиотопа проявлением регуляторных процессов служит своеобразная пирамида чисел в количественном соотношении трофических групп. В консорциях убежищных животных саморегуляция выражается в соотношении защитных сил хозяина и агрессивности паразитов, что находит проявление, с одной стороны, в иммунобиологических реакциях хозяина, с другой — в морфофизиологических адаптациях и численности паразитов и симбионтов.

В биоценологическом плане гнездово-норовые группировки организмов — сложный консорций, включающий как эпи- и эндобионтов хозяина, так и его гнездово-норовых сожителей. Консорции как убежищных (строющих гнезда и норы), так и убежищных организмов являются низшими конструктивными единицами биоценоза — микробиоценозами. Это элементарные биоценологические единицы, из которых слагается парцеллярное и синузальное строение биогеоценоза. Это последние «клетки» в биоценозе, обладающие свойствами групповых (биоценологических) систем. При дальнейшем расчленении микробиоценоза будем иметь дело с видовыми микропопуляциями и затем с отдельными организмами — объектами аутоэкологии, изучающей формы жизни на организменном уровне.

## Л и т е р а т у р а

- А р н о л ь д и К. В. и А р н о л ь д и Л. В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. Зоол. журн., 42 (2) : 161—183.
- А р н о л ь д и Л. В. 1965. Зообиоценологические исследования в степях Казахстана и некоторые общие проблемы биоценологии. Журн. общ. биол., 26 (3) : 290—299.
- А р н о л ь д и Л. В. и Л а в р е н к о Е. М. 1960. Краткая программа записки по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах. Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—8.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биол., 56 (5) : 3—30.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. Зоол. журн., 38 (8) : 1123—1137.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1964. Об общих принципах организации жизни. Бюлл. Московск. общ. исп. природы, отд. биол., 69 (2) : 22—37.
- Б е к л е м и ш е в К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. Изд. «Наука», М. : 1—291.
- В л а с о в Я. П. 1937. Нора как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада. Тр. Совета по изучению производит. сил, серия туркменская, Ашхабад, 9 : 223—240.
- В о р о н о в А. Г. 1963. Биогеография. Изд. Моск. унив. : 1—338.
- В о р о н о в А. Г. 1968. Роль животного населения в формировании структур биоценозов. Бюлл. Московск. общ. исп. природы, отд. биол., 73 (1) : 85—92.
- В ы с о ц к а я С. О. 1967. Биоценологические отношения между эктопаразитами грызунов и обитателями их гнезд. Паразитол. сб., 23 : 19—60.
- Д о г е л ь В. А. 1962. Общая паразитология. Л. : 1—464.
- Д у б и н и н В. Б. 1946. Обитатели нор млекопитающих Южно-Казахстанской области и их значение для человека. Изд. АН КазССР, сер. паразитол., 4 : 93—102.
- Д у б и н и н В. Б. 1951. Перьевые клещи (Analgesoidea). Часть 1. Введение в их изучение. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—363.
- Д ы л и с Н. В., У т к и н А. И. и У с п е н с к а я И. М. 1964. О горизонтальной структуре лесных биоценозов. Бюлл. Московск. общ. исп. природы, отд. биол., 69 (4) : 65—72.
- З а с у х и н Д. Н. 1936. Кровепаразитарные заболевания грызунов и некоторых других млекопитающих на Юго-Востоке РСФСР. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 15 (1) : 45—56.
- З а с у х и н Д. Н., И о ф ф И. Г. и Т и ф л о в В. В. 1936. Материалы к изучению паразитов и врагов блох. Вестн. микроб., эпидем. и паразитол., 15(1) : 27—44.
- И г о л к и н Н. И. 1967. Нора как микробиоценоз. В сб. : Проблемы экологии, Томск, 1 : 24—32.
- И о ф ф И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск : 1—115.
- К и р ш е н б л а т Я. Д. 1936. Фауна гнезд млекопитающих и птиц. Вопр. экол. и биоценол., 3 : 47—60.
- К о в д а В. А. 1969. Современное учение о биосфере. Журн. общ. биол., 30 (1) : 3—17.
- К у р о ч к и н Ю. В. 1960. Нематода *Heterotylenchus rawlowskyi* sp. n., кастрирующая блох — переносчиков чумы. ДАН СССР, 135 (5) : 1281—1284.
- К у ч е р у к В. В. 1960. Норы как средство защиты от неблагоприятного воздействия абиотических факторов среды. Фауна и экология грызунов, 6 : 56—95.
- М а з и н г В. В. 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. Тр. МОИП, 27. Изд. «Наука», М. : 114—127.
- М у л ь р с к а я Л. В. 1953. Биоценозы птичьих гнезд. Сталинабад : 1—81.
- М у с а е в М. А., М у л ь р с к а я Л. В., Г а д ж и е в А. Т. и М а н а ф о в а Т. Г. 1965. Ценотические категории сочленов паразитоценозов (на примере паразитоценоза общественной полевки). Зоол. журн., 44 (11) : 1595—1601.
- Н а у м о в Н. П. 1963. Экология животных. М. : 1—618.
- Н е л ь з и н а Е. Н. 1965. Сезонные изменения в структуре норových биоценозов малого суслика *Citellus ruggmaeus* Pall. Вопр. общ. зоол. и мед. энтомол. Конф., посвящ. памяти проф. В. Н. Беклемишева в связи с 75-летием со дня его рождения. М. : 25—28.
- Н е л ь з и н а Е. Н. и М е д в е д е в С. И. 1962. Энтомоценоз гнезда малого суслика на территории Западного Казахстана. Зоол. журн., 41 (2) : 217—220.
- Н е л ь з и н а Е. Н., Д а н и л о в а Г. М. и К л и м о в а З. И. 1967. Гамазовые клещи (Gamasoidea, Parasitiformes) — один из основных компонентов норových биоценозов. Паразитол., 1 (5) : 412—421.
- О д у м Е. 1968. Экология. Изд. «Просвещение», М. : 1—167.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1948. Биоценология и паразитология. Зоол. журн., 27 (2) : 97—112.
- П е т р и щ е в а П. А. 1967. Некоторые итоги изучения природной очаговости болезней. Мед. паразитол., (6) : 684—691.
- Р а б о т н о в Т. А. 1969. О консорциях. Бюлл. Московск. общ. исп. природы, отд. биол., 74 (4) : 109—116.
- Р а м е н с к и й Л. Г. 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Бот. журн., 37 (2) : 181—201.

- Рафес П. М. 1968. Экология животных и биогеоценология. Бюлл. Московск. общ. исп. природы, отд. биол., 68 (1) : 74—84.
- Соснина Е. Ф. 1957. О паразитоценозах грызунов Таджикистана. 9-е Совец. по паразитол. пробл. Тез. докл. Изд. АН СССР, М.—Л. : 237—238.
- Соснина Е. Ф. 1967. Опыт биоценологического анализа комплекса членистоногих, обнаруживаемых на грызунах. Паразитол. сб., 23 : 61—98.
- Сукачев В. Н. 1945. Биогеоценология и фитоценология. ДАН СССР, 47 (6) : 447—449.
- Сукачев В. Н. 1947. Основы теории биоценологии. Юбил. сб., посвящ. 30-летию Вел. Окт. соц. револ., М.—Л. : 263—305.
- Сукачев В. Н. 1949. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. географии, 16 : 45—60.
- Сукачев В. Н. 1960. Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фация. Почвоведение. Изд. АН СССР, М.—Л. (6) : 1—10.
- Сукачев В. Н. 1967. Биогеоценология и ее современные задачи. Журн. общ. биол. 28 (5) : 501—509.
- Сукачев В. Н. и Дылис Н. В. 1964. Основы лесной биоценологии. М. : 1—574.
- Сукачев В. Н. и Дылис Н. В. (под ред.). 1966. Программа и методика биогеоценологических исследований. М. : 1—331.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и Тюрюканов А. Н. 1966. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы. Бюлл. Московск. общ. исп. природы, отд. биол., 71 (1) : 123—132.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и Тюрюканов А. Н. 1967. Биоценология и почвоведение. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биол., 72 (2) : 106—117.
- Тумка А. Ф. 1964. Проблема паразитоценозов как один из важнейших вопросов паразитологии, разрабатываемых академиком Е. Н. Павловским и его школой. Зоол. журн., 43 (3) : 346—354.
- Фридерикс К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.—Л. : 1—672.
- Элтон Ч. 1934. Экология животных. Перевод с англ., М.—Л. : 1—83.
- Chodogowski A. 1960. Taxosenu wirkow (Turbellaria); metodyka ich badania. *Ecologia Polska, seria B, VI, zeszyt 2* : 95—114.
- Dice L. R. 1952. *Natural communities*. Univ. Michigan press : 1—548.
- Duvigneaud P. 1962. *Ecosystemes et biosphere*. L'écologie. Science modern synths. Belge, 11.
- Falcoz L. 1915. *Faune des Terres et des Nids*. Annales de la Société Linnéenne, Lyon, 61 : 59—243.
- Jacques Le comte. 1965. Le problème des unités en écologie. *Cahiers études biol.*, 13—15 : 153—155.
- Lehnert. 1933. Beobachtungen über die Biocönose der Vogelnester. *Orn. Mo 1. Ber.*, 41 : 161—165.
- Nelzina E. N. 1966. Changes in structure of burrow biocenosis of *Citellus pygmaeus* Pall. in the process of the Ontogenesis. 1-st symposium for medical and veterinary acarontomology, Gdansk : 40—41.
- Nordberg S. 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. *Acta zoologica Fennica*, 21 : 1—168.
- Norman J. 1905. Coleoptera from old bird's nests. *The Entomologist's Monthly Magazine*. London.
- Sassuchin D. u. Tiflow W. 1933. Endo- und Ectoparasiten des Steppenbiesels (*Citellus pygmaeus* Pall.) in Süd-Osten RSFSR. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, 5 (2) : 437—442.
- Savage J. M. 1958. The concept of ecologic niche, with reference to the theory of natural coexistence. *Evolution*, 12 (1), РЖБ, 1959, 16 : 44.
- Tensley A. G. 1935. The use and abuse of vegetation concepts and terms. *Ecology*, 16.
- Tischler W. 1955. Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. *Synökologie der Landtiere*. Stuttgart : 1—405.

THE STRUCTURE OF BURROW MICROBIOCOENOSES  
OF THE LITTLE GROUND SQUIRREL AND SOME SPECIES OF GERBILS

E. N. Nelzina

SUMMARY

The author develops V. N. Beklemishev's biocoenological conception (1951, 1959) concerning consortions and burrow-nest groupings of organisms and regards them as micro-biocoenoses, i. e. low elementary biocoenological units of biogeocoenosis.

Microbiocoenoses, as organized systems, have the common structural pattern. Host is a central determining element, as well, it serves as an energetic base on account of which there are formed trophic links of consortion and nidicoles, and microbiocoenosis as a whole. With further subdivision of microbiocoenosis we shall be concerned with specific micro-populations and then with individual organisms — objects of autecology which deals with various forms of life on the level of organism.