

ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ОРГАНИЗМОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В ФОРМИРОВАНИИ ГНЕЗДОВО-НОРОВЫХ МИКРОБИОЦЕНОЗОВ

Е. Н. Нельзина

Ростовский-на-Дону научно-исследовательский противочумный институт

Анализируется эволюция гнездово-норовой деятельности наземных позвоночных и возникновение жизненной формы гнездово-норовых беспозвоночных-нидикололов. Нидиколия свойственна микроорганизмам (Protozoa и Mycozoa) простейшим, круглым червям и членистоногим. Основное ядро населения гнездово-норовых микробиоценозов составляют членистоногие — представители отрядов: *Acariformes*, *Parasitiformes*, *Blattoidea*, *Saltatoria*, *Mallophaga*, *Anoplura*, *Heteroptera*, *Coleoptera*, *Diptera* и *Siphonaptera*.

Нора — характерный элемент аридных ландшафтов (степей и пустынь) — сыграла большую роль в становлении их фауны. Можно полагать, что аридизация суши послужила причиной возникновения сложной норовой деятельности животных и обусловила переход многих наземных и почвенных организмов к обитанию в норах, т. е. в более глубоких горизонтах почвы с их устойчивым гидротермическим режимом.

Специфичность фауны нор и гнезд, дифференцировка их населения по характеру трофических и трофических связей с хозяином норы позволили принять биоценологическую концепцию о гнездово-норовых группировках организмов, согласно которой нора млекопитающих или гнездо птицы — микробиотоп, а его население — норовый биоценоз, или микробиоценоз (Беклемишев, 1959). Указанная концепция оказалась весьма плодотворной для понимания места и значения этих образований в структуре биогеоценоза (Нельзина, 1974), для разработки методов количественного учета нидикололов и для знания условий существования ряда трансмиссивных болезней, чьи возбудители и переносчики (*Yersenia pestis* и блохи, *Leishmania tropica* и москиты, *Borrelia* и аргасовые клещи) являются компонентами гнездово-норовых микробиоценозов.

В данном сообщении мы пытались обобщить имеющиеся литературные сведения о распространении норовой деятельности среди наземных позвоночных и об основных таксономических группировках организмов, за счет которых формируются гнездово-норовые микробиоценозы.

Гнездово-норовая деятельность наземных позвоночных и возникновение нидиколий среди членистоногих

Между отдельными классами наземных позвоночных гнездово-норовая деятельность распределена неравномерно. Она почти несвойственна земноводным и слабо выражена у рептилий. Хотя среди первых встречается много роющих форм, их деятельность ограничивается в большинстве случаев феноменом «закапывания» без образования сколько-нибудь оформленных нор, кроме того, они часто пользуются готовыми норами других животных. В отличие от земноводных некоторые рептилии (*Phrynoscephalus*, *Eremius*, *Testudo*) обладают способностью рыть настоящие, правда крайне примитивные норы. В основном это простые углубления неболь-

шой протяженности и, что важно подчеркнуть, без гнездовой подстилки. Сооружение сложных нор и гнезд стало возможным лишь для вышестоящих в эволюционном ряду позвоночных — птиц и млекопитающих.

Для птиц, за редким исключением (жукушки, сорные куры), характерно строительство гнезд, которые, как правило, устраиваются вне нор, и лишь немногие, как ласточка береговая, зимородок, топорок, щурки и некоторые другие, помещают гнезда непосредственно в построенных ими норах. Другие, например каменки (*Oenanthe*) и чеканы (*Saxicola*), используют для этого норы других животных.

Исключительное значение приобрело строительство нор среди млекопитающих. Норовая деятельность, зачатки которой можно видеть у рептилий, имеет здесь широкое распространение среди грызунов, насекомоядных, зайцеобразных и мелких хищников. У каждого вида или группы близких видов млекопитающих норы имеют определенную, свойственную только им, архитектуру, сложившуюся в результате эволюции инстинктов и морфофизиологической адаптации к условиям обитания.

Характерные черты микроклимата нор (отсутствие прямого влияния солнечного света, умеренно низкий тепловой режим, высокая относительная влажность) и относительное постоянство этих показателей придали норе значение своеобразного микробиотопа. Она — местообитание не только хозяина норы, но и многих беспозвоночных и микроорганизмов. Переход к обитанию в гнездово-норовых микробиотопах, если представить его в историческом аспекте, означал освоение новых экологических ниш, появление новых межвидовых связей. Эти процессы сопровождались интенсивным видообразованием, приведшим к возникновению новой жизненной формы — нидиколов, не встречающихся в других местообитаниях и часто узко специализированных к условиям норы определенного вида хозяина.

О сроках появления нидиколов как жизненной формы прямых палеонтологических данных нет. Тем не менее можно полагать, что в век рептилий с их слабо развитой норовой деятельностью, существовали лишь зачаточные и начальные формы нидикологии, на базе которой формировались паразитарные связи членистоногих с хозяином норы. Не вызывает сомнения, что в условиях таких убежищ (быть может, в пермское время) возникал паразитизм на рептилиях у гамазидных клещей (Беклемишев, 1948), о чем свидетельствует наличие среди них и сейчас специфических кровососов-паразитов рептилий (*Sauronyssus*, *Ophionyssus*). На жизненную схему последних условия слабо изолированных и эфемерных нор рептилий наложили определенный отпечаток. Наряду с чертами гнездово-норовых кровососов у них можно подметить и черты пастбищных (Земская, 1951) и подстерегающих в убежищах кровососов. Именно такие формы с неспециализированной жизненной схемой могли дать впоследствии начало кровососам с пастбищным и подстерегающим типом паразитизма, встречающимся среди иксодовых и аргасовых клещей.

Гнездово-норовый образ жизни некоторых иксодид, по мнению Глацинской-Бабенко (1956), сравнительно недавнего происхождения и носит вторичный характер: иксодиды пришли к нему, пройдя путь пастбищных кровососов. Находки в янтаре блохи (*Paleopsylla klebsiana*), имеющей уже тогда (эоцен-олигоцен) организацию специализированного паразита, свидетельствуют о древности этой группы нидиколов (Dampf, 1910) и позволяют предполагать, что появление блох так же, как и *Anoplura* (пухоеды и вши), относится к меловому периоду (Беклемишев, 1951, 1955). Не ранее этого периода, а, по-видимому, значительно позднее (третичный период) формировался паразитизм гнездово-норового типа у других членистоногих (*Heteroptera*—*Cimicidae*, *Triatomidae*; *Cyclorrhapha*—*Helomyzidae*, *Hippoboscidae*). Можно также полагать, что расцвет нидиколов был возможен не ранее верхнего мезозоя — времени выхода на жизненную арену птиц и млекопитающих с их гнездами и норами. К этому же времени относится начало процесса интенсивного формирования паразитов гнездово-норового типа.

Основные таксономические группировки нидиколов

В современную эпоху нидиколы представлены видами различных таксономических групп растительного и животного мира; *Protophyta*, *Mycophyta*, *Protozoa*, *Nematoda*, другие «*Vermes*» и *Arthropoda*.

Protophyta и *Mycophyta*.¹ Сапрофитная микрофлора нор и гнезд до сих пор еще не изучена. Сведения, которыми мы располагаем, касаются некоторых паразитических представителей: 2 вида семейства *Rickettsiaceae*—*Rickettsia mooseri* и *Dermacentroxenus murinus*, 1 вид семейства *Enterobacteriaceae*—*Yersenia pestis*, 1 вид семейства *Brucellaceae*—*Francisella tularensis* и около 10 видов *Borrelia* семейства *Spirochetaceae*. Принадлежность этих возбудителей к норovým микробиоценозам определяется тем, что каждый из них входит в состав паразитарной системы, члены которой являются облигатными (*Y. pestis*—грызун—блоха, *R. mooseri*—грызун—блоха, *D. murinus*—домовая мышь—гамазоидный клещ *Allodermanyssus sanguineus*, *Borrelia*—грызун—клещи *Ornithodoros*) или факультативными (*F. tularensis*—грызун—норовые искоиды) нидиколами.

Нам неизвестны грибы (*Mycophyta*) и вирусы, которые можно было бы отнести к облигатным нидиколам, хотя по крайней мере временная их связь с гнездово-норовыми микробиотопами имеет место. Об этом свидетельствуют находки гриба *Coccidioides immitis* в почвенном субстрате нор (Emmans, 1942), а также вирусов таежного клещевого энцефалита (Гильманова, Бойко, Лапшина, 1959; Левкович, Тагильцев, 1956), западного лошадиного энцефалита (Sulkin, Izum, 1947) и лимфоцитарного хориоменингита (Леви, Гусев, Кислякова, Волчанецкая, Киселева, 1954), выделенных из гнездово-норовых гамазоидных клещей.

Protozoa и *Nematoda*. Среди простейших и круглых червей в составе норových микробиоценозов известны крове- и кишечные паразиты грызунов и птиц. Из кровепаразитов это жгутиконосцы семейства *Trypanosomidae*, споровики *Haemosporidia* и филлярии, связанные на той или иной стадии жизненного цикла с хозяином норы и с гнездово-норовыми кровососами.

В числе кровепаразитов-жгутиконосцев — возбудитель кожного лейшманиоза (*Leishmania tropica*), для которого основной биологический хозяин — песчанка, а переносчики — различные виды норových москитов (*Phlebotominae*).

Среди кровепаразитов грызунов известно свыше 80 видов трипанозом, которые морфологически близки к *Trypanosoma lewisi* и которые, по мнению Дэвис, «... произошли от общей формы, паразитирующей в блохе» (цит. по: Галузо, Новинская, 1961, стр. 152).

В числе кровепаразитов-споровиков известен возбудитель пироплазмоза сусликов — *Piroplasma kolzovi*, переносчиком которого, по данным Засухина (1947), является норový клещ *Ripicephalus schulzei*; наконец, в числе кровепаразитов — филлярия (*Litomosoides carinii*), хозяин которой — крыса серая и хлопковый хомяк, а промежуточный хозяин — норový клещ *Ornithonyssus bacoti* (Williams, Brown, 1945). За последние годы доказана также передача филлярии *Dipetalonema witei* среди песчанок аргасовыми клещами *Ornithodoros tartakovskyi* (Baltasard a. oth., 1953; Worms, Terry, 1964; цит. по Балашову, 1967). Сюда относятся также малоизвестный вид круглых червей *Heterotylenchus* — паразит песчанок, а промежуточный хозяин — блоха (Курочкин, 1960), и *Streptocaria* sp. — паразит гаги, чьим промежуточным хозяином служит какой-либо из норových клещей семейства *Parasitidae* (Высоцкая, Кулачкова, 1953). Личинки круглых червей (систематическое положение не уточнено) были обнаружены на некоторых видах гамазоидных клещей, собранных в гнездах рыжей полевки и береговой ласточки в Западной Сибири (Давыдова, Белова, Федоров,

¹ Более подробное изложение см. в работе Нельзиной (1973).

1968). Паразитарные связи этих нематод не установлены, но интересен сам факт их обитания в условиях нор.

Весьма разнообразны в видовом отношении кишечные паразиты из числа простейших, круглых и плоских червей. Перечисление их не входит в нашу задачу, отметим лишь, что они, являясь паразитами грызуна-хозяина норы, тесно связаны с гнездово-норовым микробиоценозом, члены которого выступают в роли их переносчиков и промежуточных хозяев. Большое значение имеет сама нора как микробиотоп, где проходит развитие их покоящихся фаз (цист и яиц). На примере патогенных микроорганизмов, простейших и червей, мы видим сложное переплетение связей между эндо- и эпibiонтами хозяина норы и его сожителями-нидиколами, образующими единое сообщество — микробиоценоз.

Arthropoda. Несмотря на большое разнообразие систематических групп организмов, встречающихся в норах, основное ядро их населения составляют членистоногие, преимущественно клещи и насекомые. Население нор — это своего рода сообщество членистоногих, изучение которых позволяет подметить многие стороны жизни норового микробиоценоза. При этом следует отметить, что та или иная степень нидиколии свойственна представителям преобладающего числа отрядов наземных членистоногих, в то время как облигатная нидиколия встречается лишь у представителей десяти отрядов: *Acariformes*, *Parasitiformes*, *Blattoidea*, *Saltatoria*, *Mallophaga*, *Anoplura*, *Heteroptera*, *Coleoptera*, *Diptera* и *Siphonaptera*.²

Среди акариформных клещей нидиколия свойственна акароидным (*Acaroidea*) и панцирным (*Oribatei*) клещам. Хотя среди первых облигатная нидиколия отмечена у малого числа видов (Сорокин, 1953), многие из них имеют тесные связи с гнездами птиц и норами млекопитающих, достигая высокой численности.

Панцирные клещи имеют по крайней мере факультативные связи с норой. Являясь обитателями почвы и некоторых наземных биотопов (лесная подстилка, деревья, мох и лишайники), они встречаются также в гнездах птиц и норах млекопитающих. Степень их нидиколии остается неизученной.

Стадию свободноживущих норовых схизофагов прошли, по-видимому, и многие паразитические клещи *Sarcoptiformes* — *Listrophoroidea*, *Analgesoidea*, *Sarcoptoidea* (Беклемишев, 1945, 1951).

Среди *Trombidiformes* нидиколия известна у хищных клещиков *Cheyletidae*, часто узко специализированных к обитанию в норах и гнездах определенного вида хозяина и к паразитизму на самих хозяевах (Волгин, 1969). Некоторые — *Radfordia*, *Psorergates*, *Harpirhynchus*, *Demodiciidae*, — вероятно, также в норе прошли путь от свободноживущего хищника до паразита.

Перешли к нидиколии паразитоформные клещи. Аргасовые клещи стали кровососами, исключительно норовыми и подстерегающими в убежищах. Среди иксодовых клещей — этих типичных пастбищных кровососов — некоторые частично или полностью перешли к гнездово-норовому образу жизни. Наибольшую склонность к нидиколии проявляют представители рода *Ixodes*.

У гамазоидных клещей положение иное. Исходной жизненной формой у них являются свободноживущие почвенные обитатели, в большинстве своем — зоофаги. И сейчас имеются виды и целые семейства, ведущие образ жизни почвенных хищников (*Rhodacaridae*, *Parasitidae*, *Veigaiidae*, большинство *Macrochelidae* и некоторые *Laelaptidae*). Эти же представители часто встречаются в норах в качестве факультативных нидиколов. Вместе с тем огромное большинство гамазид перешло к облигатной нидиколии (*Dermanyssidae*, *Hirstionyssidae*, *Haemogamasidae*, многие *Laelaptidae*).

² В список не включены отряды *Pseudoscorpionoidea*, *Aranea*, *Oniscoidea* и «*Myriapoda*», степень нидиколии которых нуждается в уточнении.

Среди низших насекомых большой численности в норах достигают *Collembola*. Хотя облигатная нидиколия среди представителей этой группы не установлена, многие из них постоянно встречаются в составе микробиоценозов нор млекопитающих (Nosek, Vysotskaya, 1973).

Типичные нидиколы имеются среди тараканов в семействе *Polyphagidae* и бескрылых сверчков *Bothriophylax* (Власов, 1940).

Представители пухоедов и вшей в большинстве своем паразиты в прошлом, по мнению Беклемишева (1945, 1951) и Благовещенского (1959), прошли стадию гнездово-норовых схизофагов.

Нидиколия среди *Heteroptera* встречается у хищных (*Reduviidae*) и кровососущих (*Cimicidae* и *Triatomidae*) клопов. Представители *Reduviidae* и *Triatomidae* обитают в норах млекопитающих, *Cimicidae* — в гнездах птиц и летучих мышей.

В громадном по численности отряде жесткокрылых наряду с почвенными и наземными имеется целый ряд норových форм в семействах *Staphylinidae*, *Histeridae*, *Cucujidae*, *Dermestidae*, *Scarabaeidae*, *Carabidae*, *Catopidae* и *Silphidae*. Большинство их осталось на положении хищников и схизофагов. Случаи паразитизма среди них весьма редки и зарегистрированы у норových обитателей трех семейств: *Dermestidae*, *Silphidae* (Беклемишев, 1951) и *Staphilinidae* (Тихомирова, 1973).

Среди двукрылых в качестве нидиколов известны представители группы *Nematocera* — москиты (*Phlebotominae*) и многие *Brachycera Cyclorapha* (*Helomyzidae*, *Sphaeroceridae*, *Muscidae* и *Hippoboscidae*).

Отряд блох, за исключением немногих aberrantных видов, представлен типичными нидиколами. По мнению Беклемишева (1951), их паразитизм возник в условиях норы и связан с появлением первых теплокровных. И в настоящее время биоценотические связи блох указывают на их адаптацию к млекопитающим и птицам, ведущим гнездово-норовый образ жизни. Их связи с рептилиями весьма слабы и явно вторичны: блохи, специализированные к паразитизму на рептилиях, не известны (Дарская, Беседина, 1961).

Анализируя видовой состав и историю формирования фауны гнездово-норовых микробиотопов наземных позвоночных, можно прийти к заключению, что нидиколы — весьма гетерогенная по своему происхождению группа. В истории ее формирования приняли участие и почвенные, и наземные формы из числа микроорганизмов, простейших, круглых червей и членистоногих, часть из которых (факультативные нидиколы) и сейчас не утратила связей с первичными биотопами. Вместе с тем имеется большое число видов (облигатных) нидиколов, окончательно утративших эти связи и вне норы не встречающихся.

Гнездово-норовые микробиоценозы изучены крайне слабо. Однако значение их как элементарных систем надорганизменного уровня представляет большой интерес для понимания биоценологических структур в их наипростейшем виде. Наряду с этим изучение гнездово-норовых микробиоценозов имеет большое значение для понимания условий существования природных очагов болезней, возбудители и переносчики которых являются компонентами таких образований. Поэтому расширение исследований в указанном направлении необходимо как с научной, так и с практической точек зрения.

Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л.: 1—317.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 14 (1): 4—11.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1948. О взаимоотношении между систематическим положением возбудителей и переносчиков трансмиссивных болезней наземных позвоночных и человека. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 17 (5): 385—400.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1951. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 20 (2): 151—160.

- Беклемишев В. Н. 1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. 2. Основные направления его развития. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 23 (3) : 3—20.
- Беклемишев В. Н. 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. Зоолог. журн., 38 (8) : 1128—1137.
- Благовещенский Д. И. 1959. Насекомые пухоеды. Фауна СССР, I (I) часть 1 : 1—201.
- Власов Я. П. 1940. Нора тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* Licht.) и большой песчанки (*Rombomys opimus* Licht.) как своеобразный биотоп для флеботомусов в окрестностях Ашхабада (Туркмения). В кн.: Проблемы кожного лейшманиоза: 74—89.
- Волгин В. И. 1969. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны. Изд. «Наука», Л.: 1—431.
- Высоцкая С. О., Кулачкова В. Г. 1953. Гамазовые клещи как промежуточные хозяева круглых червей. Докл. АН СССР, 91 (2) : 441—443.
- Галузо И. Г., Новинская В. Ф. 1961. Трипанозомы животных Казахстана. II. Трипанозомы грызунов. Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. Изд. АН Казах. ССР, 3 : 151—172.
- Гильманова С. Х., Бойко В. А., Лапшина Г. Н. 1959. О значении гамазовых клещей в поддержании очага клещевого энцефалита. 10-е совещание по паразитол. пробл. и природноочагов. болезням, I : 56—57.
- Глащинская-Бабенко Л. В. 1956. *Ixodes lividus* Koch как представитель норových клещей-иксодид. В сб.: Эктопаразиты. Фауна, биология и практическое значение. Изд. МГУ: 21—105.
- Давыдова М. С., Белова О. С., Федоров К. П. 1968. О связи гамазовых клещей с гельминтами. Паразитолог., 2 (4) : 342—343.
- Дарская Н. Ф., Беседина К. П. 1961. О возможности питания блох (*Suctogtia*) на рептилиях. Тр. противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, 5 : 33—39.
- Засухин Д. Н. 1947. Дикие млекопитающие как экспериментальные модели при изучении гемоспоридиозов домашних животных. Докл. АН СССР, 58 (7) : 1561—1562.
- Земская А. А. 1951. Биология и развитие клещей семейства Dermanyssidae, паразитирующих на рептилиях, в связи с проблемой возникновения пастбищного паразитизма. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биол., 56 (3) : 42—57.
- Курочкин Ю. В. 1960. Нематода *Heterotylonchus rawlowskyi* sp. nov. кастрирующая блох — переносчиков чумы. Докл. АН СССР, 135 (5) : 1281—1284.
- Левин М. И., Гусев В. М., Кислякова Л. Н., Волчанецкая Г. И., Киселев Р. И. 1954. Природная очаговость лимфоцитарного хориоменингита. Сб. тр. Харьковского ин-та вакцин и сывороток им. И. И. Мечникова, 20 : 133—146.
- Левкович Е. Н., Тагильцев А. А. 1956. К вопросу о роли гамазовых клещей в циркуляции вируса клещевого весенне-летнего энцефалита в природных очагах. Сообщение I. Выделение вируса из спонтанно зараженных гамазовых клещей. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 23 (3) : 229—238.
- Нельзина Е. Н. 1971. Структура норových микробиоценозов на примере малого суслика и некоторых видов песчанок. Паразитолог., 5 (3) : 266—273.
- Нельзина Е. Н. 1973. Чумной микроб (*Yersenia pestis*) компонент норových микробиоценозов. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 42 (1) : 62—68.
- Сорокин С. В. 1953. Особенности распространения хлебных клещей в гнездах мышевидных грызунов на сельскохозяйственных землях. Зоолог. журн., 32 (1) : 60—74.
- Тихомирова А. Л. 1973. Морфологические особенности и филогенез стафилинид. Изд. «Наука», М. : 1—190.
- Dampf A. 1910. *Palaeopsylla klebsiana* n. sp., ein fossiler Floh aus dem baltischen Bernstein d. Physik—ökon. Gesellschaft zu Königsberg, 11 : 248—259.
- Emmans C. W. 1942. Isolation of Coccidioides from Scil and rodenta. I. Pub. Health Rep., 57 (4) : 109—111.
- Nosek I., Vysotskaja S. O. 1973. The investigation on Apterygota from nests of small mammals in the east carpathians (Ukrainian SSR). Bratislava : 1—77.
- Sulkin S. E., Isum E. M. 1947. Isolation of western equine encephalomyelitis virus from tropical fowl mites, *Liponyssus bursa* (Berlese) Proc. Soc. exp. Biol. Med. New York : 66.
- Williams R. W., Brown H. W. 1945. The development of *Litomosoides carinii* filariid parasite of the cotton rat in the tropical rat mite. Science, 102 (2654) : 482—483.

MAIN TAXONOMIC GROUPINGS OF ORGANISMS PARTICIPATING
IN THE FORMATION OF NEST-BURROW MICROBIOCOENOSES

E. N. Nelzina

S U M M A R Y

The transition of arthropods, other invertebrates and microorganisms to the nest-burrow habitats was accompanied (if presented in a historical aspect) by an intensive speciation resulting in a rise of a peculiar life form, nidicoles. Now nidicoles are reported in such large taxons as Protophyta, Mycophyta, *Protozoa*, *Nematoda* and *Arthropoda*. The main part of nidicoles is represented by arthropods, members of the orders *Acariformes*, *Parasitiformes*, *Blattoidea*, *Saltatoria*, *Mallophaga*, *Anoplura*, *Heteroptera*, *Coleoptera*, *Diptera* and *Siphonaptera*.
