

УДК 591.69 : 591.521 : 591.5

НОРА МАЛОГО СУСЛИКА КАК КОНСОРЦИЯ

© Н. М. Окулова

Рассмотрена структура консорции — сообщества животных, населяющих нору млекопитающего на примере нор малого суслика *Spermophilus pygmaeus* Pall. из Западного Казахстана. Выявлены состав, численность, особенности размещения на фоне пищевых зависимостей животных от хозяина норы — суслика — в разных типах нор и гнезд. Консорция рассматривается как система концентров вокруг хозяина норы — суслика — центра (эдификатора) сообщества. Концентрам придан ранг по степени близости животного к эдификатору сообщества по пищевому принципу: I — паразиты и хищники, потребители тела живого хозяина; II — потребители его трупов и продуктов жизнедеятельности; III — хищники и паразиты сожителей суслика; IV — животные, использующие нору только как убежище. В пределах каждого ранга и номера могут быть выделены «ронды» — группы животных, относящиеся к разным систематическим категориям (например, клещи, отдельные отряды насекомых и т. п.).

Развитие отечественной биоценологии во многом идет на паразитологическом материале (Беклемишев, 1970), и в частности на материале гнезд животных, начиная с работ Дубинина (1954). Это связано прежде всего с тем, что в гнездах и норах животных паразиты — наиболее многочисленная группа, образующая разнообразные связи в пределах норы и вне ее. Норы малого суслика как сообщество паразитов и нидиколов подробно изучала Нельзина с сотрудниками (1962, 1963, 1967, 1971), которые, исследовав различные норы в разных частях ареала хозяина, выявили видовой состав, обилие и сезонность обитателей нор, дали их классификацию по степени близости к норе (нидиколы истинные, факультативные, случайные и чуждые норе), а также по типам питания. Это создало базу для дальнейшей работы.

Задача данной статьи состоит в том, чтобы рассмотреть нору малого суслика как консорцию — сообщество, центром (эдификатором) которой является хозяин норы — малый суслик *Spermophilus pygmaeus* Pall., а также проследить структуру сообщества в целом и определить место паразитических групп в нем.

Для этой цели был использован материал, собранный в апреле—октябре 1960 г. в Тайпакском (ныне — юг Чапаевского) р-не Западно-Казахстанской обл. Казахстана. Было раскопано 56 нор с вертикальным ходом, из них 54 — постоянные (с гнездом) и 149 временных нор. В капканы, поставленные возле нор сусликов перед раскопкой или в процессе раскопки, было отловлено и осмотрено на эктопаразитов 9 животных (6 самок и 3 самца); из гнезд изъято и осмотрено на эктопаразитов 26 сусят. Методика сбора материала, описание условий в норах, основной фактический материал по паразитическим группам были опубликованы ранее (Окулова, 1965). В норах малого суслика обнаружены 6954 паразитических и факультативно паразитических орга-

низмов (из них 6 видов клещей, 8 — блох, 1 — вшей) и 4697 непаразитических беспозвоночных (около 70 систематических групп), 10 экз. позвоночных животных, отнесенных к 4 видам, всего 11.661 экз. учтенных животных. Со взрослых сусликов снято 105 эктопаразитов (43 иксодовых клеща, 49 блох и 13 вшей), с суслият снято 306 паразитов (7 иксодовых клещей, 223 гамазовых клеща, 6 блох, 70 вшей). В некоторых редких случаях очень высокого обилия гамазовых клещей (более 200 на гнездо) или муравьев численность была определена приблизительно, и собирали лишь часть животных. К сожалению, определение видов беспозвоночных полностью провести не удалось, поэтому видовой состав мокриц, пауков, жуков-стафилин, жужжелиц и других, особенно личинок беспозвоночных, по-прежнему нуждается в уточнении. В данной статье мы не рассматриваем подробно сообщества животных, встреченных непосредственно на хозяине норы — суслике. Эти сообщества, в основном паразитических животных, рассмотрены очень подробно в литературе ввиду их большой роли в переносе возбудителя чумы (например, Новокрещенова, 1960, и др.).

КЛАССИФИКАЦИЯ, ПАРАМЕТРЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ НОР

Норы суслика мы подразделяем на 3 категории. 1. Постоянные, в которых зверек проводит основную часть жизни. Эти норы имеют вертикальный ход, гнездо, значительную глубину и протяженность. 2. Первично временные — те, которые зверек использует в период активности ненадолго для укрытия от врагов, в случае перегрева или для питания. Обычно эти норы не имеют вертикального хода и гнезда, там может быть небольшое расширение. Норы часто используются другими позвоночными животными — грызунами, насекомоядными, змеями, ящерицами и земноводными, для которых вертикальный ход является преградой. 3. Вторично временные — это бывшие постоянные, но в данный момент не заселенные сусликами постоянно. Они имеют все признаки постоянных нор, но гнездо обычно затхлое, слежавшееся, часто непригодное для обитания зверьков. Сюда суслики также забегают ненадолго, используя их как временные норы. В зависимости от назначения постоянные норы делили на зимовочные (в которых суслик проводит конец лета, осень и зиму), выводковые (где самка рождает и выкармливает молодых) и гнезда одиночных сусликов — взрослых самцов, а летом еще и молодых зверьков. Норы одиночных сусликов и выводковые используются в течение 1—3 мес. По длительности обитания (по состоянию гнездовой подстилки) гнезда сусликов относили к свежим, длительно обитаемым и старым (не обитаемым, покинутым). После расселения детенышей выводковые норы или покидаются, или (чаще) в них остается один хозяин. Такие норы мы называли «бывшие выводковые». Для нор суслика, особенно постоянных, характерно присутствие отнорков, камер-кладовых и уборных. Все эти части норы создают специфические условия для обитания животных — сожителей суслика.

Условия температуры и относительной влажности почвы в гнездовой камере, так же как параметры, архитектура нор рассмотрены рядом авторов (Ралль, Демяшев, 1934; Бируля, Литвинов, 1941; Беляев, 1955; Шевченко и др., 1964; Абатуров, 1984, и др.). Параметры рассмотренных нами нор приведены в табл. 1. Из нее видно, что в данных условиях средняя длина ходов всех постоянных нор сходна и составляет около 225 см. Длина вертикального хода и особенно глубина гнезда максимальна в зимовочных норах, минимальна — в выводковых. Диаметр гнездовой камеры сходен в зимовочных и выводковых норах. По всем параметрам, кроме диаметра гнезда, выводковые норы имеют наибольшую стабильность (см. коэффициент вариации CV). Наклонные норы

Таблица 1

Основные размеры и влажность почвы под гнездом в норах разного типа

Table 1. Basic sizes of nests and soil humidity in burrows of different types

Нора	Статистические параметры	Длина, см		Гнездовая камера		
		всех ходов	вертикального хода	глубина, см	диаметр, см	влажность почвы, %
Зимовочная	M±m	225.1±29.42	95.25±8.46	138.8±16.36	18.5±0.63	8.41±0.91
	σ	83.21	23.93	46.28	1.77	2.57
	CV	36.97	25.12	33.33	9.58	30.42
	n	8	8	8	8	8
Выводковая	M±m	224.5±17.47	86.15±4.77	91.42±6.40	18.63±0.76	11.05±0.86
	σ	62.98	17.18	22.16	2.62	2.84
	CV	28.05	19.94	24.24	14.06	25.70
	n	13	13	12	12	11
Одиночного суслика	M±m	166.4±9.32	85.52±5.15	99.5±7.35	17.70±0.67	10.02±0.74
	σ	48.41	25.75	38.6	3.35	3.53
	CV	27.09	30.11	38.35	18.92	35.23
	n	27	25	27	25	23
Покинутая, вторично временная	M±m	225±29.42	91.42±7.49	103.5±9.79	15.2±2.42	
	σ	83.21	25.96	27.69	5.40	
	CV	36.98	28.40	26.75	35.53	
	n	8	12	8	5	—
Наклонная (первично временная)	M±m	70.58±2.60		26.2±1.42	13.4±1.93	9.7
	σ	31.40		17.03	6.11	
	CV	44.49		65.0	45.6	
	n	146		144	10	1

имеют максимальную вариабельность по всем параметрам, особенно по глубине. В целом, как отмечалось ранее (Окулова, 1965), в постоянных норах гнезда располагаются глубже всего в зимовочных норах. Влажность почвы под гнездом минимальна в зимовочных норах, максимальна — в выводковых. Влажность гнезд меняется также по сезонам (до 11.5 % в мае, 7—8 % в апреле и июне для глинистой пустыни) и по ландшафтам. В песчаной пустыне влажность почвы под гнездом выше (11.9 % по 9 норах), чем в глинистой (8.7 % по 31 норе).

СООТНОШЕНИЕ ГРУПП ЖИВОТНЫХ В ХОДАХ И ГНЕЗДАХ НОР МАЛОГО СУСЛИКА

Список обнаруженных в жилищах суслика беспозвоночных животных

Тип Arthropoda	
Класс Miriapoda	p
Geophilidae	
Класс Isopoda	
Oniscoidea fam., g. sp.	
<i>Hemilepistes</i> sp.	спф
Класс Arachnoidea	
Отряд Scorpionida	
<i>Butus euraeus</i>	x
Araneina	
Отряд Opiliones	
<i>Opilio parietinus</i>	x
<i>Pholeus phalangoides</i>	x

Отряд Aranei, имаго	х
Отряд Acariformes	
п/о Sarcoptiformes	спф
Thyroglyphoidea fam., g. sp.	sp.
п/о Oribatei	спф
п/о Trombidiformes	х
Cheiletidae g. sp.	
Trombiculidae g. sp., личинки	гф
Отряд Parasitiformes	
Parasitidae g. sp.	х
<i>Poecilochirus necrophori</i>	нф
Macrochelidae	спф-х
<i>Macrocheles matrius</i>	
Laelaptidae	
<i>Cosmolaelaps gurabensis</i>	х
<i>Hyroaspis murinus</i>	
<i>Haemolaelaps semidesertus</i>	фгф-спф
<i>Eulaelaps kolpakovae</i>	фгф-спф
Haemogamasidae	
<i>Haemogamasus citelli</i>	фгф-спф
Hirsionyssidae	
<i>Hirstionyssus criceti</i>	гф
Ahystidae g. sp.	х
Phytoseyidae g. sp.	х
Ixodidae	
<i>Rhipicephalus schulzei</i>	гф
Класс Insecta	
Отряд Dermaptera	
<i>Anechura asiatica</i>	р
Отряд Homoptera	
Cicadinea g. sp.	фф
Отряд Orthoptera	
Grillidae g. sp.	спф-фф
Отряд Hemiptera	
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	фф
Отряд Siphonaptera	
Ceratophyllidae	
<i>Ceratophyllus mokrzeckyi</i>	гф
<i>C. tesquorum</i>	гф
<i>Oropsylla ilovaiskii</i>	гф
<i>Frontopsylla semura</i>	гф
<i>Ophthalmopsylla volgensis</i>	гф
Ctenophthalmidae	
<i>Ctenophthalmus breviatus</i>	гф
<i>Ct. pollex</i>	гф
<i>Neopsylla setosa</i>	гф
Отряд Coleoptera	
Carabidae g. sp.	
<i>Harpalus pachyplus</i>	х
<i>Sphodrus gigas</i>	х
<i>Carabus bessarabicus</i>	х
<i>Amara (Amatytes) sp.</i>	х
<i>Scarites bucida</i>	

<i>Calosoma auropunctatum</i>	х
Staphilinidae g. sp.	х
Silphidae g. sp.	нф
Histeridae	
<i>Pentodon dubius</i>	х
<i>Saprinus concinnus</i>	нф
<i>Gnathoncus</i>	х
Elateridae g. sp., личинка	фф
Cucujidae g. sp.	х
Tenebrionidae g. sp.	фф-спф
<i>Blaps letifera</i>	фф
<i>Blaps</i> sp.	фф-спф
<i>Anatolica impressa</i>	фф
<i>Pedinus volgensis</i>	фф
<i>Acinopus striolatus</i>	фф-спф
Tenebrionidae g. sp., личинка	фф-спф
Cerambycidae	
<i>Dorcadion</i> sp.	фф
Curculionidae g. sp.	фф
Scarabaeidae	
<i>Scarabaeus sacer</i>	кф
<i>Amphimallon solstitialis</i>	нф
<i>Onthophagus</i> sp.	кф
<i>Aphodius</i> sp.	кф
<i>Melolontha hippocastani</i>	фф
Coleoptera fam., g. sp., личинки	спф-фф
Отряд Lepidoptera	
Noctuidae g. sp., гусеницы	фф
Tineidae g. sp.	спф
Отряд Hymenoptera	
<i>Messor denticulatus</i>	х
Formicidae g. sp.	х
<i>Solenopsis fugas</i>	
Ichneumonidae g. sp.	х
Bethylidae g. sp.	х
Chalcididae g. sp.	х
Отряд Neuroptera	
Chrysopidae	
<i>Chrysopa carnea</i>	х
Отряд Diptera	
Nematocera fam., g. sp., личинки, куколки	кф-нф
Simuliidae	
<i>Simulium</i> sp.	гф
Brachycera g. sp., личинки, куколки	спф, аф
Calliphoridae	
<i>Lucilia</i>	нф
<i>Calliphora vicina</i>	нф
Отряд Anoplura	
<i>Neohaematopinus laevisculus</i>	гф
Отряд Thysanoptera	
Aeolothripidae g. sp.	фф

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3, 5: аф — афаги, гф — гематофаги, спф — сапрофаги, нф — некрофаги, фгф — факультативка гематофон, фф — фитофаги, х — хищники, кф — копрофаги; р — ронда.

Таблица 2

Обилие (ИО на один ход убежища или гнезда) и соотношение групп беспозвоночных с различным типом питания в ходах и гнездах нор разного типа

Table 2. Abundance (Abundance Index per one passage of shelter or nest) and ratio of invertebrate groups with different types of feeding in passages and nests of different types

Тип питания	Временные норы, ходы и камеры	Ходы постоянных нор всех типов	Гнезда				
			зимовочные	выводковые	бывшие выводковые	одиночных зверьков	старые, покинутые
гф	0.187	17.57	119.55	186.8	242.27	103.77	14.83
х	>7	1.02	33.41	12.28	65.75	12.28	2.82
спф+нф	3.79	1.54	8.37	268.7	71.58	8.28	28.66
кф	0.06	0.05	0.13	1.21	1.3		0.5
фф	0.028		0.1	5.4		0.06	
р	0.014	0.18		0.67	0.29		—
аф	0.027				14.43		0.17
Всего	>11.11	20.36	161.56	275.06	395.62	124.39	46.98
Соотношение групп, % к числу осмотренных							
гф		86.30	74.0	67.91	61.30	83.42	31.57
х		5.01	20.68	4.46	16.62	9.87	6.0
спф+нф		7.56	5.18	24.98	18.09	0.80	61.0
кф		0.25	0.08	0.44	0.25	—	1.06
фф		—	0.06	1.96	—	0.05	
р		0.88		0.24	0.07		
аф					3.64		0.36
Число проб	149	33	8	9	7	18	12

Обилие и соотношение групп животных в норах разного типа представлены в табл. 2—5. Тип питания беспозвоночных дается в основном по Нельзеной (1971).

Еще Дубинин (1954) показал, что эктопаразиты преобладают в фауне ходов и гнезд жилых нор млекопитающих, а доля паразитов в покинутых норах резко падает. Это отмечается и на нашем материале (табл. 2). Во временных норах при невысокой численности преобладают хищники и сапрофаги, меньшую долю составляют копрофаги, а паразиты — минимальную. Мокрицы заметно преобладают во временных норах, остальные беспозвоночные чаще встречаются в постоянных норах. То, что мокрицы чаще всего встречаются во временных норах, объясняется, видимо, тем, что такие достаточно крупные беспозвоночные, мало зависящие от непосредственной близости хозяина и даже, вероятно, мешающие ему в гнезде, находят достаточно пищи и укрытие во временных норах и отнорках постоянных нор. В постоянных норах уже резко преобладают гематофаги, причем доля их в населении максимальна в ходах (86.3 %), а в гнезде, где наблюдается наивысшая их численность, преобладание гематофагов не столь резко (61.3—83.4 %), так как большую часть населения составляют сапро-, копро-, некрофаги и хищники, потребители материала гнезда, различных органических остатков, трупов и беспозвоночных, находящихся в гнезде. В гнездах покинутых нор гематофаги уступают первое место сапрофагам (соответственно 31.57 и 61 %). Более подробно численность основных групп животных в гнездах показана в табл. 4 и 5. Фауна ходов постоянных нор показана в табл. 3. Из нее видно, что общая численность беспозвоночных, главным образом гематофагов, выше всего в ходах нор одиночных сусликов, а также в ходах покинутых нор. Численность непаразитических групп беспозвоночных выше всего в ходах выводковых нор (это главным обра-

Таблица 3

Численность беспозвоночных в ходах постоянных нор малого суслика (ИО на ходы одного убежища)

Table 3. Number of invertebrates in passages of permanent burrows of the lesser souslik (Abundance Index per passages of one shelter)

Группа беспозвоночных		Тип гнезда в убежищах				
по типу питания	по систематическому положению	зимовочное	выводковое	бывшее выводковое	одиночного суслика	покинутое
гф	Блохи	0	0.5	0	11.48	12.3
	Гамазовые клещи	0	0	0.33	21.06	1
	Иксодовые клещи	0	0.17	0	0	0
	Мошки, имаго	0	0.17	0	0.41	2.83
сф, нф	Мокрицы	0	0.5	0.33	0	0.17
	Чернотелки рода <i>Asinopus</i>	0	1.17	2	0.71	0
	Прочие чернотелки	1	0	0	0.82	0.17
	Личинки жуков	0	0.33	0.33	0.12	0.17
р к х	Уховертки	0	0.67	0	0.77	0.17
	Калоеды	0	2.67	0.33	0.18	0
	Плоскотелки	0	0.17	0	0	0
	Стафилины	0	0.17	0.17	0.65	0
	Жужжелицы	0	0	0	0.12	0.17
	Пауки	0	0.17	0	0.12	0
	Скорпионы	0	0	0	0	1.82
	Общий ИО	1	6.71	3.49	36.44	18.8
	Число нор	1	6	3	17	6

зом копро-, сапро- и некрофаги); в ходах покинутых нор много хищников. По-видимому, в норы одиночных сусликов наиболее интенсивно переселяются эктопаразиты из бывших выводковых гнезд, причем это происходит в сезон максимальной численности эктопаразитов (июнь). Соотношение видов среди блох в ходах нор (включая камеры-уборные): из 48 определенных экземпляров блох 36 (75 %) составила *Neopsylla setosa*, 10 (20.8 %) — *Frontopsylla semura* и по 1 экз. (по 2.1 %) — *Ctenophthalmus breviatus* и *Ceratophyllus mokrzejczyi*. Среди 7 экз. определенных гамазовых клещей из ходов было 5 *Haemogamasus sitelli*, по 1 *Eulaelaps kolpakovae* и *Macrocheles matrius*. Найдена в ходах 1 нимфа иксодового клеща *Rhipicephalus schulzei*. В 3 камерах-уборных, обнаруженных в одной бывшей зимовочной норе и 2 выводковых норах, найдены 2 блохи *Ct. breviatus* и 1 *N. setosa*, 1 уховертка, 3 жука-калоеда, 1 плоскотелка, 1 личинка жука, 1 мошка.

В зимовочных гнездах, кроме гематофагов, зимуют жуки-плоскотелки, другие беспозвоночные по нашим наблюдениям немногочисленны. В выводковых гнездах резко возрастает доля сапрофагов и некрофагов (почти четверть всех обитателей), главным образом за счет личинок блох и жуков. Сапрофаги в выводковых гнездах многочисленнее, чем в других типах гнезд, также как и уховертки. Среди хищников тут, как и в зимовочных гнездах, преобладают плоскотелки. В бывших выводковых гнездах плоскотелок меньше, но тем не менее возрастает (по сравнению с выводковыми) удельный вес хищников за счет пауков и стафилинид, в меньшей мере — муравьев. Доля сапрофагов здесь (по сравнению с выводковыми гнездами) несколько уменьшается за счет некоторого снижения численности личинок блох, но численность жуков-чернотелок, а также мокриц и личинок жуков возрастает. В гнездах одиночных

Таблица 4

Численность гематофагов в ходах и гнездах нор разного типа (ИО на ходы одного убежища или гнездо)

Table 4. Number of hematophagous invertebrates in passages and nests of different types (Abundance Index per one nest or passages of one shelter)

Группа, вид	Первично-временные норы	Ходы постоянных нор	Гнезда постоянных нор				
			зимовочные	выводковые	бывшие выводковые	одиночных зверьков	покинутых
<i>Siphonaptera</i>	0.14	6.03	55.0	79.7	18.85	32.72	3.83
<i>N. setosa</i>	0.03	4.44	54.31	69.37	16.52	24.11	1.61
<i>F. semura</i>		1.22	0.27	4.11	0.73	1.56	0.98
<i>C. tesquorum</i>	0.01		0.27	4.36	0.97	0.94	0.46
<i>Ct. brevatus</i>	0.09	0.24		1.61	0.48	0.06	0.84
<i>O. ilovaiskii</i>			0.135	0.25	0.12	0.06	
<i>C. mokrzeckyi</i>		0.12					
<i>Oph. volgensis</i>	0.01						
<i>Ixodidae</i>							
(<i>Rh. schulzei</i>)	1.02	0.54		1.7	6.85	0.61	0.25
<i>Gamasoidea</i>	0.04	11.0	64.3	98.7	216.4	70.22	10.75
<i>Hi. criceti</i>	0.01	—	0.74	40.15	156.5	39.7	2.37
<i>Hg. citelli</i>	0.01	9.17	39.55	20.83	35.63	15.19	6.07
<i>Hi. semidesertys</i>			9.88	32.54	15.96	13.06	0.45
<i>E. kolpakovae</i>	0.02	1.83	14.13	5.98	7.86	2.5	1.85
<i>N. laevisculus</i>	0.007		0.25	6.7	0.17	0.22	
Всего	0.187	17.57	119.55	186.8	242.27	103.77	14.83
Число проб	149	33	8	9	7	18	12

сусликов кроме гематофагов заметную роль играют только хищники. Это стафилиниды, муравьи, реже пауки, плоскотелки и жужжелицы. В старых, покинутых гнездах преобладание сапрофагов выражается в основном за счет повышенной численности личинок жуков и блох, хотя здесь их и меньше, чем в выводковых и бывших выводковых. Довольно много здесь и чернотелок, а из хищников — стафилинид. Интересно, что скорпионы не встречены нами в обитаемых гнездах, хотя встречены во временных норах, а также в ходах и покинутых гнездах постоянных нор.

В трех норах в апреле—начале мая найдены и старые (бывшие зимовочные) и новые — в одном случае одиночного суслика и в двух — выводковые гнезда. Общая численность беспозвоночных составила в новом гнезде 104, а в старом — 13.67 на 1 гнездо. В новом гнезде 30.1 % составили блохи и 64 % — гамазовые клещи, в старом — соответственно 48.8 и 21.9 %. Непаразитические беспозвоночные составили 5.9 (при ИО 6.33) в свежем гнезде и 29.2 % (ИО 6.3) — в старом, т. е. численность непаразитических форм была в обоих типах гнезд одна и та же. Среди блох в свежем гнезде 71.1 % составила *N. setosa*, 16.5 — *F. semura*, 10.6 — *C. tesquorum* и 1.85 % — *Oropsylla ilovaiskii*. В старом гнезде *N. setosa* составила всего 25 %, а доля *F. semura* возросла до 75 %. Среди гамазовых клещей в свежем гнезде преобладал *Haemolaelaps semidesertus* (90.5 % от 138 определенных экземпляров); 5.9 % составил *Hg. citelli*, 2.4 % — *Hirstionyssus criceti* и 1.2 % пришлось на *Eulaelaps kolpakovae*, тогда как в старых гнездах из 6 определенных гамазовых клещей было: 3 *Eu. kolpakovae*, 2 *Hg. citelli* и 1 *Cosmolaelaps gurabensis*.

Таблица 5

Численность сапрофагов, фитофагов, копрофагов, хищников, групп с разнообразным питанием и афагией в ходах и гнездах нор разного типа (ИО на ходы одного убежища или гнездо)

Table 5. Number of saprophagous, phytophagous, coprophagous, aphagous and predatory invertebrates, and also animals with mixed feeding in passages and nests of different types (Abundance Index per one nest or passages of one shelter)

Группа беспозвоночных		Времен- ные норы	Ходы постоян- ных нор	Гнезда				
по типу питания	по систематическо- му положению			зимовоч- ные	выводко- вые	бывшие выводко- вые	одинач- ных сусликов	покину- тые
Сапрофаги и некрофаги	Тироглифоид- ные клещи			3.87	0.89	0.86	0.06	
	Мокрицы	2.12	0.15	0.25	0.1	0.28	1.56	0.41
	Сверчки	0.05			0.20			
	Чернотелки	1.21	1.21		1.3	2.7	0.67	1.4
	Личинки жуков	0.41	0.18	1.1	34.0	39.3	3.05	14.25
	Личинки блох			3.25	33.1	29.3	3.0	12.6
	Моли							
	Личинки мух					14.4		0.08
Фитофаги	Долгоносики	0.014						
	Цикады	0.014						
	Трипсы						0.06	
	Гусеницы чешуекрылых	0.007						
Копрофаги и хищники	Майский хрущ	0.007						
	Жуки	0.06	0.047	0.13	1.2	1.3		0.5
	Пауки	0.41	0.09	0.13		42.14	0.35	0.14
	Жуки плоскотелки	0.014	0.03	33.2	36.4	5.3	1.6	0.28
	Стафилины	1.42	0.39	0.13	4.6	12.6	6.5	1.4
	Муравьи	>5	0.03		0.3	5.71	3.6	—
	Жужжелицы	0.10	0.15				0.23	0.17
	Скорпионы	0.02	0.33					0.83
	Клопы	0.014						
	Сетчатокрылые	0.018						
р Афаги	Сенокосцы	0.007						
	Уховертки	0.014	0.18		0.67	0.29		
	Кладки яиц пауков	0.02						
	Куколки насекомых	0.007				14.43		0.17
	Число проб	149	33	8	9	7	18	12

Согласно табл. 3, хищники составляют от числа непаразитических беспозвоночных в ходах покинутых нор 74.5 %, а в ходах других нор — 0—25.5 %. В гнездах хищники соответственно составляют 8.7 % против 37.2—79.5 %. Это говорит, видимо, об активной миграции хищников из покинутых нор.

В целом численность беспозвоночных на 1 постоянную нору (ходы и гнездо) составила: для зимовочных — 162.56, выводковых — 281.77, для бывших выводковых — 399.11, для нор одиночных сусликов — 160.83, для старых, покинутых нор — 65.78.

Во временных норах среди паразитов повышена роль блох: они составляли 74.87 % от найденных во временных норах паразитов по сравнению с постоянными норами, где в ходах блохи составили 34.3, а в гнездах — 30.6 %. Это следует отнести за счет большей подвижности блох, а также их большей сухоустойчивости, чем, например, гамазовые клещи. Не исключено также, что блохи как более крупные паразиты больше беспокоят хозяина и чаще оказываются счищенными ими во время пребывания зверька во временной норе.

Исходя из сказанного, можно сделать вывод, что в таком специфическом сообществе, каким является нора малого суслика, «экологическая пирамида», построенная по типу питания, будет иметь (если ее построить по биомассе) наиболее часто встречающуюся форму: максимальная доля у сапрофагов (так как это большей частью крупные насекомые), затем идут фитофаги, хищники и затем — паразиты. По численности преобладают гематофаги.

Среди гнезд богаче всего (по обилию) выводковые и бывшие выводковые. Тут численность беспозвоночных обитателей вдвое и более выше, чем в других типах гнезд. Если исключить гематофагов, то численность беспозвоночных в бывших выводковых гнездах также окажется максимальной: 153.35 против 20.62—68.26 в гнездах других типов (табл. 2). Это преобладание идет за счет того, что наряду с гематофагами в выводковых гнездах резко увеличивается количество сапрофагов (в 3—15 раз по сравнению с зимовочными и гнездами одиночных сусликов). В старых гнездах обилие сапрофагов велико, даже больше, чем гематофагов: доминирование сапрофагов здесь максимально — 61.0 %, однако индекс обилия (ИО) сапрофагов остается максимальным в выводковых и бывших выводковых гнездах. Там же наблюдается максимальное количество копрофагов.

Полученные данные были использованы для разработки схемы строения консорции на основе типов питания и экологической пластичности обитателей норы.

СТРУКТУРА КОНСОЦИИ ЖИЛИЩА МАЛОГО СУСЛИКА

Создавая схему консорции норы малого суслика, мы исходили из системы взглядов Мазинга (1966), Работнова (1983) и других, подробно изложенных и обсужденных в руководстве Л. И. Номоканова (1989). При этом мы воспользовались термином «концентр» (Мазинг, 1966), обозначающем круг организмов, концентрирующихся вокруг какого-либо вида-центра (ядра, эдификатора) консорции. Подобно В. В. Мазингу, мы считаем, что разные концентры характеризуют степень близости организма (в нашем случае — животного) к хозяину — центру консорции (в нашем случае это малый суслик). Для того чтобы различать части концентра, относящиеся к разным крупным систематическим категориям, но принципиально сходным по близости к хозяину, введем понятие «ронда» (от французского *la ronde* — круг): ронда блох, ронда гамазовых клещей и др. Понятие «ронда» близко к понятию «таксоцен» в биоценологии открытых (ландшафтных) систем (Нестеренко, 1999).

Схема структуры консорции норы малого суслика, по нашим представлениям, на рис. 1. При анализе структуры консорции мы выделяем ранг и номер концентра. При этом ранг обозначает тип питания по степени близости к хозяину, независимо от систематического положения животного-сожителя, а номер — степень зависимости от вида пищи, имеющейся в норе. Так, концентр I ранга — это потребители тела хозяина. Сюда входят хищники, питающиеся сусликами, эктопаразиты суслика, находящиеся на его теле, и эктопаразиты, нападающие на суслика в норе. Среди эктопаразитов можно выделить

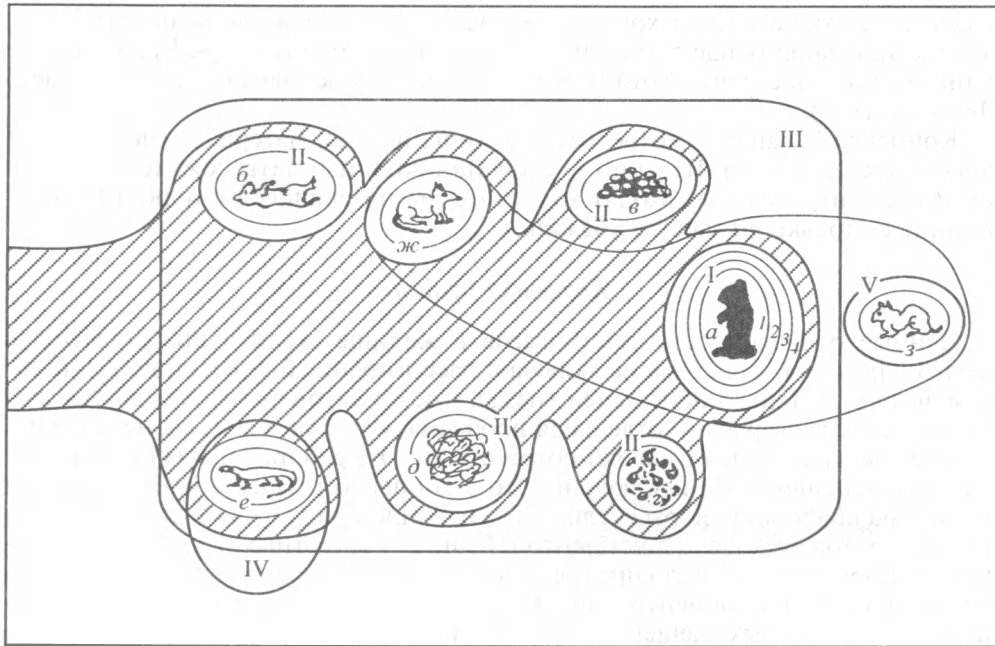


Рис. 1. Схема структуры консорции норы малого суслика.

Римские цифры — ранг центра, арабские — номер центра. I — центр I ранга — потребители самого хозяина (паразиты), на примере ронды гамазовых клещей: 1 — 1-й центр — *Hi. criceti*, 2 — 2-й центр — *Hi. semidesertus*; 3 — 3-й центр — *Hg. citelli*; 4 — 4-й центр — *Eu. kolpakovae*. II — центр II ранга — потребители останков и продуктов жизнедеятельности хозяина норы (некро-, фито-, сапро- и копрофаги); III — центр III ранга — хищники; IV — центр IV ранга — животные, использующие нору только как убежище, но не питающиеся в ней; V — центр V ранга — животные, нерегулярно посещающие нору или обитающие на курганчике суслика и контактирующие с ним косвенно; а — хозяин норы, малый суслик; б — трупы хозяина; в — камера-уборная; г — камера с запасами; д — старое, покинутое гнездо; е — пустые отнорки, могут быть временно заняты животными, использующими нору как укрытие; ж — мышевидные грызуны, заселяющие норы суслика; з — они же, забегающие в нору на время; двойная рамка — границы консорции норы; заштриховано — область обитания облигатных нидиколов; жирная линия — границы центров определенного ранга; тонкая линия — границы центров определенного номера.

Fig. 1. Scheme of consortia of the lesser souslik burrow.

ронды вшей, блох, гамазовых и иксодовых клещей, личинок краснотелковых клещей. Каждый номер центра включает разные ронды, объединенные примерно близкой степенью зависимости от хозяина (теснотой связи с хозяином) по питанию. При этом закономерно, что вследствие разных систем адаптации к питанию в разных систематических группах общий принцип включения в тот или иной центр — по тесноте связи с хозяином — осуществляется за счет разных особенностей животных. Для блох, например, это степень активности по отношению к хозяину (блохи «шерсти» или «гнезда») и ряду экологических особенностей, а у гамазовых клещей — степень гематофагии. Так, в 1-й центр наряду с облигатным гематофагом гамазовым клещом *Hi. criceti* входят и наиболее тесно связанные с жилым гнездом блохи *N. setosa* и *Ct. breviatus* и постоянные паразиты суслика — вши, личинки краснотелковых клещей. В ронде гамазовых клещей 1-й (по номеру) центр представит облигатный гематофаг *Hi. criceti*, 2-й — факультативный гематофаг с преобладанием гематофагии *Hi. semidesertus*, 3-й — факультативный гематофаг, более склонный к сапрофагии *Hg. citelli* и 4-й центр — наиболее экологически пластичный и наиболее способный к непаразитическому образу жизни *Eu. kolpakovae*. Позвоночные — хищники, пробирающиеся в гнездо суслика и поедающие хозяина и его потомство, например узорчатый полоз *Elaphe diene*,

в желудках которого мы находили гнездовых сусят, также должны быть отнесены к отдельной ронде 5-го, наиболее отдаленного концентрa I ранга (отдаленного, так как суслята, хотя и не редкая, но и не основная пища этой змеи; Окулова, 1985).

Концентр II ранга — потребители трупов, помета, материала гнезда, запасов суслика, концентр III ранга — это хищники и паразиты сожителей суслика. В концентр IV ранга входят животные, не питающиеся в норе и использующие ее только в качестве убежища.

Концентр I ранга

Данные о численности гематофагов в жилище суслика представлены в табл. 4. Предлагаемая схема не включает рассмотрение беспозвоночных на самом зверьке, а только обитателей гнезда. Состав эктопаразитов и других животных на теле зверька — отдельная проблема, которую мы здесь не рассматриваем, так как это не позволяет объем статьи. Эта работа должна быть проделана в дальнейшем. Не исключено, что в концентр I ранга при более общем взгляде на консорцию норы суслика в дальнейшем надо будет включить также эндопаразитов суслика, а в концентр III ранга — животных, в которых циркулируют промежуточные стадии гельминтов, но пока мы не располагаем такими данными и счет концентров ведем, начиная с эктопаразитов. При этом, если в ронде гамазовых клещей расположение видов по номерам 1-го концентрa идет по принципу снижения облигатности кровососания от 1-го до 4-го и далее, то в ронде блох, где все виды — облигатные кровососы, расположение по номерам концентрa идет скорее по характеру питания (приуроченность к гнезду и отсюда — соответствующий ритм и объемы кровососания) и далее — специфичности паразита: 1-й концентр — виды, не способные долго находиться вне обитаемой норы и активно двигаться вне норы в поисках хозяина. В концентры 2, 3 и 4-го отнесены блохи, в возрастающей степени не зависящие от обитаемой норы суслика, но специфичные для него, а затем и менее специфичные по отношению к хозяину (это блохи других позвоночных), т. е. по характеру питания также менее связанные с хозяином норы.

В ронде блох, как было показано множеством авторов и нами ранее (Окулова, 1965), а также в табл. 4 везде, кроме временных нор, преобладает блоха «гнезда» *N. setosa*; блоха «шерсти» *C. tesquorum* занимает второе место в выводковых и бывших выводковых, но обитаемых гнездах, тогда как блоха «гнезда» *F. semura* занимает второе место в покинутых и гнездах одиночных сусликов. В выводковых и бывших выводковых норах *F. semura* занимает третье место. В гнездах одиночных сусликов на третьем месте оказывается *C. tesquorum*, тогда как в покинутых гнездах третье место занимает *Ct. breviatus*. Новокрещенова (1960) показала, что 60—80 совокупности видов сосредоточено в гнезде, 8—10 — на взрослых сусликах и 12—26 % — в ходах нор. При этом наибольшей миграционной способностью из 4 самых многочисленных видов блох обладает *C. tesquorum*: в 1-м колоне нор держится около 29 % всех блох этого вида, тогда как соответствующая цифра для *O. ilovaiskii* составляет около 16 %, для *F. semura* — около 14 %, а для *N. setosa* — всего около 11 % (Новокрещенова, 1960). Среди второстепенных видов ронды блох *Ct. breviatus* чаще всего встречается в покинутых гнездах, *F. semura* и *O. ilovaiskii* — в выводковых. Среди 49 блох, снятых с взрослых сусликов, 75.51 % составили *F. semura*, 16.33 % — *N. setosa*, а остальное — *C. tesquorum*. Среди 6 блох, снятых с суслят, 5 были *N. setosa*, а 1 — *F. semura*. В гнездовой подстилке соотношение этих трех основных видов блох было: *N. setosa* — 90.3 %, *F. semura* составила 5.4 и 4.3 % — *C. tesquorum*. В ходах постоянных нор соответствующее соотношение состави-

ло 72,6, 19,6 и 7,8 %. Блоха домовая мыши *C. mokrzeckyi* — случайный в норе суслика вид, встреченный только в наклонном ходе норы.

Во временных норах и на поверхности курганчиков численность блох резко снижена. Так, во временных норах ИО блох составил 0,14 на 1 нору; найдены блохи 4 видов: *Ct. breviatus* — 15 экз., *Ophthalmopsylla volgensis* — 3, *C. tesquorum* — 2 и *N. setosa* — 4 экз. Здесь наиболее многочислен второстепенный в постоянных норах вид (*Ct. breviatus*), а фоновые виды блох постоянных нор и блоха тушканчика (*Oph. volgensis*) встречаются реже.

Таким образом, в норах в наших условиях встречаются блохи двух экологических типов: 1) пассивно ожидающие, приуроченные в основном к обитаемым гнездам, питающиеся на зверьке в период его пребывания в гнезде, менее подвижные стенобионтные представители сем. Ctenophthalmidae — *N. setosa*, *Ct. breviatus* и 2) активно нападающие, питающиеся на хозяине и вне, и в пределах гнезда, более экологически пластичные, а потому чаще встречающиеся и на поверхности курганчика и в ходах нор, в покинутых гнездах, более подвижные представители сем. Ceratophyllidae (*C. tesquorum*, *F. semura*).

Наиболее тесно связанная с гнездом *N. setosa* составляет 1-й концентр, более малочисленные норовые *Ct. breviatus* и «блохи шерсти» *C. tesquorum* и *F. semura* образуют 2-й концентр. Виды, нередко попадающие на курганчик и в нору суслика с обитающих рядом грызунов (*O. ilovaiskii*, *C. mokrzeckyi*, *O. volgensis*), составляют 3-й концентр, а виды, которые можно обнаружить лишь случайно, например блоху человека *Pullex irritans* — 4-й концентр.

При этом в ронде блох закономерным оказывается то, что в 1-й концентр входит, как указывал и В. В. Мазинг, массовый вид, достигающий максимальной численности на большей части ареала (*N. setosa*); 2-й концентр объединяет виды-субдоминанты, постоянно присутствующие в заметном количестве, но обычно недоминирующие; 3-й концентр — редкие для данной консорции, свойственные живущим по соседству грызунам виды, и 4-й — случайные или единично встречающиеся.

Надежность структуры сообщества укрепляется наличием «дублеров» — видов сходного экологического облика. Так, у пассивно ожидающих *N. setosa* дублером оказываются виды рода *Ctenophthalmus*, более устойчивые к условиям повышенного увлажнения, а потому сменяющие *N. setosa* во влажные годы и в песчаных ландшафтах (Кузенков, 1941; Гершкович, 1955). Среди активно нападающих более многочисленная *C. tesquorum* имеет «дублера» *F. semura*, по-видимому, более холодостойкий вид. Соответственно *N. setosa* и *C. tesquorum* более многочисленны в жилых гнездах, а их дублеры — *Ct. breviatus* и *F. semura* — в покинутых гнездах, ходах и временных норах (табл. 4). В течение сезонов года происходит смена пиков численности видов. Сходные по срокам сезонные пики характерны для пар видов разных экологических типов: ранней весной отмечаются пики у «пассивной» *N. setosa* и «активной» *F. semura*, летом — у «пассивных» *Ctenophthalmus* и «активных» *C. tesquorum*. По-видимому, многолетние колебания численности также опираются на эти особенности представителей разных экологических типов и вариантов внутри них. В год депрессии численности может смениться доминант. Так, Кузенков (1941) наблюдал в Ростовской обл. депрессию численности блох (главным образом *N. setosa*) в исключительно влажные годы.

Видимо, структура 1-го и 2-го концентров в ронде блох отражает адаптацию паразитов (что характерно для любых массовых видов) к наиболее часто встречающимся вариантам условий. Для аридных районов, где обитает малый суслик, это прежде всего смена засушливых и влажных лет. Массовый вид (*N. setosa*) лучше всего адаптирован к засушливым наиболее часто встречаю-

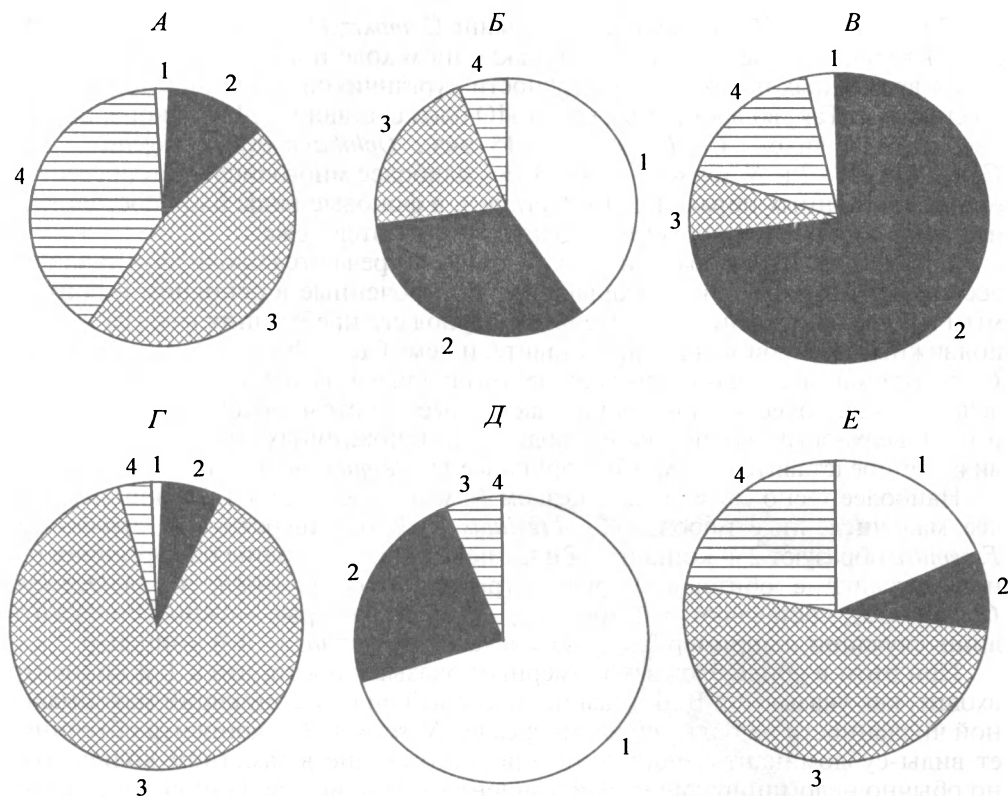


Рис. 2. Соотношение видов в гнездах разного типа (концентр I ранга; ронда гамазовых клещей).
1 — *Hi. criceti*; 2 — *Hl. semidesertus*; 3 — *Hg. citelli*; 4 — *Eu. kolpakovae*. А — зимовочные норы; Б — выводковые в мае; В — выводковые в июне; Г — гнезда одиночных сусликов в мае; Д — гнезда одиночных зверьков в июне; Е — старые гнезда.

Fig. 2. Ratio of species in nests of different types. (Concentration of the I rank; rondo of gamasid mites).

щимся условиям, в годы высокого увлажнения его численность падает и на первый план выступает *C. tesquorum* в глинистых и виды рода *Ctenophthalmus* — в песчаных ландшафтах (*Ct. pollex* — в более западных, а *Ct. breviatus* — в более восточных частях ареала).

В ронде клещей к 1-му концентру I ранга можно отнести облигатного гематофага *Hi. criceti*, ко 2-му — гематофага с факультативной сапрофагией *Hl. semidesertus*, к 3-му — факультативного гематофага *Hg. citelli*. В отличие от двух первых видов последний может долго обходиться без хозяина; 4-й концентр — это *Eu. kolpakovae*, у которого факультативное кровососание играет меньшую роль, чем у предыдущего вида. Он обитает и в жилых, и в покинутых гнездах, встречается на поверхности курганчика. Среди гамазовых клещей, обнаруженных на сусятах, соотношение видов было таково: *Hi. criceti* — 41.7, *Hl. semidesertus* — 46.7, *Hg. citelli* — 12.7 %. В материале выводковых гнезд это соотношение было соответственно 40.4, 32.7, 20.4 и 6 % составил *Eu. kolpakovae*. Таким образом, на сусятах отмечено повышенное количество гамазовых клещей, видовой состав которых, как и блох, близок к таковому, обнаруженному в подстилке выводкового гнезда.

По-видимому, ко 2—3-му концентрам относится и иксодовый клещ *Rh. schulzei*, облигатный гематофаг с более широким, чем у *Hi. criceti*, спектром питания, с большей подвижностью и выносливостью к колебаниям внешних

условий. Как правило, к первым двум концентрам относятся более узкоспециализированные виды, тонко приспособленные к конкретному хозяину; чем слабее связь вида с центром (ядром) консорции, тем более он экологически пластичен, более вынослив к колебаниям физико-химических условий, спектра хозяев, биологического окружения. Поэтому клещи-паразиты — виды концентра I ранга — заметно многочисленнее в постоянных норах (97.03 % от всех гамазовых клещей), чем во временных (33 %), а среди гнезд постоянных нор — в выводковых и бывших выводковых, но обитаемых, где наличествует (или была) максимальная биомасса хозяев-прокормителей (98.3 %). Чуть меньшую долю составляют паразиты в зимовочных (91.55 %) и гнездах одиночных сусликов (90.1 %). В биоценозах покинутых, старых гнезд роль паразитов снижается (среди клещей до 57.7 %), как отмечалось выше.

Среди гамазовых клещей представитель 1-го концентра *Hi. criceti* наибольшую долю составляет в свежих гнездах одиночных сусликов в июне (76.9 %) и в выводковых гнездах (49.1 %), в прошлогодних, длительно необитаемых (чаще всего зимовочных) гнездах его доля снижается (19 %) и особенно низкой оказывается в зимовочных гнездах (рис. 2). *Hi. semidesertus*, образующий 2-й концентр, занимает максимальную долю в населении клещей — обитателей свежих выводковых гнезд (около 1/3), но в июне тут его доля резко падает, так как возрастает численность *Hi. criceti*, но возрастает в гнездах одиночных сусликов (от 5.8 в мае до 23 % — в июне), опять-таки из-за более резкого возрастания численности клеща-доминанта, и снижается в покинутых гнездах. В зимовочных гнездах его доля довольно велика (15.4 %). *Hg. citelli* составляет 3-й концентр в ронде клещей, этот вид преобладает среди клещей — паразитов гнезд одиночных зверьков в мае, а также в зимовочных и покинутых гнездах. Представитель 4-го концентра *Eu. kolpakovae* не преобладал ни в одном из типов гнезд, но наибольший удельный вес составил среди клещей — паразитов в старых покинутых и зимовочных гнездах, а наименьший — в гнездах одиночных сусликов и в выводковых гнездах в июне.

Из представленного материала можно видеть, что в зимовочных и старых гнездах преобладают виды 3—4-го концентров, в выводковых — сначала 1-го и 2-го, а потом — только 1-го концентров, в гнездах одиночных зверьков — сначала 3-го, а потом — 1-го концентров. Эти особенности отражают экологические условия гнезд разного типа — сходство зимовочных, где мало благоприятны физические и кормовые условия для кровососов, со старыми покинутыми гнездами, где физические условия средние, но корма нет. В обоих случаях сохраняются более экологически пластичные виды 3-го и 4-го концентров. Если идти далее и обратиться к временным норам, то там обнаружены виды 1, 3 и 4-го концентров, из них преобладает *Eu. kolpakovae* (4-й концентр), составивший 50 %, а остальные — по 25 %. Численность их здесь крайне низка (0.01—0.02 на 1 нору). На площадках по 0.25 км. м с курганчиков суслика отловлено 35 экз. паразитических клещей, из них преобладали представители 4-го концентра *Eu. kolpakovae* (48.6 %) и 3-го концентра — *Hg. citelli* (45.7 %), а *Hi. semidesertus* составил 5.7 %, т. е. тут еще больше роль видов, менее связанных с хозяином и его жилищем.

Концентр II ранга

К концентру II ранга относятся животные, связанные с продуктами жизнедеятельности и трупами хозяев — сапрофаги, фитофаги, копрофаги, некрофаги. В жилище суслика это — многочисленные тироглифоидные клещи, мокрицы, чернотелки и их личинки, долгоносики, усачи, личинки шелкоунов и других жуков, единичные сверчки, гусеницы совок, личинки мух сем.

Calliphoridae, блох. Частично сапро- и некрофагами являются муравьи. Сюда относятся немногочисленные панцирные клещи Oribatea, а также гамазовые — *Poecilochirus necrophori*, факультативные гематофаги сем. Laelaptidae и Haemogamasidae (сапро- и некрофаги). Известно, что в годы чумных эпизоотий около 20 % сусликов гибнет в норах (Никаноров, Гайский, 1928). Мухи сем. Calliphoridae залетают в норы сусликов на глубину до 1.25 м, чтобы отложить яйца на трупы. Массу муравьев и личинок мясных мух находили в норах сусликов в районе наших работ в период чумных эпизоотий Голов и Князевский (1930). К копрофагам относятся найденные нами в норах сусликов жуки-скарабеи рода *Scarabaeus*, калоеды рода *Onthophagus*, навозничек рода *Aphodius*, личинки мух сем. Muscidae. Среди них четко различаются ронды клещей, жуков и экологически своеобразные группы личинок жуков, мух и блох. Распределение основных групп сапрофагов и некрофагов в норах показано в табл. 5.

К 1-му концентру II ранга относятся, безусловно, личинки блох, которые встречаются исключительно в норах. Личинок мало в апреле, остается мало и в мае в норах одиночных сусликов; наиболее резко возрастает численность личинок блох в выводковых гнездах, где питание, а отсюда и размножение блох-имаго проходит наиболее успешно. В трухе и почве под крупным гнездом создаются благоприятные условия для развития личинок блох. Такое положение сохраняется в мае, июне и позже (после расселения молодых), если старое выводковое гнездо продолжает использоваться хотя бы одним зверьком. В покинутых гнездах численность личинок блох (так же, как и имаго) быстро сокращается. В покинутых норах довольно много блох-имаго оказывается во входах нор: блохи активно мигрируют, выходя из нор в поисках хозяина, тогда как личинки остаются до конца развития в гнезде.

Медведев (1947) обнаружил стенобионтного сверчка *Grillomorpha miramae*, живущего только в норах суслика, а также венгерскую бронзовку *Potosia hungarica*, тесно связанную с малым сусликом через личинок, которые питаются гнездовой подстилкой. Чаше для сапро-, копро- и некрофагов оказывается характерна эврибионтность. Этот вопрос еще требует разработки.

Довольно тесно связаны с жилищем суслика чернотелки, выкапывающие специальные отнорки, однако в выводковых норах их меньше, чем в обитаемых бывших выводковых. Мокрицы предпочитают временные норы и также выкапывают себе специальные сходящие на конус отнорки. И чернотелки, и мокрицы, по-видимому, зимуют во временных норах суслика, так как мы находили их там в неактивном состоянии во 2-й половине октября, а весной, расчищая старые норы, суслики часто выгребают из них трупы погибших зимой чернотелок. Чернотелки встречаются и в жилых гнездах особенно в свежих с зеленой травой. Личинки жуков, как блох и двукрылых, четко приурочены к выводковым и прежним выводковым гнездам. Реже они встречаются в гнездах одиночных сусликов и еще реже в зимовочных. Калоед, по-видимому, достаточно привязан к норам суслика, обитает в ходах, камерах-уборных и в гнездовых камерах. Видимо, в норах суслика он достигает максимальной численности. Скарабея мы не находили в норах с вертикальным ходом. Обычно он выбирает мало посещаемые временные норы с наклонным ходом, где роет широкую камеру и закатывает туда шар, в котором развиваются личинки.

Калоеда можно отнести ко 2-му концентру, а чернотелок — к 3-му, также как мокриц и сверчков; последние встречаются во всех типах нор, но нечасто. Скарабея логичнее всего отнести к 4-му концентру. Тироглифоидные клещи встречены только в слежавшихся, затхлых, давно используемых, чаще зимовочных гнездах.

Из табл. 2 и 5 видно, что наивысшая численность представителей концентра II ранга наблюдается в выводковых гнездах, особенно много там личинок блох, жуков, мух. Структура консорции осложняется множеством переходных форм в типах питания, когда виды переходят из концентров одного ранга в другой при изменении условий.

Концентр III ранга

Концентр III ранга объединяет хищников и паразитов беспозвоночных, питающихся представителями концентров I и II рангов. Сюда входят многочисленные пауки, жуки-плоскотелки, жужжелицы, стафилины, муравьи, более редкие скорпионы, сенокосцы, клопы, сетчатокрылые, а также хищные клещи сем. Parasitidae, *Macrocheres matrius*, *Hypoaspis murinus*, *Cosmolaelaps gurabensis*. Распределение хищников по разным типам и участкам нор см. в табл. 5. Из табл. 5 видно, что во временных норах соответственно общей численности беспозвоночных численность хищников заметно ниже, чем в постоянных норах. Во временных норах 83.5 % хищников составляют стафилины и муравьи: в постоянных норах среди хищников преобладают плоскотелки (46.1 %), далее по обилию идут пауки (25.9 %) и стафилины (21.6 %). При этом в гнездах зимовочных нор численность хищников низка, обнаружены только зимовочные скопления жуков-плоскотелок (до 256 экз. в одной норе). В гнездах одиночных сусликов преобладают стафилины и муравьи, как и во временных норах; численность этих насекомых резко возрастает от мая к июню, как и в других типах нор. В выводковых и особенно в бывших выводковых гнездах больше всего хищников, из них примерно в равных количествах встречаются жуки-плоскотелки и пауки, реже стафилины и еще реже муравьи. В старых гнездах численность хищников крайне низка; немного чаще других встречаются жуки стафилины, так же как в ходах постоянных нор.

Свободноживущих хищных клещей сем. Parasitidae было обнаружено 24 экз. Чаще всего они встречались в апреле в старых сильно истертых больших зимовочных гнездах (3.4 на 1 гнездо). Встречались они и в старых гнездах других типов (0.45) и в выводковых (0.22). Клещей-хищников *M. matrius*, *Hy. murinus*, *C. gurabensis* обнаружен 51 экз. Они также предпочитают длительно обитаемые норы. Преобладает среди них *M. matrius* (25 экз.). Этот вид и *Hy. murinus* отмечены также в свежих и заброшенных, не обитаемых хозяином постоянных и во временных норах, *C. gurabensis* — только в обитаемых гнездах. Установлено, что гамазовые клещи — факультативные кровососы *Hg. citelli*, *Eu. kolpakovae*, а также хищники *M. matrius*, *Hy. murinus* способны поедать яйца и личинок блох (Рейтблат и др., 1974). Наездники сем. Bethilidae откладывают яйца в личинок чернотелок, представители других семейств наездников — в личинок и куколок других групп беспозвоночных в норах. Связи хищников в консорции норы малого суслика изучены пока недостаточно.

Пространственно-временные и пищевые связи беспозвоночных животных в норе суслика осложняются форезией клещей. К сожалению, на жуках и других членистоногих явление форезии нами рассматривалось очень неполно. Гамазовые клещи пользуются форезией на обитающих в норе членистоногих. Так, с чернотелок из нор суслика снято 10 клещей, из них 3 оказались *Hi. semidesertus*, а 7 — непаразитические *M. matrius*. На беспозвоночных нор также обнаружены 42 экз. гипопусов тироглифоидных клещей. Среди их хозяев отмечены блохи *N. setosa* (8 экз.) *F. semura* (1 экз.), из смешанной партии блох — 9 гипопусов. С блох снято 45 % от всех собранных гипопусов. Остальные сняты с клещей. Один гипопус был снят с личинки иксодового клеща *Rh. schulzei*, 11 — с *Hi. criceti*, 5 — с *Hi. semidesertus*, 4 — с *Eu. kolpakovae* и 1 — с

Hg. citelli. Чаще всего гипопусы обнаруживаются в старых, бывших зимовочных и выводковых норах, где гнездо, слежавшееся и сырое, с запахом плесени, что предпочитают и тироглифоидные клещи остальных фаз развития. ИО гипопусов на блохах составил 0.009, а на гамазовых клещах — 0.007. В литературе отмечено неоднократное использование блох для форезии. Так, в лесной зоне они обнаружены на блохах *Ceratophyllus penicilliger*, *C. turbidus*, *C. walkeri*, *Leptopsylla segnis*, *Ctenophthalmus agyrtes*, *Ct. uncinatus* и др. (Гринбергс, 1962; Назарова, 1969).

Концентр IV ранга

Концентр IV ранга объединяет животных, использующих нору только как убежище, но не питающихся в ней. Сюда можно отнести позвоночных — зеленую жабу *Bufo viridis*, ящерицу прыткую *Lacerta agilis*, ящурку разноцветную *Eremias arguta*, степную гадюку *Vipera ursini*. Позвоночные заходят в норы для переживания неблагоприятных условий (например, пресмыкающиеся, спасаясь от перегрева, или при внезапном похолодании) или спасаясь от врагов. Известно, что норы сусликов могут с теми же целями, а также для устройства гнезд использовать живущие поблизости грызуны. Мы находили в 2 случаях старые гнезда полевок во временных норах суслика. Наиболее тесно связана с консорцией норы (1-й концентр IV ранга) разноцветная ящурка, которая в глинистой пустыне Западного Казахстана приурочена к поселениям суслика, часто охотится на курганчиках, предпочитает откладывать яйца в рыхлую землю курганчиков. Наименее связана с норой суслика, по-видимому, зеленая жаба, которая все-таки тяготеет к более влажным биотопам (4-й концентр IV ранга).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможно также выделение концентра V ранга — совокупности животных из числа живущих или посещающих курганчик суслика, не посещающих нору, но связанных с ней через общих паразитов или других животных.

Особую задачу составляет исследование состава населения жилищ суслика в зависимости от строения норы и экологических условий в ней.

Сообщество животных норы малого суслика — сложная организованная система, где экологически и статистически закономерно обусловлены количество, экологический облик видов, определенное их соотношение. Размещение каждой особи и численности групп не случайны, но определяются экологическими требованиями, с одной стороны, и взаимоотношениями с другими членами ценоза, ролью особи или группы в сообществе — с другой. Представленная схема нуждается в дальнейшем совершенствовании и дополнении, в частности в разработке схемы связей беспозвоночных с хозяином на самом суслике, а также схемы связей на курганчике, вне нор.

Список литературы

- Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 286 с.
Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1972. 499 с.
Беляев А. М. Суслики Казахстана // Тр. Республ. станции защиты раст. (Каз. фил. ВАСХНИЛ). Алма-Ата, 1955. Вып. 2. С. 3—102.
Бируля Н. Б., Литвинов И. Б. Устройство нор малого суслика и эффективность цианплава и хлорпикрина // Грызуны и борьба с ними. Алма-Ата, 1941. Вып. 1. С. 69—94.

- Гершкович Н. Л. Материалы по изучению блох грызунов Северного Приаралья // Бюл. МОИП. М., 1955. Т. 60, вып. 5. С. 85—104.
- Голов Д., Князевский А. К вопросу о роли эктопаразитов пустого гнезда *Citellus pygmaeus* в эпидемиологии чумы // Вест. эпидем., микробиол., паразитол. Саратов, 1930. Т. 9, вып. 1. С. 62—67.
- Гринбергс А. Р. Дейтонимфы клещей семейства Tyroglyphidae на блохах // Latvijas entomologs. Рига, 1962. Вып. 6. С. 52—53.
- Дубинин В. Б. Об обитателях нор животных глинистых пустынь Узбекистана // Тр. ЗИН СССР. Л. 1954. Т. 15. С. 283—303.
- Кузенков В. И. Наблюдения за сезонным колебанием количества и видового состава блох на сусликах в активный период их жизни // Тр. Ростов.-на-Дону противочумного ин-та. 1941. Т. 2. С. 0—00.
- Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Естеств. кормовые угодья СССР (Тр. МОИП. Серия ботан. Т. 27). М., 1966. С. 117—127.
- Медведев С. И. Энтомологическая фауна нор суслика (*C. pygmaeus braueri* Mart.) в степях Южной Украины // Энтомол. обзор. 1947. № 1—2. С. 49—61.
- Назарова И. В. О значении блох как переносчиков гетероморфных дейтонимф клещей // Проблемы почвенной зоологии (Матер. 3-го Всесоз. совещ.). М.: Наука, 1969. С. 119—120.
- Нельзина Е. Н. Принципы организации норových микробиоценозов на примере малого суслика и некоторых видов песчанок — основных носителей чумы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов, 1971. С. 1—37.
- Нельзина Е. Н., Данилова Г. М. *Rhipicephalus schulzei* Ol. — норовой паразит малого суслика // Мед. паразитол. М., 1960. Вып. 3. С. 291—295.
- Нельзина Е. Н., Данилова Г. М., Чернова Н. И. Численность и пространственное распространение микропопуляций кровососущих членистоногих в микробиотопах малого суслика // Мед. паразитол. 1963. Вып. 1. С. 45—54.
- Нельзина Е. Н., Медведев С. И. Энтомоценоз гнезда малого суслика на территории Западного Казахстана // Зоол. журн. М., 1962. Т. 41, вып. 2. С. 217—220.
- Нельзина Е. Н., Медведев С. И., Данилова Г. М. и др. Географическая устойчивость биоценотического комплекса сусличьих нор // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1967. Т. 72, вып. 1. С. 35—42.
- Нестеренко В. А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 1—171.
- Никаноров С. М., Гайский Н. А. К вопросу о роли блох как хранителей чумной инфекции // Тр. 1-го Всесоз. противочум. совещ. 1928. С. 145—149.
- Новокрещенова Н. С. Материалы по экологии блох малого суслика в связи с их эпизоотологическим значением // Тр. Ин-та «Микроб». 1960. Вып. 4. С. 444—456.
- Номаканов Л. И. Общая биогеоценология. Ростов: Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1989. С. 1—455.
- Окулова Н. М. Об особенностях паразитофауны гнезд малого суслика в зависимости от их назначения и времени обитания хозяином // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 5. С. 747—753.
- Окулова Н. М. Узорчатый полоз и песчаный удавчик в Западном Казахстане // Вопр. герпетологии (Матер. 6-й Всесоз. герпетол. конф.). Л., 1985. С. 153.
- Работнов Т. А. Фитоценология. Изд. 2. М., 1983. С. 1—292.
- Ралль Ю. М., Демяшев М. П. Зимовочные норы *Citellus pygmaeus* и их использование для вторичной спячки // Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов, 1934. Т. 13, вып. 2. С. 119—128.
- Рейтблат А. Г., Калмыкова Н. П., Емельянов П. Ф. О поедании гамазовыми клещами личинок и яиц блох // Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 1974. Вып. 1. С. 174—178.
- Шевченко В. Л., Лисицын А. А., Медведев С. И., Морозова И. В. Биоценоз норы малого суслика в Волго-Уральских песках // Матер. юбил. конф. Урал. противочумн. станции. Уральск, 1964. С. 206—215.

Институт проблем экологии
и эволюции им. А. Н. Северцова,
Москва

Поступила 20.07.2000

A BURROW OF THE LITTLE SOUSLIK AS A CONSORTIA

N. M. Okulova

Key words: little suuslik, *Spermophilus pigmaeus*, borrow, structure of community, consortia, ticks, mites, flies, parasites, predators.

SUMMARY

Structure of consortia as an animal community inhabiting a mammalian burrow with an example of the little souslik *Spermophilus pygmaeus* Pallas from Western Kazakhstan was studied. Species composition, numbers and distribution of invertebrates in different types of burrows and nests of the little souslik were examined on the background to their food dependencies on the host. The consortia is considered as a system of concentrers around the host of burrow (center of community, CC). Recognized concentrers are given with ranks based on food relations between invertebrate inhabitants and CC: concentrer of I rank includes direct parasites and predators of CC, II rank is represented by consumers of dead bodies of the souslik and its life activity products; III rank includes predators and parasites of souslik's cohabitants, and concentrer of IV rank encompasses animals, which use the burrow as a refuge only. Within limits of each concentrer, a number of «rondos», groups of animals attributed to certain systematic category, for example ticks, gamasid mites, certain insect orders etc., may be recognized.
