

ПОПУЛЯЦИИ И МИКРОПОПУЛЯЦИИ ПАРАЗИТОВ
И НИДИКОЛОВ

В. Н. БЕКЛЕМИШЕВ

*Институт малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии
Министерства здравоохранения СССР (Москва)*

Паразитологи нередко склонны рассматривать свою науку как обособленную дисциплину, стоящую на грани биологии и медицины. Между тем, одной из своих сторон паразитология, несомненно, представляет отрасль биоценологии (Беклемишев, 1945). Совокупность паразитов и прочих симбионтов (мутуалистических и безразличных), населяющих тело какого-либо животного, представляет величайшую аналогию с другими такими же совокупностями организмов, населяющими другие объекты, часто весьма отличные от живого животного: норы и гнезда, трупы, кучки помета, плодовые тела грибов и многое другое. В природе разнообразие таких объектов огромно и многие из них представляют благодаря своему населению самостоятельный интерес для эпидемиолога и гигиениста. Имеется целый ряд общих популяционно-биологических закономерностей, которым подчиняется население всех подобных объектов. Выявление этих закономерностей вносит ясность в ряд недостаточно освещенных вопросов паразитологии и биоценологии, из которых некоторые безразличны и для практики здравоохранения.

В природе каждый вид организмов представлен не изолированными особями, а популяциями. Популяция есть совокупность особей одного вида, заселяющих общую территорию и находящихся во взаимодействии. Типичная популяция способна длительно поддерживать свое существование путем самовоспроизведения и подчиняется ряду довольно хорошо изученных популяционно-биологических законов.

Внутренняя пространственная и функциональная структура популяций бывает очень различна (подробнее об этом см. Беклемишев, 1959). Если популяция многочисленна и занимает достаточную площадь, она может быть неравномерно распределена по этой площади и образовывать в ее пределах несколько субпопуляций. Субпопуляции могут обладать различной численностью, занимать различные площади, обладать различной степенью обособленности и независимости. В ряде случаев существуют, вероятно, субпопуляции низшего порядка внутри субпопуляций высшего порядка. Однако всем популяционным единицам, популяциям и субпопуляциям различного порядка свойствен один общий признак: все они занимают определенные территории, определенные участки поверхности Земли, т. е. приурочены к определенным биотопам или комплексам биотопов. Наряду с этим многие мелкие организмы, животные и растительные, населяют отдельные, разобщенные предметы, разбросанные на территории того или иного биотопа и не столько представляющие собой части земной поверхности, сколько находящиеся на этой поверхности или вблизи нее. Такими объектами являются, как я уже говорил, живые животные, норы и гнезда, плодовые тела грибов, трупы и

помет животных и многое другое; в ряде случаев сюда же относятся живые растения, мертвые стволы деревьев и т. п., а также микроводоемы, например, эпифитные, и другие мелкие изолированные объекты, представляющие особые условия жизни для мелких организмов.

Все такого рода объекты, если они заселяются живыми организмами (эпи- и эндобионтами животных, нидиколами, мицетобионтами, некоро- и копробионтами и прочими), мы будем обозначать как микробиотопы, сохранив это название для таких именно объектов, в противоположность биотопам в настоящем смысле слова, которые всегда представляют собой участки земной поверхности — большие или маленькие.

В каком-либо травянистом сообществе, степном или луговом, подвижные насекомые, вроде кобылок, цикадок, мух, перепончатокрылых, хорошо летающих клопов, бегающих пауков и прочих, питающиеся за счет доминантных растений или их потребителей, распределены в пределах каждого пятна социации¹ равномерно случайно (Баскина и Фридман, 1928; Беклемишев, 1931), и каждый вид образует более или менее сплошные популяции (если свойственная некоторым видам стадность или другие факторы не нарушат своим влиянием такого рода распределение). Еще более крупные и подвижные животные, вроде птиц и многих млекопитающих, образуют популяции, обычно не связанные с отдельными пятнами социаций, и бывают приурочены к более крупным единицам покрова — к мозаичным или архитектурным комплексам социаций (Беклемишев, 1931). Но в то же время норы сусликов, разбросанные на протяжении обширного и сравнительно однообразного степного сообщества и расположенные на некотором расстоянии друг от друга, представляют микробиотопы с совершенно обособленными условиями, отличными от условий на остальном протяжении биотопа, занятого сообществом. Нора имеет иной микроклимат, иные пищевые ресурсы и, в соответствии с этим, свои характерные микробиоценозы, слагающиеся из нидиколов, группирующихся вокруг позвоночного — хозяина норы, и связанных с ним сложной системой биоценологических связей.

Норы грызунов, разбросанные по пятну более или менее однородного сообщества, представляют один из наиболее ярких примеров микробиотопов и население этих нор — один из лучших примеров микробиоценозов.

В настоящее время трудно было бы дать подробный перечень и классификацию всех тех объектов, которые могут служить микробиотопами или должны рассматриваться как таковые. Я хотел бы только подчеркнуть, что с точки зрения их использования различными мелкими организмами и адаптации организмов к использованию таких объектов, а также с точки зрения закономерностей, управляющих жизнью населяющих эти объекты совокупностей организмов, существует очень много общего между объектами, во многом другом весьма различными, такими, например, как живое млекопитающее, жилища нора и лепешка коровьего помета. Таким образом, мы рассмотрим лишь некоторые типичные случаи микробиотопов, а в дальнейшем будет видно, какие еще объекты должны быть включены в эту категорию и на какие группы она должна быть разбита.

С биоценологической точки зрения очень важной особенностью микробиотопов является их недолговечность и в связи с этим недолговечность микробиоценозов и микропопуляций, их населяющих.

По сравнению с настоящими биотопами и биоценозами микробиотопы и микробиоценозы существуют очень недолго: микробиотопы быстро изменяются или разрушаются, частично — под влиянием собственного населе-

¹ Об этом термине см. E. Du Rietz, 1930; В. В. Алехин, 1944, стр. 162; последний, как мне кажется, несколько недооценивает возможное значение понятия «социация» при анализе живого покрова.

ния, частично — под влиянием внешних условий. Степень долговечности различных типов микробиотопов весьма различна и оказывает громадное влияние на характер заселяющих их микробиоценозов, в частности — на состав этих микробиоценозов из различных типов микропопуляций.

Рассмотрим несколько типов микробиотопов, начиная с наиболее эфемерных.

Примером одного из самых эфемерных типов микробиотопов являются микроводоемы, образованные в отдельных опавших лепестках крупных цветов во влажных экваториальных лесах Южной Америки; они существуют всего несколько дней, но в них успевает возникнуть микробное население, откладываются яйца и успевают развиться личинки комаров (Bates, 1949).

Вообще, в крайне эфемерном микробиотопе, существующем всего несколько дней, размножаться успевают лишь очень мелкие и быстро размножающиеся организмы — бактерии, дрожжи, простейшие; следовательно, только такие организмы образуют здесь совокупности, способные поддерживать свое существование путем самовоспроизведения и только их мы можем рассматривать как независимые, хотя и недолговечные, микропопуляции. От временных или периодически возникающих популяций микропопуляции отличаются тем, что возникновение и исчезновение их связано с возникновением и исчезновением самих населяемых ими микробиотопов, а не с частичным изменением условий существования в биотопах, как это имеет место в случае временных популяций (Беклемишев, 1959).

В нектарниках вновь распускающихся цветов на наших лугах возникают микропопуляции дрожжей вследствие заноса их туда иногда первым же посетившим цветок насекомым. Дрожжи быстро достигают значительной численности, загрязняют хоботки всех последующих посетителей и заносятся ими в нектарники вновь распускающихся цветов. Кроме нектарников цветов, микропопуляции тех же видов дрожжей могут заселять множество других микробиотопов: скопления сока, вытекающего из поврежденных деревьев, содержимое зоба комаров (Иванова, 1946), гнезда пчелиных и др. Вся совокупность микропопуляций того или иного вида дрожжей в пределах определенного сообщества образует единую популяцию. Благодаря своим форическим связям с насекомыми (а также и другим способам разноса), эта популяция быстро дает начало новой микропопуляции в каждом вновь возникшем микробиотопе, содержащем сахаристые вещества растительного происхождения и имеющем другие необходимые условия для развития дрожжей. Каждая микропопуляция существует недолго, одни микропопуляции возникают, другие — гибнут и жизнь популяции складывается из их возникновения, развития и гибели.

Кроме микропопуляций быстро размножающихся микробов, в эфемерных микробиотопах мы находим и другие категории обитателей: 1) активно проникающие сюда особи подвижных видов, которые поселяются и остаются здесь либо а) до конца существования микробиотопа или определенной фазы его микросукцессии², образуя сравнительно стойкие скопления (агрегации) особей, либо б) каждая особь остается в пределах микробиотопа лишь краткое время, входя в состав крайне нестойких скоплений и быстро их покидая; 2) гемипопуляции гетеротопных животных, возникающие в силу заноса сюда зачатков (например, описанный выше случай, когда личинки комара развиваются в воде опавших лепестков). Фазы жизненного цикла животных, обитающих в эфемерных микробиотопах, обычно отличаются незначительной продолжительностью, как, например, личиночная фаза многих пометных мух (Дербенева-Ухова, 1942).

Чем долговечнее микробиотоп, тем больше число видов, которые могут создавать в его пределах истинные микропопуляции, так как с увеличением долговечности микробиотопа увеличивается максимально возможная в его условиях длительность жизненных циклов, а следовательно, большее число гомотопных видов может дать там ряд поколений — жить микропопуляциями.

Лепешка, куча помета, труп также не очень долговечны и сравнительно быстро изменяются и разрушаются, отчасти под влиянием абиотических факторов — высыхание, размыв и пр. и в значительной мере — под влиянием собирающегося в них населения, быстро слагающегося в микробиоценоз, проделявающий определенную микросукцессию и затем распаляющийся. Однако и лепешка помета и труп существуют как таковые дольше, чем нектарник цветка, и за время их существования в них могут развиваться независимые микропопуляции не только микробов, но и мелких членистоногих, например, некоторых видов клещей. Наряду с этим, основную массу животного населения подобных микробиотопов образуют гемипопуляции гетеротопных насекомых (например, личинки пометных и падальных мух и др.) и скопления (агрегации) копрофагов, некрофагов и хищников. Микропопуляции или агрегации какого-либо одного вида, населяющие все подобные микробиотопы, разбросанные на территории, занятой тем или иным биоценозом, образуют единую популяцию. Так, совокупность микропопуляций и агрегаций какого-либо вида гамазовых клещей (например, *Roeselochirus pectoratoris*, см. Белозеров, 1957), населяющих трупы позвоночных, разбросанные на такой территории, образует единую популяцию этого вида. На каждый новый труп клещи попадают путем форезии, занесенные какими-либо хорошо летающими насекомыми (жуками и мухами); здесь они размножаются, могут дать целую генерацию, иногда, может быть, несколько генераций. Их мигрирующие стадии в значительном числе уносятся летающими насекомыми и попадают на новые трупы, а с переходом трупа в негодное для жизни данного вида состояние вся оставшаяся там часть его микропопуляции, не могущая переселиться, погибает.

Гнезда и норы млекопитающих и птиц представляют биотопы еще более долговечные, чем помет и трупы. Они бывают заселены своими позвоночными хозяевами по меньшей мере значительную часть сезона, а иногда гораздо дольше; некоторые виды нор и гнезд могут существовать многие годы, то заселяясь позвоночными, то пустуя. Поэтому прочее население норы или гнезда (совокупность нидиколов) нередко состоит из большого числа видов животных, способных давать там ряд поколений и образовывать микропопуляции. Некоторые из животных, встречающихся в норах и гнездах, благодаря значительной подвижности мало связаны с каждой норой в отдельности, легко меняя их одну за другой, по крайней мере на определенных стадиях жизненного цикла. Так, самки норовых москитов меняют убежище на каждом гонотрофическом цикле (Долматова, 1946). Скорпионы, тараканы, крупные чернотелки тоже имеют возможность легко менять убежища. Поэтому их популяции почти не расчленены на микропопуляции, приуроченные к норам; популяция скорпионов населяет совокупность нор, не образуя отдельных микропопуляций в каждой из них. У москитов такая приуроченность к отдельным норам и расчленение на мелкие гемипопуляции свойственны только предимагинальной части популяции, тогда как взрослые насекомые своими ночными перелетами энергично осуществляют единство популяции в пределах обширного биотопа. В каждой отдельной норе они образуют лишь кратковременные скопления. То же в принципе относится и к другим крылатым насекомым, живущим в норах.

Из мелких, бескрылых нидиколов (клещи, блохи и др.) некоторые также способны при известных условиях активно покидать гнездо или нору и добираться до другой (например, некоторые птичьи блохи, по Н. Ф. Дар-

² О микросукцессиях см. В. Н. Беклемишев (1951, стр. 155, 156).

ской, 1959). Однако для многих из таких мелких нидиколов подобные переселения недоступны, и обмен особями между заселенными норами или заселение новых нор всецело зависит от форезии, т. е. от переноса их либо хозяином гнезда, либо посетителями из числа позвоночных, либо более подвижными нидиколами. Сумма наблюдений говорит о том, что обмен между норами идет в этом случае с весьма различной интенсивностью. В то же время, если в новую нору, еще не заселенную данным видом нидиколов попадает несколько особей³ какого-либо вида клещей или блох, там возникает новая микропопуляция, пространственно столь же резко изолированная от других микропопуляций того же вида, как и последние между собой. Движение численности и другие популяционно-биологические процессы происходят в микропопуляциях нидиколов по тем же законам, что и в настоящих популяциях. Но микропопуляции нидиколов существуют ограниченное время, во всяком случае не дольше, чем существуют нора или гнездо, а в ряде случаев они исчезают вскоре после того, как гнездо или нора бывают покинуты хозяином (Nordberg, 1936; Тагильцев, 1957; Нельзина, Корчевская и др., 1958). Поэтому существование вида требует, чтобы микропопуляции нидиколов возникали в новых норах подходящего типа по мере появления последних и достаточно регулярно.

Форезия и другие способы расселения каждого вида нидиколов обеспечивают определенную вероятность заноса⁴ его из совокупности заселенных им нор или гнезд в каждую вновь возникшую нору или гнездо того или иного типа. Чем больше число уже заселенных данным нидиколом убежищ, чем больше размеры имеющихся там микропопуляций, чем совершенней приспособления к переносу, чем больше численность и активность переносителей, тем больше шансы попадания особей данного вида в каждое еще не заселенное им гнездо или нору.

Однако процент гнезд или нор каждого типа, содержащих микропопуляции данного нидикола, кроме шансов попадания зависит также от шансов приживания и размножения — от шансов эцезиса, по выражению Клементса (F. Clements, 1916). А эти шансы определяются степенью благоприятности условий для данного нидикола как биотических, так и абиотических в гнездах и норах разного типа (видовая принадлежность хозяина, микроклимат, субстрат, пища, враги и пр.).

Таким образом, не удивительно, что встречаемость микропопуляций каждого вида нидиколов в разных типах нор или гнезд и в разных биотических условиях весьма различна. Мы видим также, что шансы на возникновение микропопуляции в первую очередь зависят от шансов заноса данного вида в еще не заселенное новое гнездо или нору, а шансы заноса, при прочих равных условиях, прямо пропорциональны численности всей популяции (суммы всех микропопуляций) данного вида в данном биоценозе. Отсюда вытекает очень высокая степень зависимости микропопуляций данного вида от популяции в целом, а следовательно, эта последняя является не абстракцией, а вполне реальным коллектив-

³ У многих нидиколов существуют приспособления, в силу которых для возникновения новой микропопуляции часто бывает достаточно заноса одной единственной особи; так, многие гаммазиды обладают факультативным партеногенезом (Нельзина, 1952; Козлова, 1957), и в этом случае занос хотя бы одной женской особи, будь то личинка, нимфа или взрослая самка, может дать начало новой микропопуляции. Блохи партеногенезом не обладают, но самки обычно копулируют вскоре после выхода из коконов и в дальнейшем способны класть оплодотворенные яйца в отсутствие самцов. Таким образом, и здесь занос в подходящее гнездо или нору одной самки может оказаться достаточным для создания там новой микропопуляции. Естественно, что шансы на возникновение новых микропопуляций, благодаря таким приспособлениям, значительно увеличиваются. Аналогия этих приспособлений с соответствующими приспособлениями некоторых паразитов напрашивается сама собой.

⁴ Эта вероятность вполне аналогична вероятности эффективного заноса в смысле, вкладываемом в этот термин Ш. Д. Мошковским (1950).

ным образованием. В то же время мы отмечаем и большую сложность пространственного и функционального расчленения такого рода популяций, привязанных к совокупности небольших дискретных объектов внутри сообщества и слагающихся из населяющих отдельные объекты микропопуляций.

Итак, все микропопуляции нидиколов, заселяющие совокупность гнезд или нор того или иного вида или группы видов животных на территории какого-либо биоценоза или комплекса биоценозов и находящиеся в популяционно-биологическом взаимодействии, являются не самостоятельными популяциями или субпопуляциями, а входят в состав единой популяции данного вида внутри данной единицы покрова. Однако если рассматриваемый вид нидикола очень подвижен и обмен особями между заселенными им микробиотопами (гнездами и норами) интенсивен, рассматривать совокупность особей вида в каждом убежище как микропопуляцию нет основания, как нет основания рассматривать в качестве какой-либо популяционно-биологической единицы совокупность комаров, сидящих в каком-либо обособленном дневном убежище, вроде хлева: в обоих случаях мы имеем перед собой временные скопления, или агрегации (см. выше о взрослых москитах). Если же обмен особями между заселенными данным видом микробиотопами незначителен, то поселения этого вида в пределах отдельных микробиотопов можно рассматривать как популяционные единицы низшего порядка — как микропопуляции. В этом отношении микропопуляции не отличаются от других популяционных единиц — популяций или субпопуляций; специфичными для микропопуляций являются их резкая пространственная обособленность и крайняя ограниченность в пространстве и времени — относительно малые размеры и недолговечность как их самих, так и заселяемых ими микробиотопов, в силу чего они менее самостоятельны, более зависимы от той популяции, в состав которой входят.

Организмы животных, в особенности высших, резко обособлены от внешней среды. Их симбионты (будь то паразиты, безразличные симбионты или мутуалисты) находят на поверхности и тем более — внутри их тела условия существования, резко отличные от условий окружающей внешней среды. С этой точки зрения тела живых животных представляют полную аналогию с другими рассмотренными нами микробиотопами и также обладают всегда ограниченной, а иногда и очень малой долговечностью. В силу этого и население тела животного (совокупность всех его симбионтов) представляет много общего с населением других микробиотопов. Отдельные виды симбионтов (в том числе паразитов) могут образовывать в теле животного независимые микропопуляции или гемипопуляции или другие типы поселений. Способы заселения (т. е. заражения) новых хозяев часто напоминают способы заселения новых микробиотопов; так, в обоих случаях большую роль может играть перенос менее подвижных форм более подвижными животными. Наконец, часто представляет большие аналогии жизнь популяции в целом, например, популяции членистоногих — эктопаразитов позвоночного и популяции нидиколов. В обоих случаях баланс и ход численности популяции зависят от того, в какой мере число вновь заражаемых микробиотопов (тел хозяев, гнезда) покрывает собою убыль зараженных микробиотопов, обусловленную, соответственно, гибелью или выздоровлением хозяев, разрушением гнезд или исчезновением из них популяции нидикола.

Все кругложизненные безотрывные паразиты позвоночных (Беклемішев, 1954), из числа членистоногих: вши, пухоеды, чесоточные и некоторые гаммазовые клещи, рунцы и некоторые другие образуют типичные микропопуляции. Действительно, попав на хозяина, они размножаются на поверхности, в полостях или тканях его тела, заканчивая там полностью свои жизненные циклы, и нередко оставляют там длинные ряды поколений, не имея надобности для этого покидать тело хозяина. Однако неко-

торое количество постоянно или периодически удаляется с тела хозяина и частью гибнет, частью попадает на уже зараженных хозяев и частью, наконец, заражает новых особей хозяев; часто переход совершается непосредственно с одной особи хозяина на другую. В силу этого поддержание популяции паразита осуществляется несмотря на отмирание особей хозяина, часто ведущее к гибели микропопуляции паразита. Таким образом, с популяционно-биологической точки зрения такие паразиты действительно образуют на теле или в теле хозяина микропопуляции, принципиально не отличные от микропопуляций нидиколов в норе или дрожжей в пектарнике цветка. Все микропопуляции одного какого-либо вида паразита, например, той или иной вши, принадлежат к единой популяции, населяющей целую популяцию хозяев этих вшей, между членами которой идет обмен вшами. Биотопом популяции вшей является биотоп их хозяев, тогда как микробиотопами отдельных микропопуляций данного вида вшей является шерстный покров отдельных особей вида хозяина. Настоящие микропопуляции образуют также паразиты позвоночных из числа бактерий, грибов, кишечные простейшие и пр. Механический перенос некоторых бактерий насекомыми от одного позвоночного хозяина к другому совершенно аналогичен переносу нелетающих нидиколов из одного гнезда в другое путем форезии.

Наоборот, все фазовые паразиты позвоночных (Беклемишев, 1949, стр. 141) образуют в их теле только гемипопуляции. Это относится и к паразитическим личинкам двукрылых (из семейства Sarcophagidae, Calliphoridae и из оводов) и к краснотелкам (Trombiculinae) среди клещей, паразитирующим только в фазе личинки. Кругложизненные, но не безотрывные, паразиты (Беклемишев, 1954, стр. 9 и след.), вроде иксодовых клещей, также проходят на теле хозяина по целой фазе своего жизненного цикла (в случае двух- или однохозяинных видов — две или три фазы), но остальные фазы цикла проводят обычно на других видах хозяев и во внешней среде. Таким образом, и они образуют на хозяевах гемипопуляции. То же справедливо и для большинства гельминтов позвоночных, не размножающихся в теле хозяина; совокупность аскарид в кишечнике человека образует не независимую микропопуляцию, а гемипопуляцию, такую же, как совокупность личинок комаров в луже. И та и другая популяционные единицы обладают некоторыми признаками популяции, в частности, каждая из них занимает обособленный биотоп (или микробиотоп), и особи каждой из них находятся в известном взаимодействии. Однако ни совокупность аскарид в кишечнике, ни совокупность личинок комаров в луже не обладают способностью самовоспроизведения, обе «работают только на экспорт», и их собственная численность поддерживается лишь за счет поступления яиц извне. Популяция комаров состоит из личиночных гемипопуляций и имагинальной гемипопуляции, популяция аскарид — из гемипопуляций эмбрионов, развивающихся во внешней среде, и из гемипопуляций активных фаз, заселяющих тела хозяев.

Плазмодиды длительно размножаются в теле человека, проходя там ряд поколений, и в этом отношении их совокупности сходны с самостоятельными микропопуляциями. Однако и плазмодиды — животные гетеротрофы. Популяция птичьих плазмодид, входящая в состав какого-либо биоценоза, не сводится к сумме плазмодидных поселений всех имеющих зараженных птиц, а включает также плазмодидные населения всех имеющих зараженных комаров. Таким образом, популяция плазмодид состоит из двух родов микрогемипопуляций, образованных различными сериями поколений, представляющими два различных отрезка жизненного цикла этих простейших.

В отличие от микросукцессий нидиколов, которые в значительной мере зависят от присутствия или отсутствия хозяина, от смены хозяев или от других экзогенных по отношению к микробиоценозу факторов, микросукцессии паразитов в теле многоклеточного часто являются в

значительной мере эндогенными, т. е. до некоторой степени определяют их собственным видоизменяющим действием на организм хозяина; в этом отношении они больше напоминают микросукцессии некробионтов или копробионтов. Это обстоятельство во многих случаях усиливает эфемерность микропопуляций паразита, так как их собственная деятельность нередко ведет либо к смерти хозяина (разрушению микробиотопа), либо к возникновению у него стерилизующего иммунитета и к гибели микропопуляции паразита. Но если воздействие паразита⁵ на хозяина и не приводит ни к одному из этих крайних случаев, особь хозяина сама по себе — всегда недолговечный микробиотоп.

Итак, население дискретных недолговечных микробиотопов в популяционном и вообще в биоценологическом отношении весьма неоднородно. В каждом микробиотеpe такого рода часть видов представлена микропопуляциями, размножающимися на месте. Другая часть видов бывает представлена гемипопуляциями привязанных к нему малоподвижных фаз развития гетеротропных животных (например, личинки мух в падали или личинки Вольфартовой мухи в тканях живого млекопитающего); взрослое насекомое живет в другой среде, личинки появляются в микробиотеpe извне и, закончив развитие, покидают его. Однако, как показал в свое время очень точными экспериментами Е. С. Смирнов с сотрудниками, гемипопуляция личинок какого-либо вида мух в том или ином пищевом субстрате по своим внутренним взаимоотношениям (конкуренции и взаимопомощи) и по их последствиям (выживаемости, размерам особей и прочее) очень напоминает типичную популяцию (Смирнов, 1937).

Третья группа видов, населяющих микробиотоп, бывает представлена скоплениями, или агрегациями особей, которые самостоятельно или путем форезии проникают в данный микробиотоп, представляющий им убежище и пищу, живут и действуют в нем в течение некоторого отрезка времени (например, одной или нескольких фаз микросукцессии) и затем покидают его. Так ведут себя, например, жуки, поселяющиеся в помете или падали (мертвоеды, навозники, карапузки, хищники и пр.). Наконец, наряду с этим, в составе населения микробиотопов встречаются также скопления кратковременных посетителей, которые остаются там несколько минут или часов (таких, как мухи, прилетающие кормиться на помете, и кровососущие или подлизывающие двукрылые, нападающие на позвоночных) или несколько дней (например, взрослые флеботомусы в порах позвоночных или кровососки (Hirrobosca) на теле крупных млекопитающих).

Несомненно, что между всеми этими группами существуют переходы. Вероятно, выше перечислены далеко не все основные типы. Так или иначе, популяционно-биологический анализ населения дискретных микробиотопов может значительно способствовать выяснению и систематизации наших знаний об эпизодических и эндозойных симбионтах (включая и паразитов), о нидиколах, копробионтах, некробионтах и других экологических группах, связанных с дискретными микробиотопами, и установлению сходств и различий между системами населения всех этих микробиотопов. Весьма перспективным представляется применение методов рассуждения количественной эпидемиологии (Ross, 1911; Martini, 1952; Мошковский, 1950 и др.) к популяционной биологии нидиколов и других организмов, приуроченных к дискретным микробиотопам.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексин В. В., 1944. География растений, Изд-во «Сов. наука», М.
Баскина В. П. и Фридман Г. М., 1928. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы, Тр. Биол. н. и. ин-та Пермск. гос. ун-та 1, 2—3.
Беклемишев В. Н., 1931. Основные понятия биоценологии, Тр. по защите раст., т. I, ⁵ Или другого симбионта.

- вып. 2.— 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 16, вып. 1.— 1949. Учебник медицинской энтомологии, т. 1, Медгиз.— 1951a. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. 56, вып. 5.— 1951b. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных; пути его возникновения, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 20, вып. 2, 3.— 1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития, там же, т. 23, вып. 1.— 1959. Некоторые вопросы эпидемиологии и эпизоотологии клещевого энцефалита. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 28, вып. 3.
- Белозеров В. Н., 1957. К биологии и анатомии *Poecilochirus necrophori*, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 12.
- Дарская Н. Ф., 1959. Материалы к изучению птичьих блох рода *Ceratophyllus* Curt., 1832, Эктопаразиты, сб. 4.
- Дербенева-Ухова В. П., 1942. Личинки мух — компоненты наземных биоценозов, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 11, вып. 3.
- Долгатова А. В., 1946. К биологии норовых москитов, Там же, т. 16, вып. 6.
- Иванова Л. В., 1946. Некоторые данные о микрофлоре зоба *Anopheles maculipennis*, Там же.
- Козлова Р. Г., 1957. Партеногенез у некоторых клещей семейства *Laelaptidae* (Parasitiformes, Gamasides), Там же, т. 26, вып. 6.
- Можковский Ш. Д., 1950. Основные закономерности эпидемиологии малярии, Изд-во Акад. мед. наук СССР.
- Нельзина Е. Н., 1952. Крысиный клещ. Сравнительно-паразитологическое исследование, Изд-во Акад. мед. наук СССР.
- Нельзина Е. Н., Корчевская В. А., Наглова П. И., Наглов В. А. и Демин Е. П., 1958. К фауне и экологии гамазовых клещей (Parasitiformes Gamasoidea) малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.), Мед. паразитол., и паразитарн. болезни, т. 27, вып. 5.
- Мирнов Е. С., 1937. Краткие итоги работы лаборатории по борьбе с мухами. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 6, вып. 6.
- Тагильцев А. А., 1957. О некоторых взаимоотношениях паразитов и нидиколов из числа клещей, Там же, т. 26, вып. 4.
- Bates M., 1949. The natural history of mosquitoes, N. Y.
- Clements F. E., 1916. Plant succession, Carn. Inst. Publ.
- Du Rietz E., 1930. Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmeth., B. XI, Lief. 5.
- Nordberg S., 1936. Biologisch-oekologische Untersuchungen über die Vögelnidicolen, Acta Zool. Fennica, B. XXI.
- Martini E., 1952. Lehrbuch der medizinischen Entomologie, G. Fischer, Jena.
- Ross R., 1910, 1911. Prevention of malaria, London.

populations and new microbiocenoses arise in it. Thus, the life of a population of parasites, nidicoles etc., consists of the appearance, life and decay of numerous and comparatively short-lived micropopulations.

Microbiocenoses of parasites, nidicoles etc. consist of different types of species settlements: micropopulations capable of reproduction, hemipopulations of heterotope animals (Beklemishev, 1959), aggregations of mobile animals, who stay only a short time in a given microhabitat. Thus in the case of parasites of the vertebrates, lice or mites actually form micropopulations on their bodies, *Taenia* or *Ankylostoma* form imago hemipopulations and mosquitoes by mass attack form temporary aggregations.

The more long-lived is the microhabitat, the greater number of species can form actual micropopulations within it. Many parasites of the vertebrates infect new hosts by means of specific or non-specific carriers from among the Arthropods. Many nidicoles, coprobionts also use phoresia for penetrating into new microhabitats. The probability of penetration of a certain type of nidicoles into a new burrow is similar to the probability of infecting the host by a parasite (Moshkovsky, 1950) and depends on the number of inhabited burrows, the size of the micropopulations, of the nidicole's ability to reach new burrows, the number and activity of carriers etc. However, the percentage of burrows of each type, containing micropopulations of the nidicole in question, depends also on its chances to survive and reproduce itself — of its chances on ecesis (Clements, 1916).

The quantitative laws of settling of a given species in burrows and nests and other types of microhabitats must have a close analogy to the quantitative laws of epidemiology.

POPULATIONS AND MICROPOPULATIONS OF PARASITES AND NIDICOLES

W. N. BEKLEMISCHEV

Institute of Malaria, Medical Parasitology and Helminthology, Ministry of Health of the USSR (Moscow)

Summary

Many small organisms, animals and plants, inhabit separate isolated objects of a certain type, scattered over the territory of a given habitat, such as live animals, burrows and nests, carcasses and faeces, mushrooms, etc. Each of these types of objects has its own peculiar population — epi- and endobionts of animals, nidicoles, necro- and coprobionts, mycetobionts and others. We shall call these objects microhabitats and the communities inhabiting them — microbiocenoses. Each of the species constituting a microbiocenosis is represented by a micropopulation. Micropopulations of a species of organism inhabiting microhabitats scattered over the territory of a single biotope, form a single population.

As a rule, microhabitats are short-lived, and when destroyed, the inhabiting micropopulations perish or scatter. On the other hand, new arising microhabitats (a new born mammal, a newly built nest, a fresh carcass etc) are with a certain probability apt to be occupied by settlers peculiar to it (parasites, nidicoles, necrobiontes etc). New micro-