ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2015
XXIV



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1163
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2015 № 1163

СОДЕРЖАНИЕ

2395-2414 Возбудители болезней как члены биоценозов. В.Н.БЕКЛЕМИШЕВ

2415-2425 О распространении и экологии соловьёв *Luscinia calliope*, *L. sibilans* и *L. cyane* в междуречье Оби и Енисея. С.С.МОСКВИТИН

2426 Короткоклювые экземпляры вальдшнепа *Scolopax rusticola* из северо-западной части России. В.Г.ВЫСОЦКИЙ

2427-2429 О встречах бургомистра *Larus hyperboreus* в Санкт-Петербурге и Ленинградской области. Н.П.ИОВЧЕНКО

2429 Первая регистрация перепончатопалого песочника *Calidris mauri* на Сахалине. А.И.МАЦЫНА

Редактор и издатель А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2015
Дата опубликования: 10 июля 2015

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Volume XXIV
Express-issue

2015 № 1163

CONTENTS

2395-2414 Pathogens as members of biocenosis. V. N. BEKLEMISHEV

2415-2425 On the distribution and ecology of *Luscinia calliope*, *L. sibilans* and *L. cyane* in the interfluve of Ob and Yenisei. S. S. MOSKVITIN

2426 Short-billed Eurasian woodcocks *Scolopax rusticola* in North-Western Russia. V. G. VYSOTSKY

2427-2429 On the records of the glaucous gull *Larus hyperboreus* in Saint Petersburg and Leningrad Oblast. N. P. IOVCHENKO

2429 The first record of the western sandpiper *Calidris mauri* on Sakhalin Island. A. I. MATSYNA

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.-Petersburg University
S-Petersburg 199034 Russia

© The Russian Journal of Ornithology, 2015

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1163**: 2395-2414*

Возбудители болезней как члены биоценозов

В.Н.Беклемишев

*Второе издание. Первая публикация в 1956**

Предварительные замечания

Громадное развитие экологии и биоценологии характерно для биологии XX века. В настоящее время эти дисциплины лежат в основе очень многих разделов прикладной зоологии и ботаники и приобретают все большее значение в самых разнообразных отраслях хозяйства. В области теории, для всестороннего изучения явлений жизни, данные экологии и биоценологии столь же необходимы, как и данные морфологии и физиологии. Экологические и биоценологические исследования ведутся широчайшим фронтом, что представляет огромные преимущества, но, к сожалению, часто ведёт к отрыву отдельных специальностей друг от друга. Исследователь экологии саранчовых обычно не следит за ходом мыслей исследователя планктонных сообществ океана; изучая сукцессии торфяных болот, легко упустить из виду выводы по перелёту птиц или по норовым сожителям полёвки. Между тем живой покров Земли представляет нечто единое, и все входящие в его состав сообщества и отдельные организмы не только подчиняются общим законам, но и связаны между собою бесконечно сложным, но единым процессом круговорота форм, веществ и энергии. Поэтому результаты, полученные в одной области биоценологии или экологии, могут найти и находят применение в других областях, и каждая область должна использовать опыт других. Мало того, в результате этого всестороннего изучения живого покрова человечество должно получить целостную картину жизни на Земле, охватывающую как самые общие её закономерности, так и мельчайшие детали. Необходимость целостного познания всего процесса жизни на нашей планете становится всё более острой по мере того, как растут численность человечества, его потребности и его техническая вооружённость. Воздействие человечества на биосферу становится всё более интенсивным, и оно обязательно должно становиться всё более продуманным и целесообразным, так как иначе вместо роста производительных сил Земли наступит их разрушение. Рано или поздно людям придётся взять в свои руки сознательное регулирование ряда важнейших процессов, поддерживающих возможность жизни на Земле, и разумным управлением

* Беклемишев В.Н. 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов // *Зоол. журн.* **35**, 12: 1765-1779.

обеспечить дальнейшую её интенсификацию. Теоретической базой такого регулирования, наряду с геофизикой и геохимией, должны явиться биоценология и экология. Поэтому теоретический рост этих дисциплин является насущной потребностью завтрашнего дня, забота об этом росте является нашим долгом перед потомством. В частности, биоценология чрезвычайно нуждается в общем языке, на котором можно было бы излагать результаты её многих, исторически сложившихся дробных подразделений. Действительно, общепринятого понимания основных понятий биоценологии до сих пор не существует, нет договорённости даже о её объёме, целях и задачах. В отношении терминологии существует полная разноголосица (ср.: Крышталь 1955).

Перед лицом этих больших проблем автор настоящей статьи ставит себе очень скромную цель – сблизить и сопоставить некоторые данные одного из подразделов биоценологии – учения о роли паразитарных систем в биоценозах – с другими областями этой науки и на этом примере попробовать найти для них общий язык.

Эпизоотология как часть биоценологии

Эпизоотология диких животных вместе с учением о распространении инфекционных болезней среди диких растений по существу являются подразделами биоценологии, и в частности той её части, которую я обозначаю как **учение о круговороте форм** (см. ниже). Эпидемиология в собственном смысле слова (т.е. учение о распространении инфекционных болезней среди людей), а также и эпизоотология домашних животных и учение о распространении инфекционных болезней возделываемых растений могут быть отнесены к тому же разделу биоценологии, но лишь со значительными ограничениями; действительно, предмет этих последних дисциплин образуют явления, имеющие, помимо биологической стороны, также и социальную сторону. В силу этого изучение эпидемиологии как биоценологической дисциплины охватывает только одну её сторону – биологическую и представляет лишь предварительную ступень в изучении предмета в целом. Но тем не менее и эта предварительная ступень должна быть пройдена. Содержание её составляют биологические, в частности биоценологические, предпосылки эпидемиологии.

В жизни каждого биоценоза мы различаем круговорот форм, круговорот материи и круговорот энергии. **Круговорот форм** есть совокупность процессов, обусловливающих качественный и количественный состав биоценоза и циклические изменения его состава во времени*. Под **качественным составом** биоценоза мы прежде всего разумеем видовую принадлежность входящих в него популяций, под **количест-**

* Нециклические изменения биоценозов представляют предмет учения о смене сообществ, или сукцессии (Беклемишев 1931).

венным составом – их абсолютную и относительную численность, а также их возрастной состав, численное соотношение полов и другие количественные популяционно-биологические признаки (Беклемишев 1954). Самая возможность существования всех входящих в состав биоценоза популяций, а также численность и состояние каждой из них, как известно, определяются: 1) физико-химическим режимом биотопа и 2) взаимодействием организмов – членов биоценоза*. В число взаимодействий между членами биоценоза входят как взаимодействия между членами одной популяции (внутривидовые взаимодействия), так и взаимодействия между различными видовыми популяциями (межвидовые взаимодействия). Только эти последние подлежат здесь нашему рассмотрению. Межвидовые взаимодействия во многих биоценозах достигают большой сложности; при их анализе мы находим, что отдельные пары или группы популяций внутри биоценоза взаимодействуют между собой особенно интенсивно. Взаимодействие двух одновидовых популяций, влияющее на численность и благополучие их обеих или одной из них, мы обозначаем термином **биоценологическая связь** (Беклемишев 1951). Две или несколько видовых популяций, соединённых системой таких биоценологических связей, образуют биоценологическую систему†. Таковы системы, или коактирующие группы видов: хищник – добыча, хозяин – паразит, опыляемое растение – животное-опылитель, затеняющее дерево – тенелюбивый мох и т.д. Сравнительно хорошо изученными типами биоценологических систем являются **паразитарные системы** (паразитарные коактирующие группы): двучленные (хозяин – паразит) и трёхчленные (например, система типа: паразит–возбудитель, позвоночное–хозяин и членистоногое–переносчик)‡. Взаимное влияние видовых популяций, являющихся сочленами паразитарной системы, на численность, биологический состав и физиологическое состояние каждой из них и составляет предмет эпизоотологии и перечисленных выше родственных ей дисциплин.

Утверждая существование биоценологической связи между двумя популяциями, населяющими один и тот же биотоп, мы устанавливаем простой факт существования между ними взаимодействия, указываем на взаимное влияние обеих популяций. Последовательные изменения двух популяций, обусловленные системой существующих между ними биоценологических связей, представляют собою процесс **межпопуля-**

---

* Взаимодействие между членами биоценоза Клементс и Шельфорд (Clements, Shelford 1949) обозначают латинским словом **коакция**, что буквально и означает **взаимодействие**.

† Олли с соавторами (Allee, Emerson *et al.* 1949) обозначают двучленную биоценологическую систему термином «взаимодействующая пара видов» (coactive species pair); точнее было бы говорить о коактирующих парах видовых популяций, а в более общей форме (при двух или нескольких коактирующих видах) можно говорить о коактирующей группе видовых популяций.

‡ Понятие **трёхчленной паразитарной системы** как основы эпидемиологического процесса при трансмиссивных болезнях было выдвинуто Мартини (Martini 1932). Термин «трансмиссивная болезнь» принадлежит акад. Е.Н.Павловскому (1946).

ционного взаимодействия. Общая система биоценологических связей между всеми популяция ми – сочленами биоценоза составляет основу его симфизиологической структуры, его **биоценологический коннекс** (biocönologischer Konnex), по Тишлеру (Tischler 1949). Общая система процессов межпопуляционных взаимодействий, вытекающих из этих связей, играет, как уже сказано, важнейшую роль в круговороте форм.

Процессы взаимодействия популяций, идущие внутри каждого биоценоза, многочисленны и разнообразны. С каждой биоценологической системой типа «хищник–добыча» бывает связан «**предаторный* процесс**», с системой типа «травянистое растение – пасущееся позвоночное» – «**пасторальный† процесс**» и т.д. Процесс взаимодействия популяций, связанный с той или иной паразитарной системой, мы обозначаем как «**эпизоотологический процесс**». Таким образом, эпизоотологический процесс есть процесс взаимодействия популяций – сочленов паразитарной системы, в той или иной мере обусловливающий изменения их численности, биологического состава и физиологического состояния.

Взаимодействие человеческого коллектива с популяцией какого-либо возбудителя, например вируса оспы, обусловливает распространение (встречаемость) этого возбудителя в рассматриваемом коллективе и физиологическое состояние возбудителя, например вирулентность, а также смертность и тем самым – численность затронутого человеческого коллектива и иммунологическое состояние последнего. Все эти процессы, вытекающие из взаимодействия популяции возбудителя с человеческим коллективом и зависящие, помимо биологических факторов, также и от социологических особенностей коллектива, в их совокупности можно обозначить как **эпидемиологический процесс** (ср.: Мошковский 1950, с. 53).

Паразитарные системы, и в частности трёхчленные, которыми мы дальше займёмся подробнее, чрезвычайно разнообразны, и в соответствии с этим разнообразны и характеризующие их эпизоотологические и эпидемиологические процессы. С другой стороны, такие процессы часто имеют громадное практическое значение. Отсюда вытекает потребность в систематизации этого многообразия, в сравнительном изучении паразитарных систем и связанных с ними процессов, – необходимость создания сравнительной эпизоотологии и сравнительной эпидемиологии.

---

* От слова praedator – хищник. Закономерности предаторных процессов теоретически разрабатывались многими авторами, экспериментально – Г.Ф.Гаузе (см., например: Гаузе 1934); предаторным процессам в природных биоценозах посвящена огромная литература. Теоретическому изучению близкой проблемы – процесса выедания фитопланктона зоопланктоном – посвящены работы Райли (Rilev 1947 и др.).

† Термин «пасторальный» в этом смысле слова ввёл в нашу геоботаническую литературу, насколько я знаю, Г.Н.Высоцкий (1915). Изучению влияния выпаса на травостои также посвящено множество работ.

Типы жизненных схем паразитов и типы паразитарных систем

Прежде чем перейти к рассмотрению паразитарных систем и, следовательно, к вопросам биоценологическим, нам следует напомнить и отчасти уточнить некоторые из понятий сравнительной экологии* и, в частности, сравнительной паразитологии.

Паразитология изучает взаимодействия между паразитом и хозяином, а именно – между особями паразита и хозяина; а так как каждая из этих особей является для другой элементом внешней среды, паразитология как таковая является разделом аутэкологии. В отличие от этого, эпизоотология, рассматривающая взаимодействие популяций, является, тем самым, разделом биоценологии.

Основной единицей сравнения в экологии является жизненная схема вида. Жизненная схема вида есть совокупность всех взаимоотношений вида со всеми элементами его среды обитания, и в том числе совокупность приспособлений вида к совокупности условий его существования. Более наглядно и несколько образно можно сказать, что жизненная схема есть тот способ, каким каждый вид разрешает основную жизненную задачу – самосохранения и распространения. Задача для всех едина – решения её бесконечно разнообразны и специфичны. Каждый вид решает её по-своему, в зависимости от своей роли в общей жизни живого покрова Земли (Беклемишев 1942, 1945). Жизненная схема охватывает весь жизненный цикл вида, особенности всех его этапов в их взаимодействии, как единое целое. С морфологической и физиологической точки зрения жизненный цикл вида может быть мало дифференцированным и протекать в сходных жизненных формах (например, у *Poramaecium)*, или он может быть сильно дифференцированным и протекать в резко различающихся жизненных формах (например, у комаров, принимающих совершенно различные жизненные формы на стадиях яйца, личинки, куколки и имаго)†. Понятия жизненной схемы и жизненной формы до сих пор разрабатывались нами главным образом в отношении переносчиков, но они применимы, разумеется, и к возбудителям.

Для жизненной схемы всех паразитов – возбудителей трансмиссивных болезней характерно регулярное чередование паразитирования в особях двух или нескольких типов хозяев; другими словами, для

---

* Слово «экология» я все время употребляю в узком его смысле, т.е. как синоним аутэкологии.

† Таким образом, многие животные, и в том числе все гетеротопные насекомые с полным превращением, в течение своего жизненного цикла сменяют несколько жизненных форм, последовательная смена жизненных форм входит в их жизненную схему. В печати я до сих пор лишь мельком касался этого обстоятельства (Беклемишев 1954а, с. 12); подробно и чётко взаимоотношения между жизненной формой, как экологическим типом отдельной фазы жизненного цикла, и жизненной схемой, как экологическим типом всего жизненного цикла, сформулированы Г.А.Мазохиным-Поршняковым (1954). Понятие жизненной схемы вида Мазохин-Поршняков обозначает термином «биологический тип» жизненного цикла.

них характерен **метаксеноз** (Ross 1910). Во многих случаях приспособление к смене хозяев, или метаксенозу, ведёт к тому, что жизненный цикл паразита оказывается дифференцированным на несколько этапов, различающихся между собой как морфологически, так и физиологически и приуроченных к жизни в разных хозяевах. В таких случаях в различных хозяевах паразит принимает различные жизненные формы. Примером такого рода служат все кровяные Sporozoa, лейшмании, филярии, а также дигенетические сосальщики, большинство цестод и др. Так, лейшмании принимают в кишечнике москита жизненную форму свободно подвижной лептомонады, в теле млекопитающего – жизненную форму безжгутикового внутриклеточного паразита. В отличие от этого, многие другие метаксенические паразиты имеют морфологически однообразные жизненные циклы, без особых этапов развития, приуроченных к разным типам хозяев. Такие паразиты и в позвоночном хозяине, и в переносчике сохраняют одну и ту же жизненную форму. Таковы метаксенические спирохеты, бактерии, риккетсии, вирусы. Жизненные схемы подобных возбудителей характеризуются, таким образом, резкой сменой экологических этапов (среды обитания) без соответствующей смены морфологически выраженных жизненных форм.

Паразит, не обладающий обязательной сменой хозяев, может, тем не менее, паразитировать не только за счёт одного вида хозяев, но и за счёт многих; однако в его жизни разные виды хозяев играют одинаковую роль: ни экология, ни жизненный цикл такого паразита не дифференцированы по отношению к различным видам его хозяев, все они полностью взаимно заменимы. Точно так же и паразит, обладающий обязательной сменой хозяев, может на каждом этапе своего жизненного цикла паразитировать либо за счёт одного-единственного вида хозяев, либо за счёт нескольких, взаимно заменимых видов. Таким образом, в тех случаях, когда паразит существует за счёт нескольких видов хозяев, сочетания последних могут быть двоякими: как выражается Ш.Д.Мошковский, возможно «последовательное» включение нескольких взаимно не заменимых видов хозяев, играющих дифференцированную роль в жизни паразита (метаксеноз), или же «параллельное» включение нескольких взаимно заменимых, видов хозяев, играющих сходную роль в жизни вида-паразита (параксеноз).

В связи со всем этим, с биоценологической точки зрения, мы должны поставить вопрос: какие типы паразитарных систем возникают в тех случаях, когда входящий в их состав паразит 1) обладает или не обладает сменой разных типов хозяев и 2) обладает узким или широким диапазоном в выборе однотипных хозяев. Другими словами, мы должны выяснить, как отражается тип жизненной схемы паразита на строении возникающих при его участии паразитарных систем.

Объединяющим звеном во всякой паразитарной системе является паразит (возбудитель заболеваний хозяина): паразитарная система образована популяцией паразита вместе со всеми популяциями хозяев, непосредственно поддерживающими её существование. В каждом данном биоценозе популяция паразита может существовать за счёт одного, двух или нескольких видов хозяев. Если данный паразит в данном биоценозе паразитирует за счёт одного-единственного вида хозяев, т.е. популяция паразита существует за счёт одной видовой популяции хозяев, мы имеем перед собой **простую двучленную паразитарную систему** (например популяция *Lamblia intestinalis*, живущая за счёт людей в отсутствие мышей и других домовых грызунов*. Если же в данном биоценозе популяция неметаксенического паразита существует за счёт нескольких видов (нескольких видовых популяций) хозяев, возникает **сложная двучленная паразитарная система**, например в случае популяции† *L. intestinalis*, живущей за счёт людей и мышей. В тех случаях, когда какой-либо вид паразита паразитирует за счёт одного-единственного вида хозяев на всем протяжении своего ареала, все его отдельные популяции, разумеется, входят в состав простых двучленных паразитарных систем. Примером такого вида может служить человеческая острица *Enterobius vermicularis*. Если же неметаксенический вид способен паразитировать и паразитирует за счёт нескольких видов хозяев, отдельные его популяции могут входить в состав либо простых, либо сложных двучленных систем в зависимости от того, присутствует ли в данном биоценозе всего лишь один из видов его возможных хозяев или несколько (см. выше – *L. intestinalis)*. Таким образом, понятие простой или сложной паразитарной системы, как и самое понятие паразитарной системы вообще, относится не к виду в целом, а всегда только к популяции.

Метаксенический паразит (в жизненную схему которого – по определению – входит смена хозяев) в каждом биоценозе существует обязательно за счёт двух или нескольких видовых популяций хозяев. Если он существует за счёт всего двух видовых популяций хозяев, образуется **простая трёхчленная паразитарная система**. Так, *Plasmodium vivax* на большей части территории Сибири паразитирует за счёт человека и одного-единственного переносчика – *Anopheles maculipennis messeae* и, следовательно, на всём этом протяжении входит в состав простых трёхчленных систем. Точно так же вирус жёлтой лихорадки в городах западного побережья Атлантического океана паразитировал за счёт всего двух видов хозяев – человека и комара *Aëdes aegypti* и, следовательно, входил в состав простых трёхчленных систем. В на-

* Я широко пользуюсь в качестве примеров паразитами человека просто потому, что они лучше изучены.

† Каждый вид в том или ином биоценозе, в состав которого он входит, бывает представлен одной популяцией (Гиляров 1954).

стоящее время городская жёлтая лихорадка в Западном полушарии практически отсутствует (Strode 1951).

Если метаксенический паразит, в жизненную схему которого входит попеременное паразитирование за счёт всего двух типов хозяев, существует в данном биоценозе за счёт нескольких видовых популяций хозяев, возникает **сложная трёхчленная паразитарная система**. Так, *P. vivax* в некоторых очагах Средней Азии существует или ещё недавно существовал за счёт человеческого коллектива и популяций нескольких видов *Anopheles* (в некоторых местах это *A. m. sacharovi* и *A. superpictus*, в других местах – *A. superpictus*, *A. pulcherrimus* и *A. hyrcanus*, и т.п.). Во всех этих случаях мы имеем перед собою сложные трёхчленные системы, включающие одного позвоночного-хозяина и нескольких переносчиков. В отличие от этого, *Spirochaeta caueasica* живёт в различных биоценозах обычно за счёт нескольких видов позвоночных-хозяев и всегда за счёт одного-единственного вида клеща-переносчика – *Alectorobius asperus* (Канделаки 1941; Поспелова-Штром 1953; и др.); сходный образ жизни ведут и другие метаксенические спирохеты. Наконец, вирус жёлтой лихорадки во влажных тропических лесах Африки существует в каждом месте за счёт нескольких видов обезьян и нескольких видов комаров. При этом все виды обезьян играют в жизни возбудителя приблизительно одинаковую роль, образуя одну группу хозяев; все виды комаров также играют в жизни возбудителя приблизительно одинаковую роль и образуют вторую группу хозяев (Strode 1951). Наличие двух групп хозяев, резко различающихся между собою по своему значению в жизни возбудителя, как раз и характеризует подобные паразитарные системы как сложные трёхчленные. Из предыдущих примеров мы видели, что сложные трёхчленные системы бывают сложными либо в обоих паразитируемых своих членах (лесная жёлтая лихорадка), либо в каком-нибудь одном из них – членистоногом (человеческие плазмодиозы) или позвоночном (клещевые спирохетозы).

Если в жизненную схему паразита входит попеременное паразитирование в трёх или более видах или группах видов хозяев, все паразитарные системы, образуемые таким паразитом, явятся **многочленными** (примеры таких паразитов представляет большинство дигенетических трематод). Многочленные системы также могут быть простыми, но обычно являются сложными, хотя бы в части своих паразитируемых членов. Наоборот, паразитирующий член паразитарной системы всегда бывает представлен одним-единственным видом, так как при другом паразите мы имеем и другую паразитарную систему. Так, человек + *A. maculipennis* + *P. vivax* и человек + *A. maculipennis* + *P. falciparum* в одном и том же очаге – две разные паразитарные системы, обусловливающие в данном человеческом коллективе два разных

эпидемиологических процесса, две разные болезни (трёхдневную малярию и тропическую малярию). Другое дело, что подобные системы, имеющие общих членов, могут в той или иной форме косвенно взаимодействовать между собою; но это не мешает им быть отдельными паразитарными системами. Различие между многочленными системами и сложными трёхчленными рассмотрено в конце статьи.

Чисто логически подразделение паразитарных систем на двучленные, трёхчленные и многочленные, простые и сложные, является вполне чётким. Однако в природе, как и обычно, между всеми этими группами встречается ряд переходов. Поэтому нам надлежит, наряду с типичными формами паразитарных систем, рассмотреть пограничные случаи – переходы между двучленными системами и трёхчленными, между трёхчленными и многочленными и, наконец, между простыми системами и сложными. Только после этого мы сможем сказать, что составили себе некоторое понятие о многообразии структуры паразитарных систем и связанных с ними эпизоотологических и эпидемиологических процессов.

Двучленные и трёхчленные паразитарные системы и переходы между ними

Простая двучленная паразитарная система (популяция паразита, существующая за счёт одной-единственной видовой популяции хозяев) легко отличается от типичной трёхчленной системы; но между трёхчленной и сложной двучленной системами возможны промежуточные формы. Такие переходные формы могут появиться в двух случаях: 1) когда дифференцировка жизненной схемы паразита по отношению к обоим типам его хозяев, хотя имеется, но слабо выражена, и самые типы хозяев мало различаются между собою и 2) когда чередование хозяев (метаксеноз) для паразита не является строго обязательным. Рассмотрим оба случая в отдельности.

Выше мы указывали, что в сложной двучленной системе все виды хозяев в круговороте паразита играют более или менее одинаковую роль, тогда как в трёхчленных системах хозяева разбиваются на две группы, играющие в круговороте паразита качественно различные роли.

Если основу трёхчленной системы образует метаксенический паразит, оба хозяина или обе группы хозяев, между которыми циркулирует этот паразит, всегда стоят в системе далеко друг от друга. Это и естественно, если принять во внимание, что они, в свою очередь, бывают обычно связаны между собой как хозяин и паразит или как хищник и добыча. Чаще всего они принадлежат к разным типам животного царства (позвоночное – членистоногое, позвоночное – моллюск и т.п.), иногда – к разным классам (млекопитающее – рыба и т.п.) или разным отрядам (хищник – копытное).

В тех случаях, когда оба хозяина метаксенического паразита принадлежат к типу позвоночных, возбудителем чаще всего является гельминт и оба хозяина бывают связаны между собой как хищник и добыча, а не как хозяин и паразит; такие случаи мы в дальнейшем не рассматриваем. Заметим, однако, что чем ближе систематическое положение обоих хозяев, тем более сходной становится и их роль в жизни возбудителя, тем менее дифференцированы по отношению к ним жизненный цикл и жизненная схема возбудителя и тем ближе образуемые ими трёхчленные системы становятся к сложным двучленным. Так, для *Trichinella spiralis* характерны широчайшая многохозяинность (млекопитающие различных отрядов) и способность жить на обеих фазах её жизненного цикла – личиночной и имагинальной – в любом из своих хозяев. Обычно *T. spiralis* входит в состав сложных двучленных систем со многими разнообразными хозяевами (Беляева 1955; и др.). При наличии каннибализма среди своих естественных хозяев, например крыс, трихина кое-где может оказаться сочленом простой двучленной системы. Но так или иначе, паразитарные системы, в состав которых она входит, являются двучленными*.

Таким образом, непременный признак типичного метаксенического паразита – взаимная отдалённость систематического положения и, тем самым, жизненной формы обоих хозяев или групп хозяев паразита.

В настоящей статье мы специально рассматриваем те типы метаксенических паразитов, для которых одним из хозяев является наземное позвоночное, а другим – кровососущее членистоногое (насекомое или клещ). В этом случае и систематическое положение обоих хозяев (или групп хозяев), и роль их в жизни паразита резко различны, и никаких сомнений в трёхчленности образующихся паразитарных систем с этой стороны не возникает.

Однако переходные формы между трёхчленными и двучленными системами встречаются и при резких различиях между обеими группами хозяев паразита, и именно в силу того, что самая необходимость чередования хозяев двух разных типов не во всех случаях является абсолютной, смена хозяев для паразита, обычно метаксенического, не всегда является обязательной (см. выше). У целого ряда паразитов, которых мы признаём метаксеническими, более или менее часто встречается непосредственный переход от одной особи хозяина (позвоночного или членистоногого) к другой особи того же типа, в той или иной форме. Другими словами, не все трансмиссивные болезни являются исключительно трансмиссивными. В этом отношении вся совокупность паразитарных (т.е. инфекционных и инвазионных) болезней представляет ряд градаций. Мы можем отметить следующие случаи.

* Если не считаться с ролью падальных насекомых как факультативных пассивных переносчиков (Меркушев 1955); в меру участия этих последних система становится сложной трёхчленной.

В нижеследующей таблице мы не стремимся дать классификацию трансмиссивных болезней, а всего лишь располагаем их в ряд по степени их трансмиссивности.

I. **Нетрансмиссивные болезни**, в распространении и поддержании которых перенос их возбудителей членистоногими не играет роли. Среди них мы различаем:

А. **Безусловно нетрансмиссивные**: перенос членистоногими отсутствует и в ряде случаев, может быть, невозможен (возбудитель нестоек во внешней среде, передаётся капельным путём или путём контакта, не концентрируется ни в крови, ни в коже). Сюда относится, например, грипп.

Б. **Случайно-трансмиссивные**: механический перенос членистоногими в отдельных случаях может встречаться, но в поддержании и распространении болезни значения не имеет. Сюда относятся, быть может, очень многие нетрансмиссивные инфекции. (Эти две первые группы мы в настоящем обзоре не рассматриваем.)

II. **Трансмиссивные болезни**, в распространении и поддержании которых перенос членистоногими играет существенную роль повсюду и всегда или хотя бы при некоторых условиях. Только эту группу болезней мы в настоящем обзоре и рассматриваем.

А. **Факультативно-трансмиссивные болезни**: перенос членистоногими при определённых условиях может обеспечивать поддержание и распространение болезни и возникновение вспышек, но возбудитель может распространяться и без помощи переносчика **неопределённо долго**. По характеру своих переносчиков факультативно-трансмиссивные болезни делятся на четыре группы: 1) болезни, передаваемые специфическими переносчиками – клещами. Сюда относится, например, бруцеллёз, который среди стадных копытных может сколь угодно долго поддерживаться без участия переносчиков и, следовательно, есть только факультативно трансмиссивная болезнь (если он не является случайно-трансмиссивной болезнью); 2) болезни, передаваемые механическими инокуляторами (например, сибирская язва); 3) болезни, передаваемые механическими контаминаторами ран и слизистых (например, фрамбезия, конъюнктивиты); 4) болезни, передаваемые механическими контаминаторами пищи и среды (например, дизентерия, полиомиелит и пр.; брюшной тиф – факультативная передача контаминаторами пищи и среды и случайная – механическими инокуляторами).

Б. **Облигатно-трансмиссивные болезни**: перенос членистоногими необходим для неопределённо долгого существования возбудителя. Переносчики, как правило, специфические, редко – механические (например, слепни в случае сурры, возбудитель –

Trypanosoma evansi), иногда – те и другие совместно (нагана – муха цеце и слепни, туляремия – клещи и кровососущие двукрылые). Облигатно-трансмиссивные болезни можно разбить на две категории.

1. **Облигатно-трансмиссивные, но не исключительно трансмиссивные** болезни: наряду со сменой хозяев, существует и непосредственный переход от одной особи позвоночного-хозяина к другой, или от одной особи членистоногого-переносчика к другой, хотя эти нетрансмиссивные способы распространения и не могут обеспечить неопределённо долгое существование популяций возбудителя. Сюда относится очень большое число облигатно-трансмиссивных болезней.
2. **Исключительно трансмиссивные болезни**: непосредственный переход возбудителя от одной особи позвоночного-хозяина к другой или от одной особи переносчика к другой невозможен, циркуляция возбудителя происходит только трансмиссивным путём. В некоторых случаях смена хозяев является необходимой лишь в силу экологической невозможности непосредственного перехода возбудителя от одной особи хозяина к другой особи того же типа. Пример такого рода представляет вирус жёлтой лихорадки, который в природе никогда не передаётся иначе как трансмиссивным путём, однако может при искусственном перевивании проходить любой ряд пассажей как от млекопитающего к млекопитающему, так и от комара к комару.

В других случаях обязательность смены хозяев бывает обусловлена, кроме того, и физиологически, так как возбудитель не способен закончить цикл развития или размножения без перехода в хозяина другого вида. Типичный пример такого рода представляют все филяриидозы. Их возбудители соединяют в себе два признака: сложность организации и далеко зашедшую специализацию в направлении правильного чередования хозяев. Чем сложнее организация и жизненный цикл, тем точнее при специализации может оказаться подгонка отдельных стадий к определённым, специфическим условиям среды, и для филярий в силу такой подгонки все возможности других способов перехода от хозяина к хозяину полностью отпадают. Физиологически облигатным правильное чередование хозяев является и для гемококцидий *(Schellackia, Lankasterella).*

На противоположном полюсе стоят бактериозы (чума и туляремия), мало специализованные в направлении переноса членистоногими, филогенетически молодые трансмиссивные болезни, стоящие на грани между облигатной и факультативной трансмиссивностью. Наряду с передачей через специфического переносчика, они сохранили разнообразные способы и возможности перехода от одной особи позвоночного-

хозяина к другой, и притом несколько различные для обеих болезней.

Все остальные группы возбудителей занимают промежуточное положение. С одной стороны, в этих группах, как и в случае филярий, встречаются возбудители облигатно-трансмиссивных болезней. Так, из гемоспоридозов физиологически облигатными являются, без всякого сомнения, все те формы, при которых размножения возбудителя в крови не происходит (например, *Haemoproteus).* Исключительно трансмиссивным в силу чисто экологических причин, т.е. условий переноса, является, например, кожный лейшманиоз.

Однако наряду с этим в большинстве относящихся сюда групп возбудителей существуют формы, способные при тех или иных обстоятельствах распространяться без смены хозяев и обусловливающие, таким образом, облигатно-, но не исключительно трансмиссивные болезни. При этом мы должны различать случаи нетрансмиссивного перехода возбудителя, во-первых, от одной особи позвоночного-хозяина к другой и, во-вторых, – от одной особи переносчика к другой. Рассмотрим оба случая в отдельности.

Болезни, обладающие у своих позвоночных хозяев длительным течением, в случае живорождения могут передаваться от матери к детям (малярия человека; трипаносомозы, спирохетозы). В случае возбудителей, тяготеющих к слизистым оболочкам своего хозяина, иногда возникает передача путём контакта слизистых или путём покусов (трипаносомозы, спирохетозы). В случае вирусов и риккетсий иногда имеет место передача возбудителя детёнышу с молоком матери (двуволновый энцефалит и др., лихорадка Ку). По-видимому, при некоторых вирусных заболеваниях возможно заражение при поедании больного млекопитающего или его свежего трупа другим млекопитающим. В случае риккетсий иногда возникает возможность передачи через посредство внешней среды, за счёт нахождения возбудителя в различных выделениях больного животного (лихорадка Ку). Заражение человека через бельё, загрязнённое риккетсиями при сыпном тифе, сюда не относится, так как в этом случае оно загрязнено испражнениями переносчика.

Таким образом, способы дополнительной передачи разнообразны и в значительной мере различны в разных группах возбудителей. Ассортимент этих способов, вообще говоря, нарастает по мере того, как мы спускаемся по лестнице существ (филярии – простейшие – спирохеты – все прочие); однако это только правило, а не закон. К тому же точная эпидемиологическая роль всех этих нетрансмиссивных способов передачи в большинстве случаев ещё недостаточно изучена.

При гемоспоридиозах эпизоотологическая роль прямой передачи от одной особи позвоночного к другой ничтожна. Несколько выше она, по-видимому, при облигатно-трансмиссивных трипаносомидозах и спиро-

хетозах, хотя Н.Д.Чеботаревич (1950), вероятно, и преувеличил её роль в случае *Spirochaeta caucasica* (переносчик – *Alectorobius asperus).* В эволюции трипаносомозов и, может быть, спирохетозов способность к факультативному переходу от одной особи позвоночного к другой (при копуляции или при укусах) сыграла большую роль. Вероятно, именно путём дальнейшего развития в этом направлении возникли нетрансмиссивные трипаносомозы, вроде дуррины *(Tr. equiperdum)* лошадей, а может быть – и нетрансмиссивные спирохетозы, вроде содоку.

При трансмиссивных вирусных болезнях и риккетсиозах передача без посредства переносчика, по-видимому, в ряде случаев имеет существенное эпидемиологическое значение (лихорадка Ку, геморрагические лихорадки, в меньшей степени – клещевой энцефалит).

Большое эпидемиологическое значение имеет передача возбудителя от одной особи переносчика к другой при целом ряде облигатно-трансмиссивных болезней.

Из относящихся сюда способов передачи наиболее существенной является трансовариальная передача возбудителей от заражённой самки её потомству; она известна для всех групп клещей, являющихся переносчиками болезней позвоночных (Gamasoidea, Ixodoidea, Trombidioidea) и для следующих групп возбудителей: гемоспоридии, спирохеты, риккетсии, вирусы и бактерии. Наиболее удивительно то, что этой способностью обладают даже те бактерии, связи которых с клещами трудно считать очень древними. Очевидно, организация клещей по каким-то ближе не известным причинам облегчает для самых разнообразных микроорганизмов проникновение в яйцеклетки и выживание в течение созревания и эмбриогенеза.

Во всех изученных случаях (таковых, правда, немного) возбудители всегда передаются от матери только части потомства. В силу этого без посредства пассажей через восприимчивое позвоночное популяция клещей через несколько поколений полностью очистилась бы от возбудителя. Если бы какой-либо возбудитель передавался всему потомству заражённой матери, он мог бы распространяться неопределённо долго без смены хозяев и превратился бы в постоянного симбионта клеща, а болезнь перестала бы быть облигатно-трансмиссивной. Однако фактических примеров эволюционной ликвидации метаксеноза, идущей этим путём, мне неизвестно.

Процент потомства, получающего возбудителя от заражённой матери, является одним из важнейших количественных показателей в эпидемиологии всех болезней этой группы и заслуживает тщательного изучения, как и все факторы, влияющие на эту величину. Очень характерно, что в случае бактерий, являющихся первоначальными паразитами позвоночных и лишь вторично вступивших в связь с клещами, процент потомков, получающих возбудителя от заражённой матери,

особенно низок, как показал Н.Г.Олсуфьев на примере *Pasteurelia tularensis*. Для сравнения можно указать, что спирохета *Borrellia duttoni*, хорошо приспособленная к своему клещу *Ornithodorus moubata*, передаётся заражённой самкой этого клеща 50% потомков (Geigy, Wagner, Aeschlimann 1954).

Случаев трансовариальной передачи возбудителя за пределами группы клещей известно очень мало. Сюда относятся передача вируса папатачи флеботомусами (Мошковский, Демина и др. 1937; Петрищева, Алымов 1939) и передача *Rickettsia melophagi* рунца; однако передаётся ли эта риккетсия хозяину рунца, овце, или является постоянным симбионтом рунца – вопрос спорный (Штейнхауз 1950)*.

У некоторых насекомых и клещей встречаются другие способы непосредственной передачи возбудителя от одной особи переносчика другой, но все они имеют более ограниченное распространение. Сюда относится, во-первых, заражение при поедании испражнений других особей своего или другого вида и, во-вторых, заражение при поедании заражённых членистоногих своего или чужого вида.

Примеры заражения через испражнения особей своего вида представляют заражение триатомид трипаносомами *(Schizotrypanum)* и вшей риккетсиями. Пример заражения через испражнения других видов членистоногих представляют синантропные мухи – механические контаминаторы пищи и среды; и хотя мы их в этом обзоре не рассматриваем, заметим, однако, что контаминаторы пищи и среды часть своего значения приобретают именно благодаря дальнейшему переносу возбудителей, оставленных на различных предметах другими насекомыми.

Заражение переносчика при поедании других особей своего или чужого вида возможно только для переносчиков, питающихся как кровью позвоночного, так и другими членистоногими. Подобного рода смешанной диетой обладают некоторые клопы-триатомиды и многие гамазовые клещи. Многие гамазиды, наряду с сосанием крови, способны поедать и других клещей или насекомых, подсохшую кровь и состоящие из подсохшей крови испражнения блох (Замский 1954; Нельзина, см.: Беклемишев 1954; Преображенская, Преображенский 1955); весьма вероятно, что таким путём они могут заражаться теми или иными возбудителями. Рудименты хищничества в виде омовампиризма (термин Н.Д.Чеботаревича) сохранились у некоторых триатомид и аргазид, а в виде способности при случае присасываться к насекомым, – может быть, и у иксодид (Добрынина 1956). Триатомиды могут этим путём заражаться трипаносомами, аргазиды – спирохетами и затем, при кровососании, передавать их позвоночному-хозяину. Гамазиды в

* Постоянные симбионты из числа риккетсий, не передаваемые позвоночному-хозяину, известны у постельного клопа *(R. lectularia)*, у вшей *(R. rochlimae)* и у ряда иксодовых клещей.

этом отношении пока не изучены. Итак, существуют три градации обязательности (облигатности) смены хозяев:

1. **Физиологическая обязательность смены хозяев**, которая обусловлена невозможностью для возбудителя проходить следующую стадию жизненного цикла без смены хозяев. Если, например, микрофилярия и попала бы из одной особи позвоночного-хозяина непосредственно в другую, она все равно не могла бы развиваться дальше и приступить к метаморфозу. При наличии физиологической обязательности смены хозяев болезнь является исключительно трансмиссивной. Физиологическая необходимость смены хозяев всегда сопровождается также и экологической обязательностью. При отсутствии физиологической обязательности экологическая обязательность смены хозяев может, тем не менее, оставаться в силе.

2. **Экологическая обязательность смены хозяев** заключается в том, что возбудитель в естественной обстановке не имеет никаких шансов перейти от одной особи позвоночного к другой, не пройдя предварительно через переносчика, и от одной особи переносчика к другой, не пройдя предварительно через позвоночное-хозяина. При наличии экологически обязательной смены хозяев болезнь остаётся исключительно трансмиссивной. При отсутствии такой обязательности возникает вопрос о наличии эпидемиологической обязательности.

3. **Эпидемиологическая, популяционно-биологическая обязательность смены хозяев** заключается в том, что при наличии её популяция возбудителя, распространяющегося как со сменой хозяев, так и без смены, тем не менее не способна неопределённо долго существовать без смены хозяев. Другими словами, шансы на нетрансмиссивное распространение возбудителя недостаточно велики, чтобы покрывать убыль числа заражённых особей, т.е. чтобы уравновесить самоочищение популяции хозяина от паразита. В силу этого такая болезнь является облигатно-трансмиссивной, хотя она не является исключительно трансмиссивной.

При отсутствии эпидемиологической обязательности смены хозяев болезнь является факультативно-трансмиссивной (если смена хозяев всё же играет известную роль в поддержании существования популяции возбудителя, т.е. в известных условиях на протяжении каких-то ограниченных отрезков времени может поддерживать её существование) или случайно-трансмиссивной, если смена хозяев является одним из возможных путей распространения возбудителя, но не играет значимой роли в этом процессе, если ни при каких обстоятельствах популяция возбудителя не может всецело существовать за счёт трансмиссивной передачи и, наоборот, всегда и всюду может существовать без участия таковой. Наконец, при полном отсутствии смены хозяев болезнь является безусловно нетрансмиссивной.

Сложные трёхчленные системы и многочленные системы

Так же как сложная двучленная паразитарная система отличается от простой трёхчленной, сложную трёхчленную систему следует отличать от многочленных.

В случае типичной трёхчленной паразитарной системы возбудитель поочерёдно паразитирует в позвоночном и членистоногом, и такая смена хозяев необходима для длительного поддержания популяции возбудителя. При этом необходимость смены хозяев для возбудителей с дифференцированным жизненным циклом (гельминты, простейшие) бывает обусловлена не только экологически, но и физиологически. В этом случае типы хозяев легко различимы, число разных типов хозяев легко усматривается и порядок паразитарной системы (двучленная, трёхчленная или многочленная) никогда не вызывает сомнения.

Что касается возбудителей с недифференцированным жизненным циклом (вирусы, бактерии и пр.), то формальные границы между типами хозяев становятся менее резкими и разграничение сложной трёхчленной и многочленной паразитарной системы в ряде случаев становится несколько условным. Это особенно очевидно при рассмотрении экологически дифференцированных сложных трёхчленных паразитарных систем, вроде тех, которые образует американский западный лошадиный энцефаломиелит (Штейнхауз 1950; Нельзина 1951). Здесь имеются два типа позвоночных-хозяев (птицы и копытные) и два типа переносчиков (гнездовые клещи и комары), и каждый из этих четырёх типов хозяев играет в циркуляции вируса свою особую роль. Хотя циркуляция вируса в системе «птица–клещ» и может совершаться без участия остальных хозяев, очень может быть, что длительное существование вируса невозможно без прохождения его через комаров и копытных. Весьма вероятно, что рассеяние вируса по новым гнёздам без помощи комаров и копытных шло бы недостаточно интенсивно, чтобы покрыть убыль, проистекающую из зимнего разрушения старых гнёзд и вымирания их клещевых микропопуляций.

Таким образом, можно думать, что все четыре типа хозяев западного энцефаломиелита и последовательная их смена необходимы для поддержания популяции возбудителя, и тогда, формально применяя данное выше определение, эту систему пришлось бы считать не трёхчленной, а многочленной (в частности, пятичленной). Однако мы условились считать трёхчленными все паразитарные системы, где возбудитель циркулирует между одним или несколькими позвоночными-хозяевами и одним или несколькими кровососущими членистоногими, независимо от степени экологической дифференцировки этой системы, так как все различия в той роли, которую играют в циркуляции возбу-

дителя различные виды позвоночных и различные виды кровососущих членистоногих, менее существенны, чем различия между этими двумя основными типами хозяев. Другими словами, мы будем считать трёхчленными все те паразитарные системы, в которых имеется один или несколько видов позвоночных-хозяев и один или несколько видов членистоногих-переносчиков, даже и в тех случаях, когда и хозяев, и переносчиков можно разбить на группы, играющие несколько различную роль в жизненной схеме возбудителя. Такого рода трёхчленные паразитарные системы мы будем называть **дифференцированными сложными трёхчленными системами**[*]. Свойственны они, кроме западного энцефаломиелита, также энцефалиту Сен-Луи и, очевидно, многим другим трансмиссивным болезням. Общая схема: поддержание устойчивости очагов во времени при помощи набора гнездово-норовых кровососов из числа паразитиформных клещей и блох и широкое рассеивание возбудителя при помощи пастбищных иксодид[†] и комаров, вероятно, встречается очень часто, и подобный тип дифференцированных трёхчленных систем, очевидно, лежит в основе очагов целого ряда болезней, для которых единственными переносчиками считались пастбищные иксодиды или комары. Дальнейшее изучение эпизоотологической роли гнездово-норовых кровососов обещает в этом направлении целый ряд открытий (ср.: Левкович, Тагильцев 1956).

Заключение

Учение о круговороте форм, наряду с учением о круговороте материи и круговороте энергии, представляет один из важнейших разделов симфизиологии, или учения о жизни живого покрова Земли. Круговорот форм есть совокупность процессов, обусловливающих качественный и количественный состав биоценоза и циклические изменения его состава во времени. К числу важнейших факторов круговорота форм относятся процессы взаимодействия между различными видовыми популяциями, входящими в состав биоценоза. Две или несколько взаимодействующих видовых популяций образуют **биоценологическую систему**, или **группу коактирующих видов**. Общая система биоценологических связей (взаимодействий) между всеми популяциями – сочленами биоценоза составляет основу его симфизиологической струк-

[*] Точнее было бы сказать – высоко дифференцированные, так как степень дифференцированности сложных трёхчленных паразитарных систем может быть весьма различной. Заметим, что сложные двучленные паразитарные системы также могут быть слабо или сильно дифференцированными; так, в жизни клеща *Alectorobius asperus* все его многочисленные хозяева-прокормители играют более или менее одинаковую роль, тогда как хозяева *Ixodes ricinus* распадаются, хотя и не совсем чётко, на три группы, за счёт каждой из которых питается одна из трёх фаз развития этого клеща. В силу этого *I. ricinus*, вместе со всеми своими прокормителями, образует в заселяемых им биотопах дифференцированные сложные двучленные паразитарные системы.

[†] Пастбищные иксодиды, благодаря своей долговечности и трансовариальной передаче возбудителей, играют роль не только в широком рассеивании возбудителя, но и в поддержании устойчивости очагов.

туры, его **биоценологический коннекс**. Биоценологические связи бесконечно разнообразны (опыт их классификации см.: Беклемишев 1951), поэтому и биоценологический коннекс многовидовых биоценозов чрезвычайно сложен. Подходя к его изучению аналитически, мы изучаем отдельные типы коактирующих групп видов и связанные с ними процессы межпопуляционных взаимодействий. В настоящей работе сделана попытка классификации паразитарных систем, основанных на взаимодействии типа паразит–хозяин. Паразитарные системы классифицируются по степени их сложности (системы двучленные, трёхчленные и многочленные, простые и сложные), и рассматриваются переходы между ними. Классификация эта не представляет собой самоцель: она должна облегчить изучение паразитарных связей и связанных с ними эпизоотологических процессов и расчистить дорогу к изучению их эволюции. Аналогичная классификация возможна и в случае других всевозможных типов коактирующих групп (хищник–добыча, нидикол – строитель гнезда, опылитель – опыляемое растение и пр.), и в ряде подобных случаев она также сможет внести ясность во многие вопросы.

Литература

Беклемишев В.Н. 1931. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // *Тр. по защите растений* **1**, 2: 278-358.

Беклемишев В.Н. 1942. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих двукрылых // *Мед. паразитол.* **11**, 4.

Беклемишев В.Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // *Мед. паразитол.* **14**, 1: 4-11.

Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // *Бюлл. МОИП* 56, 5: 3-30.

Беклемишев В.Н. 1954. Популяционная биология как одна из теоретических основ борьбы с комарами // *Тез. докл. науч. сессии АМН СССР по вопросам краев. патол.* Ташкент.

Беклемишев В.Н. 1954а. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития // *Мед. паразитол.* **23**, 1: 3-20.

Беклемишев В.Н. 1955. Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней, поражающих человека // *Зоол. журн.* **34**, 1: 3-16.

Беляева М. Я. 1955. К вопросу природной очаговости трихинеллеза в лесах Беловежской Пущи // *8-е совещ. по паразитол. проблемам ЗИН АН СССР: Тез. докл.* Л.

Высоцкий Г.Н. 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // *Тр. Бюро по прикладн. бот.* 10/11 (84).

Гаузе Г.Ф. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore.

Гиляров М.С. (1954) 2015. Вид, популяция и биоценоз // *Рус. орнитол. журн.* **24** (1098): 247-259.

Добрынина Л.И. 1956. Способность *Ixodes persulcatus* присасываться к насекомым // *Мед. паразитол.* **25**, 2: 166-167.

Замский С.И. 1954. Дипломная работа. Моск. ун-т, каф. энтомологии. М.

Канделаки С.П. 1941. *Кавказский клещевой возвратный тиф*. Тбилиси: 1-43.

Киршенблат М.Д. 1938. Жуки стафилины в гнездах *Citellus pygmaeus* Pall. // *Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол.* **26**, 1/2.

Крышталь А.Ф. 1955. Состояние и задачи разработки экологической терминологии // *3-я Экол. конф.: тез. докл.* Киев, **4**.

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 заражённых гамазовых клещей // *Мед. паразитол.* **25**, 3.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera) // *Зоол. журн.* **33**, 4: 822-840.

Меркушев А.В. 1955. О круговороте трихинеллезной инвазии в природе и природных очагах её // *Мед. паразитол.* **24**, 2: 125-130.

Мошковский Ш.Д., Демина Н.А. и др. 1937. О содержании вируса лихорадки папатачи в москитах, выведенных из яиц, отложенных заражёнными самками // *Мед. паразитол.* **6**, 6.

Мошковский Ш.Д. 1950. *Основные закономерности эпидемиологии малярии*. М.

Нельзина Е.Н. 1951. *Крысиный клещ Bdellonyssus bacoti. Сравнительно-паразитологическое исследование*. М.

Павловский Е.Н. 1946. *Руководство по паразитологии человека*. М., **1**.

Петрищева П.А., Алымов А.Я. 1939. О трансэмбриональной передаче москитами вируса лихорадки папатачи // *Арх. биол. наук* **53**, 1.

Поспелова-Штром М.В. 1953. *Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение*. М.

Преображенская Н.К., Преображенский А.А. 1955. Опыт лабораторного культивирования некоторых видов гамазовых клещей – эктопаразитов грызунов // *Зоол. журн.* **34**, 2: 300.

Чеботаревич Н.Д. 1950. К изучению эндемического (клещевого) рекурренса и клещей Ornithodorini в Ставропольском крае // *Мед. паразитол.* **19**, 6.

Штейнхауз Э. 1950. *Микробиология насекомых*. М.

Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T.H., Schmidt K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*, Philadelphia; London.

Clemets F.E., Shelford V.E. 1949. *Bio-ecology*. New York; London.

Geigy R., Wagner O., Aeschlimann A. 1954. Transmission genitale de la *Borrellia duttoni* chez *Ornithodoros moubata* // *Acta tropica* **11**: 81-82.

Martini E. 1932. Die Seuchen als biosoziologische Erscheinungen // *Biologe* **1**, 10.

Riley G. 1947. A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank // *J. Marine Res.* **6**, 2.

Ross R. 1911. *The Prevention of Malaria*. London.

Strode G.K. (ed.) 1951. *Yellow fever*. New York; Toronto; London.

Tischler W. 1949. *Grundzüge der terrestrischen Tierökologie*. Braunschweig.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1163**: 2415-2425*

О распространении и экологии соловьёв *Luscinia calliope*, *L. sibilans* и *L. cyane* в междуречье Оби и Енисея

С.С.Москвитин

*Второе издание. Первая публикация в 1972**

В 1926-1966 годах, занимаясь изучением птиц юго-востока лесной зоны Западно-Сибирской низменности, мы получили некоторые сведения по распространению и экологии соловья-красношейки *Luscinia calliope*, соловья-свистуна *L. sibilans* и синего соловья *L. cyane*.

Основная часть материала собрана в радиусе от 30 до 70 км вокруг Томска, а также в бассейне реки Чулым (среднее течение). Кроме этого, работы проводились на северных реках – Кети, Тыме и в левобережье Оби. Южная часть района исследования, от междуречья Кети и Чулыма до лесостепи характеризуется наиболее дренированными почвами и преобладанием в настоящее время вторичных лесов, состоящих из пихты, ели, кедра, берёзы и осины. В них встречаются значительные острова темнохвойной тайги, идущей от гор и предгорий Кузнецкого Алатау. Следует отметить, что площадь некогда обширных темнохвойных формаций описываемого района в течение последнего столетия значительно сократилась в большей степени из-за хищнического истребления человеком, уступив место вторичным лиственным лесам и смешанным ассоциациям (Шумилова 1962). Таким образом, неоднородные леса юго-востока носят смешанный характер древостоя и, несомненно, создают новые экологические условия для птиц, отличные от таковых в обычной темнохвойной тайге. Вероятно, они во многом и способствовали расширению ареала некоторых пернатых в Западной Сибири, а в частности соловьёв. Территория же бассейнов Кети и Тыма покрыта преимущественно заболоченной темнохвойной тайгой, со слабым развитием травяного покрова. Смешанные ассоциации здесь хорошо выражены только по рекам. Кроме этого, лесные формации в районе исследования представлены обширными сосновыми борами.

Соловей-красношейка *Luscinia calliope*

Соловей-красношейка является обычным видом. Он встречается почти в любом типе леса. Определяющим его распределение в них служит наличие хорошо развитого подлеска, подроста, травяного яруса,

* Москвитин С.С. 1972. О распространении и экологии соловьёв в междуречье Оби и Енисея // *Орнитология* **10**: 173-181.

захламлённости, чередования зарослей с полянами и рединами. Поэтому из-за отсутствия подчас этого необходимого комплекса биотопических элементов встретить красношейку в глубине лесных массивов северной тайги и сосновых боров почти невозможно. Здесь он концентрируется по берегам рек, речек, ручьёв, их террасам и в пойменных лесах. Численность его составляет 2-5 пар на 1 км береговой полосы.

На юге же благодаря постоянной хозяйственной деятельности человека и сильного развития светлых недолговечных лиственных лесов с хорошим травяным покровом существуют более благоприятные экологические условия для обитания красношейки. Поэтому здесь он распространён повсеместно. Тем не менее предпочитает гнездиться в смешанных лесах, средняя плотность около 6-9 пар/км^2 (1962-1964 года).

Наиболее ранний прилёт этого вида под Томск отмечен нами 24 мая 1964 (река Басандайка), а наиболее поздний – 5 июня 1962 (деревня Халдеево). В пределах этих сроков прилетает красношейка и в северных районах (Москвитин 1966). Массовый прилёт, как правило, начинается через 3-4 дня после прилёта первых особей. Особенно интенсивный пролёт отмечен нами 9-11 июня 1962 в окрестностях деревни Халдеево. К 16 июня пары заняли гнездовые участки, а 18 июня отмечена повышенная активность самцов, которые гонялись за самками. Это говорит, вероятно, о начале спаривания.

Весной красношейки летят поодиночке или небольшими стайками по 2-6 экземпляров. Самцы поют уже на пролёте. По мере занятия гнездовых участков птица выбирает наиболее подходящие места для пения. Такими излюбленными местами для утреннего пения служат сухие сучья поваленных деревьев, высокие осиновые пеньки, особенно с неотвалившейся вершинной частью дерева, сухие ветки кустарников, освещаемые солнцем. Редко поёт на вершинах сухостойных деревьев средней величины среди высоких кустарников. Причём очень часто можно видеть поющего самца на одном и том же месте. Такое явление была отмечено также Р.Л.Наумовым (1962). Спугнутый присутствием человека самец обычно сразу не улетает, а, спускаясь по веточкам, исчезает в нижних ярусах растительности, и нередко сразу возобновляет там пение или же скрытно перелетает в другое место. На новом месте также быстро начинает петь, но становится более осторожным. Пение отдельных самцов можно слышать вплоть до августа. Такая значительная продолжительность пения связана с очень растянутым сроком размножения у этого вида по всему району исследования. Так, например, на реке Тыме (село Напас) слётки одинаковой величины были добыты в 1965 году 12, 21 июля и 20 августа. Такая же картина наблюдается и в других местах района. Тем не менее, нет достаточного основания считать наличие у красношейки двух кладок в год.

Нами изучено 7 гнёзд этого вида и добыты слётки из 12 выводков.

Наиболее ранние кладки отмечены в июне. Так, неполная кладка из 3 яиц найдена 26 июня, а в гнезде, найденном 29 июня, все 6 яиц уже были сильно засижены. В то же время А.М.Гынгазовым 2-4 июля 1959 отмечено гнездо с 5 свежими яйцами. Найденные в середине июля гнёзда содержали как птенцов, так и яйца. В одном гнезде 16 июля находилось 4 покрытых пеньками птенца, а во втором 17 июля два уже вылетели и маленький кукушонок, который вывелся очень поздно, погиб в гнезде от голода. Почти в то же время, 11 июля в другом гнезде находились 4 яйца. При просвечивании на солнце отчётливо был виден маленький эмбрион (6.5×4.5 мм). Птенцы вывелись 20 июля. И, наконец, самая поздняя кладка, состоящая из 2 яиц, была найдена 31 июля. Гнездо находилось вблизи реки на затопляемом весенним половодьем участке, где до июля стояла вода. 11-12 августа птенцы благополучно покинули это гнездо. Несмотря на такую растянутость сроков размножения, всё же пик вылета птенцов из гнёзд существует и приходится на вторую декаду июля.

Гнёзда красношейки очень часто располагаются у основания куста или маленького дерева. Обычно они находятся на возвышенной части микрорельефа – небольшой злаковой, осоковой кочке или подобной возвышенности. В этом случае задняя стенка гнезда, как правило, упирается в неё, и она помогает поддерживать купольный свод над лотком. Когда такой кочки нет, птица делает полусвод и входное отверстие находится не сбоку, а ближе к вершине.

Почти все найденные гнёзда имели шароподобную форму. Отверстие летка находилось сбоку, в верхней части гнезда. Диаметр его колебался в пределах 61-63 мм. Наружный поперечник гнёзд (3) составлял 148×140, 210×152, 185×162 мм, высота 81, 98, 122 мм; поперечник лоточка 58×57; 60×55; 72×72; глубина лоточка 30,31 и 38 мм. Толщина стенок колебалась в пределах 34-82 мм. Характерно, что стенки лотка составляют одно целое со сводом купола и выстилки лотка как таковой нет. Основу строительного материала составляли стебли и листья мелких злаков, которые образовывали каркас, заполненный эпифитными мхами. В гнёздах, имевших меньшее количество мха, увеличивалось количество листьев осины. В значительно меньшем числе отмечены стебли крупного таёжного разнотравья, лесного хвоща, веточки и серёжки осины и кустарников.

Средние размеры яиц (n = 74) 20.9×15.2 мм.

Выводки красношеек распадаются довольно быстро. Одиночные молодые птицы встречаются уже в конце июля.

Линька начинается с начала августа. Молодые и старые птицы, отстрелянные 10 августа 1962, находились в состоянии интенсивной линьки. У поздно гнездящихся особей линька наступает несколько позже. Тем не менее у двух самцов, ещё кормивших слётков во второй

половине августа, первостепенные маховые уже начали сменяться.

Отлёт проходит незаметно в сентябре. В отдельные годы с тёплой осенью – заканчивается в начале второй половины октября (1966), т.е. с приходом первых значительных заморозков.

Соловей-свистун *Luscinia sibilans*

Соловей-свистун, в отличие от красношейки, является новым видом в орнитофауне района исследования. В настоящее время распространился на запад почти до Оби (Гынгазов, Москвитин 1965). Он найден не только в районе Томска и отмечен на реке Кети, но и является обычным в бассейне среднего Чулыма (посёлки Центрополигон, Четь-Конторка) вплоть до лесостепи. В то же время этот вид не обнаружен севернее – в среднем течении Кети, Тыма и западнее Оби.

Таким образом, граница распространения свистуна в Западной Сибири, вероятно, проходит, начиная с нижнего Елогуя (Гладков 1954) на юг, включая верховья Кети и её притоков, захватывает среднее течение Чулыма и район Томска. В низовьях Чулыма этот вид, вероятно, не встречается. Западная граница этого «языка» очень близка к 85° восточной долготы (правобережье Оби, Тома и отроги Салаира). На юге, исключая лесостепную и степную зоны, свистун распространяется далее – в горные системы Кузнецкого Алатау, Саян и Горную Шорию. Здесь, по устному сообщению студента Сухорослого, соловей-свистун встречается по всей лесной части.

Несомненно, что этот вид продолжает расселяться и поэтому границы его распространения в Западной Сибири, вероятно, ещё не установились. В пользу этого говорит тот факт, что свистун не был найден в описываемом районе предыдущими исследователями (Залесский, Залесский 1915; Иоганзен 1923, 1955; и др.) и стал гнездиться под Томском, видимо, с первой половины 1950-х годов. Численность его продолжает нарастать. С 1965 года свистун стал отмечаться на весеннем пролёте в городских рощах, парках и больших садах. На необычно интенсивный весенний пролёт этого вида в 1966 году под Анжеро-Судженском обратил внимание зоолог Н.Г.Шубин, который ежегодно работает там на стационаре. Здесь в первой декаде июня он часто слышал одновременное пение 4-5 самцов.

Изменяются и сроки прилёта у этого вида. Если в 1962 году на стационаре под Томском (деревня Халдеево) первые свистуны появились 5 июня, то в 1963 году, несмотря на затяжную холодную весну, почти на неделю раньше – 29 мая. Эти факты являются, видимо, следствием сравнительно недавнего заселения ими данной территории.

Массовый прилёт обычно начинается в среднем через 3-7дней после появления первых птиц и проходит с 5-7 до 15 июня. Поют соловьи-свистуны уже на пролёте. Летят обычно поодиночке или очень

рассредоточенными группами. По прилёте самцы быстро занимают гнездовые участки. Сначала они издают трели, сидя в кроне деревьев первого яруса. В период же размножения они, как правило, поют на высоте подлеска. Кроме того, в этот период их пение можно слышать весь день. Собирая корм для птенцов, они часто издают тихую и более мелодичную трель и этим как бы определяют размеры своего охотничьего участка.

Наиболее излюбленными местами обитания этого вида в мозаике лесов являются смешанные, лиственно-темнохвойные разноярусные ассоциации с хорошим подлеском из черёмухи, калины, акации и т.п., а также подростом ели и пихты, с чередованием загущённых и более разреженных участков. В таких лесах местами численность свистуна достигает 8-15 пар на 1 км^2. В разноярусных захламлённых участках елово-пихтовых лесов плотность свистуна составляет максимально 10-11 пар/км^2. Значительно реже встречается этот вид в осинниках с хорошим осиновым подростом и отдельными пихтами (0.5 пар/км^2).

Сроки размножения довольно сжаты. Нами под Томском в смешанном лесу было найдено два гнезда. Первое – 9 июля 1962 содержало 4 голых птенцов, у которых начали появляться пеньки контурного пера. Гнездо выглядело довольно массивным (вес 76 г). Помещалось на уступе в вывороченном корневище упавшей пихты на высоте 1.5 м от земли. Внешний диаметр гнезда равнялся 154×156 мм. Минимальная высота его достигала 60, а свисавшей с уступа части 101 мм. Лоток имел в поперечнике 58×61 мм и глубину 35 мм. Толщина стенок гнезда колебалась в пределах 41-51 мм. Птенцы лежали на земле, которая осыпалась с верхней части корневища и заполнила весь лоток. Впоследствии по мере роста они выпадали из гнезда.

Второе, найденное 11 июля 1966 с 6 птенцами и одним жировым яйцом (19.1×15.4 мм) находилось в дупле большого осинового пня у ручья, текущего по дну лога. Выходное отверстие в виде выгнившего сучка было расположено в 3 м от земли. В верхней части дупла находилась узкая щель, через которую попадал свет. Гнездо располагалось в 27 см ниже летка и имело меньше строительного материала, чем первое (48 г). Размеры также были отличны. Диаметр его в поперечнике составлял 102×105, высота – 81 мм. Лоток имел размеры 63×64 и глубину 56 мм. Вполне допустимо, что он был несколько разбит и углублён птенцами.

Строительный материал в гнёздах был почти одинаков, но варьировал в пропорции. Тем не менее, в обоих гнёздах свыше 15% объёма приходилось на луб осины, мхи, стебли крупного таёжного разнотравья, мелкие злаки и осоки. Встречались листья, их черешки, корешки, кора и серёжки осины, мелкие веточки ели, пихты и лесной хвощ.

Из обоих гнёзд птенцы вылетели 17 июля. Причём во втором гнезде

с большим количеством птенцов (6) вылет проходил почти 2 суток.

Примечательным является также то, что в период выкармливания птенцов эти обычно скрытные и осторожные птицы при подходе к гнезду не улетают дальше 1.5-6 м. Самка появляется обычно первой у гнезда и на её призывное резкое *«цисси, цисси»* моментально прилетает самец. Кроме уже сказанного, только вылетевшие из гнезда птенцы были отмечены 18 июля 1966. Почти в то же время 16 (2 выводка) и 22 июля 1966 в елово-пихтовом лесу были добыты неплохо летающие слётки, с ещё неполностью отросшими маховыми и рулевыми. Их кормили родители. 26 июля 1966 были отмечены «поршки», которые пролетали по 2-6 м. Таким образом, массовый вылет птенцов в районе исследования проходит с 10 по 20 июля. С окончанием кормления птенцов прекращается и пение самцов.

К 10 августа выводки соловьёв-свистунов практически не встречаются, и птицы начинают линять. Молодая птица, добытая 13 августа 1962, и взрослые самцы (4 и 8 сентября), добытые в этом же году, находились в стадии интенсивной линьки контурного пера.

Синий соловей *Luscinia cyane*

Синий соловей для Западно-Сибирской низменности был отмечен только П.М. и И.М. Залесскими (1915). На его редкость также указывает отсутствие экземпляра с этой территории в большом музее Томского университета. Но в нём есть экземпляр молодого самца из окрестностей села Бахты на Енисее. Это даёт основания предполагать о более северном распространении синего соловья как в Средней, так и в Западной Сибири. Таким образом, вероятная граница распространения этого вида идёт от устья Бахты по левобережью Енисея и в районе среднего течения Чулыма и Томска образует западный «язык», а затем, захватывая весь бассейн Томи, проходит на Алтай.

В характере распределения по биотопам у синего соловья наблюдаются отличия от других соловьёв. Особенно важным элементом растительных ассоциаций, с которыми связан синий соловей, являются загущённые лесопосадки. Поэтому его чаще всего можно встретить по опушкам, обочинам малоезженных дорог в темнохвойных и смешанных лесах. Лиственных лесов этот соловей избегает, но встречается в них при наличии куртинного темнохвойного молодняка. Ещё реже он встречается в густом мелком осиннике или в загущённой поросли мокрых сосновых боров, граничащих с речными долинами. Не менее характерным является его тяготение к всхолмленному рельефу – склоны логов, береговые террасы и т.п.

Наивысшая численность этого вида в елово-пихтовых лесах достигает 20 пар на 1 км^2. Несколько выше плотность синего соловья в бассейне среднего Чулыма (Четь-Конторка – Тонгул). Здесь 18 июня 1966

на маршруте длиной в 47 км зарегистрирован 91 поющий самец.

Прилетает этот вид несколько позже, чем другие соловьи. Под Томском в 1962 и 1964 годах появление первых синих соловьёв наблюдалось 10 июня, а в окресностях Четь-Конторки в 1966 году в это же время самцы уже держались и беспокоились в пределах определённых участков. Надо полагать, что эта разница в сроках не очень велика. Массовый прилёт в окрестности Томска проходит 14-16 июня и почти совпадает с таковым у красношейки и свистуна, а по характеру напоминает прилёт последнего. На пролёте самцы нередко поют в 20-30 м друг от друга. С появлением птенцов пение почти прекращается, но самое высокое колено песни самца, охраняющего гнездовой участок, можно слышать вплоть до распадения выводков.

Сроки размножения у синего соловья несколько более сжаты, чем у предыдущих. Нами было найдено 6, 9 и 15 июля 1962-1966 годов 3 гнезда с птенцами. Соответственно 14, 10 и 17 июля они вылетели.

Первое гнездо располагалось между расходящимися от ствола выступами комлевой части пихты (диаметром 20 см), растущей на склоне оврага, поросшего елово-пихтовым лесом (сомкнутость 0.7) с угнетённым травяным покровом. В радиусе 5 м вокруг гнезда растения подлеска и подроста отсутствовали. В гнезде находилось 6 голых птенцов. Их обогревала самка, которая буквально вылетела из-под ног. Лоток имел в поперечнике 62×67 и 35 мм в глубину.

Второе гнездо находилось у заброшенной дороги, в пониженном и сыром участке смешанного леса с осоковым и вейниковым кочкарником. Оно было зажато с боков двумя небольшими кочками и поэтому несколько вытянуто в одном направлении. С тыльной стороны изогнутая прикорневая часть маленькой пихты (190 см), поросшая мхом и осокой, прикрывала гнездо сверху. В гнезде находилось 4 готовых к вылету птенца.

Третье гнездо синего соловья располагалось на небольшой ровной полянке в окружении крупного пихтового подроста, кустов черёмухи и калины. Гнездо находилось в полудупле трухлявого осинового пенька (диаметром 12 см), у которого сбоку у основания вывалилась сердцевина. В нём было 6 птенцов, также вполне готовых к вылету.

Надо отметить, что все гнёзда сделаны крайне примитивно. Они представляли собой небольшие естественные углубления, выстланные очень небольшим количеством строительного материала весом от 9.8 до 14.9 г. Гнёзда располагались в таком месте, что имели обычно одну выходную сторону. Стенка гнезда в этом месте была утолщена, образуя бортовой валик до 40 мм толщиной. Вход в гнездо прикрывался нависавшей травой. Главным строительным материалом служили черешки и сосудистая система листьев осины (85-95%), а в одном гнезде её же лубяные волокна. Остальное приходилось на кедровую хвою, веточки

пихты, сухие листья, корешки и веточки осины, стебли злаков и листья осоки.

Помимо этих гнёзд, нами в период с 17 по 24 июля 1961-1966 были добыты слётки из 9 выводков. Из них только у одного экземпляра, 23 июля 1964, рули и маховые уже отросли, но при основании их ещё были заметны следы перьевых чехликов. Все остальные были много меньше (Москвитин 1965).

Таким образом, вылет основной массы птенцов синего соловья совпадает с таковым у свистуна и имеет лишь незначительные отклонения в пределах этого срока. Ко времени полного отрастания перьевого покрова выводки, как и у предыдущих соловьёв, распадаются, и птицы ведут самостоятельный, очень скрытный образ жизни.

Линька начинается сразу вслед за распадом выводков, проходит бурно и к концу августа, вероятно, заканчивается. Добытый в зарослях тальника на Чулыме 23 июля 1964 молодой самец уже почти совсем закончил линьку и накопил значительное количество подкожного жира. По всей вероятности, этот экземпляр следует отнести к отлётным. Отлёт синего соловья происходит незаметно и заканчивается, видимо, раньше, чем у свистуна.

★ ★ ★

Известный интерес представляют некоторые моменты поведения, развития, суточной активности и питания соловьёв. Изложенные ниже данные были получены в результате продолжительных наблюдений за гнёздами с помощью оптических приборов и перевязки пищеводов птенцов по общепринятой методике.

Птенцы соловьёв развиваются так же быстро, как у большинства дроздовых. В общей сложности они проводят в гнезде 10-12 суток. В больших выводках (6-7 птенцов) последние могут покидать гнёзда на 13-й день. В маленьких (4-2 птенца) – вылет происходит почти одновременно (30-60 мин). Как правило, бóльшую заботу о первых вылетевших птенцах проявляет самец, который заметно реже, чем самка, начинает прилетать к гнезду. В случае передержки птенцов, он раньше, чем самка, бросает кормить. В ряде случаев приходилось наблюдать явное разделение вылетевшего выводка на две группы, из которых одну «обслуживает» самка, а другую – самец. Каждый из них проявлял больше тревоги в месте схоронения «своих» птенцов и нередко оставался при этом в одиночестве. Таким разделением выводка, вероятно, поддерживается высокий уровень кормления широко разбежавшихся птенцов. С дальнейшим ростом их заметить самку, особенно у синего соловья, становится почти невозможно. Видимо, она раньше, чем самец, утрачивает инстинкт заботы о потомстве.

За день до вылета птенцы приблизительно достигают веса своих

родителей и даже выше. Однако в первые дни вылета наблюдается уменьшение их веса на 2-4 г, главным образом за счёт большой активности и более низкой внешней температуры, нежели в гнезде.

Если говорить о суточной активности взрослой пары, то здесь наблюдаются изменения в связи с изменением возраста птенцов. Лучше это прослежено у красношейки. В первый день после вылупления птенцов самка редко слетает с гнезда. Самец приносит корм, который она скармливает птенцам, а иногда съедает сама. На вторые сутки самка уже приносит корм намного чаще, но не больше, чем 1-3 раза в час. На третьи – частота кормления становится обычной, но не достигает максимума. Он наступает тогда, когда подросшие птенцы «не разрешают» самке обогревать их днём, а беспокоятся и выталкивают её. После этого она летит за кормом.

Частота прилётов с кормом к гнезду имеет тенденцию возрастать до определённого предела, но не является строгой и постоянной величиной ни для вида, ни даже для пары. Она зависит от значительного количества причин, которые подчас трудно анализировать (индивидуальные особенности и т.п.). Однако общим правилом является её падение перед вылетом. Так, например, если за сутки перед вылетом частота прилёта с кормом равнялась у красношейки 36, у свистуна 106 и у синего 134 раза, то в это же время в день вылета она составляла соответственно 18, 87 и 88 раз. Столь существенное снижение активности кормления приводило к вылету птенцов под одобрительные позывы родителей. Оставшиеся в гнезде уже на 2-3-й день получали корма в два раза меньше обычного, вплоть до полного прекращения кормления. Участие самца и самки в выкармливании птенцов у рассматриваемых видов имеет свои различия. Например, самец-красношейка кормит чаще, чем самка. У синего соловья, наоборот, большее участие принимает самка. У двух пар свистунов наблюдались индивидуальные различия при почти одном возрасте птенцов: в одном чаще кормил самец, а в другом – самка. Средний вес корма, приносимого самцами за один раз, был несколько выше, чем у самок. Но это существенно не меняло общей картины.

Чаще всего соловьи кормят одного птенца за один прилёт, но нередко двух и даже трёх. Таким образом, наилучшим показателем интенсивности выкармливания является не просто число прилётов с кормом, а количество накормленных птенцов и вес приносимого корма. Как показали наблюдения, между этими числами имеется значительная разница.

Большое значение в этом имеет количество птенцов в выводке. В меньшем выводке птенцы обычно получают больше корма, чем в большем, если условия гнездования не резко разнятся. Теоретически это явление должно приводить к более быстрому вылету птенцов в ма-

леньких выводках. Действительно, у красношейки, например, в выводке из 2 птенцов они быстрее достигли максимального веса, чем в выводке из 4. Но этого было, вероятно, недостаточно. Кроме того, мы не наблюдали, чтобы раньше положенного срока родители изменяли характер поведения у гнезда и снижали частоту кормления. Поэтому естественно, что у птенцов не возникала потребность покинуть его.

Частота прилётов с кормом к гнезду также имеет свои видовые особенности. Например, она наивысшая у синего и наименьшая у красношейки. Но несмотря на это, за «рабочий день» последний приносил больше корма, чем, скажем, свистун (см. таблицу). У синего же соловья эта величина была выше за счёт значительно большего количества прилётов. При этом нужно отметить, что у красношейки в среднем бывает меньше птенцов, чем у этих видов.

Интенсивность выкармливания птенцов у соловьёв

Вид	Число исследованных проб	Максимальный вес корма, приносимого за 1 раз (мг)	Средний вес корма, приносимого за 1 раз (мг)	Средний вес корма, приносимого за «рабочий» день (г)
Luscinia calliope	6	395	252	34.9
Luscinia sibilans	35	250	131	34.6
Luscinia cyane	9	175	107	46.8

Не следует забывать, что частота прилёта с кормом в разных гнёздах одного вида зависит от численности и видового состава беспозвоночных. Все гнездовые участки различны по своей кормности. Таким образом, частоту прилётов с кормом уже поэтому нельзя считать постоянной величиной. Она имеет свои порой значительные колебания, особенно в сторону увеличения, не связанные, в общем, ни с погодой, ни с какими другими временными причинами (появление врагов и т.д. и т.п.).

Если в суточной активности этих видов существует значительная разница, то в питании она не выражена столь резко*. Корм соловьёв чрезвычайно разнообразен. Особенно большое значение в составе птенцового корма играют гусеницы чешуекрылых, а в составе пищи взрослых – жуки. Визуальные наблюдения за гнёздами во многих десятках случаев подтверждают данные таблиц. С помощью зрительной трубы 47-кратного увеличения удалось установить, что не очень редки в корме птенцов дождевые черви и встречаются они у всех этих видов.

Безусловно, встречаемость в корме тех или иных групп беспозвоночных и частота прилёта с кормом связана с их общей численностью.

* Определение беспозвоночных произведено доцентом В.М.Поспеловой (ТГУ) и старшим научным сотрудником Г.С.Золотаренко (СО АН СССР), за что автор приносит свою благодарность.

Так, например, гусеницы встречались чаще в 1962 году, когда их численность была высокой. Дождевые черви значительно чаще появлялись в дождливый период, когда выползали из своих убежищ и становились лёгкой добычей. Только во время массового размножения боярышницы *Aporia crataegi* (1966 год) её куколки и имаго встречались у всех соловьёв. Высокая численность листоедов и муравьёв объясняет их повышенное количество в желудках взрослых птиц.

Состав корма зависит и от биотопа. Например, многоножки очень часто встречались у красношейки, который загнездился в захламлённом и тенистом елово-пихтовом лесу.

Отсутствие массовых видов, большинство из которых вредные, или невысокая их численность ведут к тому, что в корме соловьёв увеличивается видовое разнообразие и процент полезных видов. Например, у красношейки, который загнездился в месте, где долгое время стояли паводковые воды и травянистая растительность почти отсутствовала, только в одной августовской пробе было зарегистрировано 9 видов различных беспозвоночных. Подобное отмечалось во всех остальных пробах из этого места. Причём в каждой присутствовали полезные – пауки. Вообще же в корме птенцов соловьёв отмечено 55-70% вредных и только 7-15% полезных беспозвоночных.

Таким образом, появление в орнитофауне лесов юго-востока Западной Сибири нового вида птиц (соловья-свистуна), увеличение численности другого (синего соловья) и широкое распространение третьего (красношейки) является положительным и интересным фактом.

Литература

Гынгазов А.М., Москвитин С.С. 1965. О распространении некоторых птиц в таёжной зоне Западной Сибири // *Орнитология* **7**: 71-75.

Залесский П.М., Залесский И.М. 1915. Заметки о птицах окрестностей Томска // *Орнитол. вестн.* 3: 211-222.

Иоганзен Г.Э. 1923. По Чулыму. Отчёт о зоологических экскурсиях, предпринятых в январе 1919 г., летом и осенью 1915 г. в восточной части Томской губ. // *Изв. Томск. ун-та* **72**: 1-68.

Москвитин С.С. 1965. К распространению и экологии соловья-свистуна и синего соловья в Западной Сибири // *Новости орнитологии*. Алма-Ата: 252-253.

Москвитин С.С. 1966. К экологии дроздовых юго-востока лесной зоны Западной Сибири // *Вопросы зоологии*. Томск.

Наумов Р.Л. (1962) 2013. О биологии некоторых птиц Средней Сибири // *Рус. орнитол. журн.* **22** (881): 1388-1398.

Гладков Н.А. 1954. Семейство дроздовые Turdidae // *Птицы Советского Союза*. М., **6**: 398-621.

Шумилова Л.В. 1962. *Ботаническая география Сибири*. Томск.

Johansen H. 1955. Die Vogelfauna Westsibiriens // *J. Ornithol.* **96**: 58-91, 382-410.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1163**: 2426*

Короткоклювые экземпляры вальдшнепа *Scolopax rusticola* из северо-западной части России

В.Г.Высоцкий

*Второе издание. Первая публикация в 2011**

Согласно разным источникам, у вальдшнепов *Scolopax rusticola* из северо-западной части области гнездования нормальная длина клюва в среднем составляет около 73-74 мм с пределами вариации от 63 до 82 мм. В Западной Европе, преимущественно на зимовках, изредка добывали особей с аномально коротким клювом (менее 50 мм). В последнее время число таких птиц увеличивается.

Первый известный для Северо-Запада России короткоклювый самец вальдшнепа (длина клюва 40.5 мм) был добыт нами на тяге 1 мая 2004 севернее Санкт-Петербурга. Пролётная молодая птица (длина клюва 41 мм) была окольцована нами на окраине Санкт-Петербурга 28 октября 2009. Ещё один самец (длина клюва 38 мм) был добыт на тяге 1 мая 2010 южнее Санкт-Петербурга и получен через знакомого охотника. Следует подчеркнуть, что добытые на тяге самцы интенсивно токовали и имели хорошо развитые семенники, их возраст был определён в один год. Оба экземпляра поступили в фондовую коллекцию Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

Все три короткоклювые особи, в отличие от прочих вальдшнепов, имели небольшое хорошо заметное утолщение в середине надклювья. В остальном короткие клювы выглядят как уменьшенные копии клювов нормальной длины. Утолщение надклювья может указывать на тератогенное происхождение укороченной формы.

Факт добычи короткоклювых вальдшнепов на тяге представляется редкой случайностью. Если исходить из числа окольцованных вальдшнепов на Северо-Западе России за 1993-2011 годы, то доля короткоклювых особей в природе составляет 3.3×10^{-4}. Сбор информации о короткоклювых экземплярах из разных регионов и выяснение их происхождения представляет значительный интерес.

* Высоцкий В.Г. 2011. Короткоклювые экземпляры вальдшнепа из северо-западной части России // *Информ. материалы рабочей группы по куликам* **24**: 76-77.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1163**: 2427-2429*

О встречах бургомистра *Larus hyperboreus* в Санкт-Петербурге и Ленинградской области

Н.П.Иовченко

Наталья Петровна Иовченко. Кафедра прикладной экологии, биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская набережная, д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: natalia.iovchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 9 июля 2015

Залёты бургомистра *Larus hyperboreus* были известны в Санкт-Петербурге и окрестностях в конце XIX – начале XX веков. В.О.Руссов (Russow 1880 – цит. по: Бихнер 1884) наблюдал его неоднократно на Неве. Один экземпляр был добыт в Галерной гавани (Büchner, Pleske 1881 – цит. по: Бихнер 1884), другой – близ Ораниенбаума в начале сентября 1882 года (Бихнер 1884). Фишер (Fischer 1872 – цит. по: Бихнер 1884) сообщает, будто убивал эту чайку несколько раз. Самка была добыта на острове Голодай (ныне остров Декабристов) 16 апреля 1897, ещё один экземпляр – 15 апреля 1903 – на отмели Гаванской косы (Бианки 1903).

В последующие десятилетия бургомистр не встречался в Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский 1983). Позже зарегистрирован дважды: 10 января 1996 на Неве была отмечена взрослая особь в стае серебристых чаек *Larus argentatus* (Александров 1997) и 21 апреля 2004 в окрестностях деревни Доможирово встречена птица в первом зимнем наряде в стае сизых чаек *L. canus* и клуш *L. fuscus* (Ковалев 2005).

29 июня 2015 на участке дамбы Комплекса защитных сооружений Санкт-Петербурга вблизи северного побережья Финского залива мною была обнаружена высохшая тушка бургомистра. Особенности окраски оперения и клюва (наличие маленького светлого пятнышка на кончике) позволили определить её как особь во втором зимнем наряде. Прекрасная сохранность экземпляра, выгоревшее и заметно поношенное контурное и полётное оперение свидетельствуют о том, что птица погибла весной, вероятнее всего, в конце апреля – начале мая. В месте её находки в весенне-летний период наблюдаются регулярные скопления крупных чаек, в основном неполовозрелых, реже взрослых, не участвующих в размножении особей серебристой чайки, изредка в небольшом количестве встречаются клуши и сизые чайки.

Все достоверно зарегистрированные к настоящему времени бургомистры, за исключением одного, отмеченного на востоке Ленинградской области, наблюдались на Финском заливе и Неве в современных

границах Санкт-Петербурга. В целом представлены три возрастные группы: второго и третьего календарного года жизни и взрослые. Подавляющее большинство залётов зафиксировано в периоды миграций. Весной они встречались в апреле (Бианки 1907), при этом все точно известные даты (с учётом перевода дат находок в XIX – начале XX веков на новый стиль) приходятся на последнюю декаду апреля (одна особь – 21 апреля и две – 28 апреля) (Бианки 1903; Ковалев 2005). Видимо, эти сроки появления бургомистра на весеннем пролёте на востоке Балтийского региона закономерны, т.к. две встречи в Псковской области также зарегистрированы 17 и 21 апреля (по новому стилю) (Зарудный 1910). Они соответствуют завершающему этапу миграций в годовом цикле (Cramp 1983) и срокам весеннего пролёта на Белом и Баренцевом морях, где он прослеживается до первой декады мая включительно (Смирнов 1926; Кафтановский 1941). Вероятно, бургомистры попадают в вершину Финского залива с Атлантического побережья, перемещаясь над Балтийским морем вместе с другими видами крупных чаек, и могут следовать далее через Ладожское и Онежское озёра к местам летнего пребывания в Арктике, что отчасти подтверждается находкой в юго-восточном Приладожье, в окрестностях Доможирово. Осенью бургомистры наблюдались в окрестностях Петербурга в середине сентября – октябре (Бихнер 1884; Бианки 1907). Зимой известна единственная встреча (Александров 1997).

Литература

Александров А.А. 1997. Встреча бургомистра *Larus hyperboreus* зимой в Санкт-Петербурге // *Рус. орнитол. журн.* **6** (11): 11-12.

Бианки В.Л. (1903) 2011. Новые и редкие птицы Санкт-Петербургской губернии // *Рус. орнитол. журн.* **20** (632): 300-306.

Бианки В. 1907. Список птиц Санкт-Петербургской губернии // *Ежегодн. Зоол. музея Имп. Акад. наук* **12**: 86-113.

Бихнер Е. 1884. Птицы С.-Петербургской губернии. Материалы, литература и критика // *Тр. С.-Петерб. об-ва естествоисп.* **13**: 361-624.

Зарудный Н.А. (1910) 2003. Птицы Псковской губернии // *Рус. орнитол. журн.* **12** (233): 903-913.

Кафтановский Ю.М. 1941. Зимовки птиц в заповеднике «Семь Островов» // *Тр. заповедника «Семь Островов»* **1**: 47-52.

Ковалев В.А. 2005. Встреча бургомистра *Larus hyperboreus* на востоке Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **14** (298): 819.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., **1**: 1-480.

Смирнов Н.А. 1926. Весенние орнитологические наблюдения в Горле Белого моря // *Докл. АН СССР*. Сер. А, февр.: 32-34.

Büchner E., Pleske Th. 1881. *Beiträge zur Ornithologie des St. Petersburger Gouvernements*. St. Petersburg (Цит. по: Бихнер 1884).

Fischer J. v. 1872. *Verzeichnis der Vögel des St. Petersburger Kreises*. Cab. J. f. O. XX: 385-390 (Цит. по: Бихнер 1884).

Cramp S., Simmons K.E.L. 1983. *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford Univ. Press, **3**: 1-913.

Russow V. 1880. *Die Ornis Ehst-, Liv- und Curlands*. Dorpat. 8. (Цит. по: Бихнер 1884).

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1163**: 2429*

Первая регистрация перепончатопалого песочника *Calidris mauri* на Сахалине

А.И.Мацына

*Второе издание. Первая публикация в 2011**

Одиночного перепончатопалого песочника *Calidris mauri* удалось наблюдать 15 сентября 2010 в смешанном скоплении кормившихся куликов (чернозобик *Calidris alpina*, песочник-красношейка *Calidris ruficollis*, монгольский зуёк *Charadrius mongolus)* во время проведения маршрутного учёта птиц в заливе Одопту, на северо-востоке острова Сахалин (Охинский район, 53°24' с.ш. 143°09' в.д.). Птица активно кормилась на илово-песчаной отмели в южной части залива и выглядела здоровой. Наблюдали кулика с расстояния 30-40 м при хорошем дневном освещении.

Характерный внешний вид (пропорции тела, включая длину клюва и ног, напоминают чернозобика, но по величине птица близка к песочнику-красношейке) позволил определить видовую принадлежность птицы на месте. Окраска соответствовала наряду молодой особи.

Данное наблюдение представляет собой первую регистрацию перепончатопалого песочника для Сахалина. Однако сведения о встречах этого вида на Камчатке, полученные в 2004-2007 годах (Герасимов и др. 2008; Мацына, Герасимов 2005), позволяют предположить его постоянное присутствие в Охотоморском регионе в качестве редкого или малочисленного пролётного вида.

Литература

Герасимов Ю.Н., Мацына А.И., Мацына Е.Л. и др. 2008. Вести из регионов. Камчатка // *Информ. материалы рабочей группы по куликам* **21**: 24-25.

Мацына А.И., Герасимов Ю.Н. 2005. Встреча перепончатопалых песочников на Камчатке // *Информ. материалы рабочей группы по куликам* **17**: 50-51.

* Мацына А.И. 2011. Первая регистрация перепончатопалого песочника на Сахалине // *Информ. материалы рабочей группы по куликам* **24**: 74-75.