

## К СТРУКТУРЕ ГНЕЗДОВО-НОРОВЫХ ЦЕНОЗОВ ЛАСТОЧЕК

В. И. Борисова

Горьковский государственный университет им. Н. И. Лобачевского

В работе показано, что в гнездах птиц аккумулируется лишь часть консортивных связей биоценоза.

Нордберг (Nordberg, 1936) один из первых показал, что стадии развития различных видов членистоногих связаны как между собой, так и с деятельностью птиц и что фауну гнезда можно рассматривать как некоторую биоценотическую единицу. Работами многих исследователей (Беклемишев, 1951; Борисова, 1968, 1969, 1972; Мулярская, 1953; Эрик и Глухова, 1974; Nordberg, 1936) показано, что среди обитателей этих «микростаций» содержатся очень характерные группы видов, принадлежащие нескольким трофическим уровням, однако вопрос о том, следует ли рассматривать эти группы как элементарные единицы биоценоза — «микроценозы», — остается открытым, так как подавляющее большинство биоценологов считают, что пространство, лишенное первичного фотосинтетического источника питания, нельзя рассматривать как жизненное сообщество, а следует считать лишь частью более обширного сообщества. В настоящее время большой популярностью у исследователей пользуются представления о консорциях как элементарных единицах биоценоза (Беклемишев, 1951; Работнов, 1973; Раменский, 1974). По мнению Нельзиной (1971), гнездовой микроценоз аналогичен понятию консорция в том широком значении, которое ему придавал Беклемишев (1951).

Данное сообщение — новая попытка с позиции популяционного подхода к изучению консорций определить и оценить место и роль гнездовых сообществ в биогеоценозах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе анализируются материалы полевых исследований 1963—1966, 1968 гг., характеризующие фауну и население гнезд городской (*Delichon urbica* L.) и береговой (*Riparia riparia* L.) ласточек в Татарской АССР. Всего было исследовано 140 гнезд береговой и 60 гнезд городской ласточек. При сборе гнезд во внимание принималось как состояние самих гнезд, так и состояние кладок, что дало возможность выяснить сезонные изменения видового состава, численности и биомассы нидиколов-артропод. Обитатели гнездового субстрата выбирались комбинированным способом: и вручную, и с помощью электрических термоэлектродов (Тагильцев, 1957).

Учитывая, что между линейными размерами мелких беспозвоночных и их весом имеются определенные соотношения (Шовен, 1970), биомасса артропод-нидиколов определялась на основе их линейных размеров по формуле:  $l^3n$ , где  $n$  — число особей определенного вида;  $l$  — длина тела в мм.

Осмотр живых птиц, отловленных с помощью японских сеток; применение липких лент, и колец, вставляемых в летные отверстия гнезд и нор; исследование почвенных проб в районе колоний позволили выяснить основные пути формирования населения гнезд.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Видовая структура.** Как и для любых сообществ вообще, для гнездово-норовых ценозов ласточек весьма типично, что большим числом особей представлено небольшое число так называемых доминантных видов: у городской ласточки 4, у береговой — 3 вида. Следует отметить, что сама по себе группа доминантов неоднородна. Степень доминирования немногих видов, ее образующих, различна (табл. 1, 2). Подавляющее большинство доминирующих по численности видов относится к категории часто встречающихся константных видов. Исключение составляют, во-первых, относительно малочисленный в период функционирования гнезд городской ласточки клещ *Dermacarus* sp., бурная вспышка размножения которого была зарегистрирована в перезимовавших гнездах весной. Во-вторых, жук *M. nidicola*, который, согласно нашим наблюдениям, использует гнезда береговой ласточки в целях размножения. Его жизненный цикл приспособлен к жизненному циклу хозяина, что выражается в совпадении во времени яйцекладок у тех и других, а также в одновременном появлении в гнездах птенцов, с одной стороны, и личинок жуков — с другой. Однако окукливание жука происходит в песке под гнездовой камерой на глубине 5—15 см от ее поверхности, где они затем и зимуют.

Т а б л и ц а 1

Численность, биомасса и встречаемость членистоногих, извлеченных из 60 гнезд городской ласточки

Вид	Численность	Индекс доминирования	Биомасса, в % к общему числу	Встречаемость
<i>Dermacarus</i> sp.	44048	49.1 *	0.1	47.1
<i>C. hirundinis</i>	18555	20.3 *	7.0	83.3 **
<i>O. hirundinis</i>	9856	11.0 *	12.7	81.7 **
<i>D. hirundinis</i>	9745	10.9 *	0.1	83.3 **
<i>T. pellionella</i>	2028	2.2	30.0	73.3 **
<i>T. columbariella</i>	1053	1.5	15.0	73.3 **
Остальные (28 видов)	4481	5.0	34.9	—
Итого	91766	100.0	2858.53	—

Примечание. В табл. 1 и 2 \* — доминирующие по численности виды; \*\* — константные виды.

Т а б л и ц а 2

Численность, биомасса и встречаемость членистоногих, извлеченных из 140 гнезд береговой ласточки

Вид	Численность	Индекс доминирования	Биомасса, в % к общему числу	Встречаемость
<i>I. plumbeus</i>	35855	67.9 *	6.0	71.4 **
<i>Hl. casalis</i>	7840	14.7 *	0.9	70.7 **
<i>M. nidicola</i>	4573	8.7 *	56.6	42.9
<i>Hs. murinus</i>	1723	3.3	0.2	55.0 **
<i>S. rugifer</i>	149	0.3	5.0	42.9
Остальные (33 вида)	2770	5.0	31.3	—
Итого	52910	100.0	219.9	—

Как видно из табл. 1, 2, величина биомассы доминирующих по численности константных видов находится в прямой зависимости от их размеров. Среди этих видов лишь *C. hirundinis*, *O. hirundinis* в гнездах городской ласточки и *I. plumbeus* — в гнездах береговой ласточки характеризуются относительно большой биомассой. Максимальные показатели биомассы имеют менее многочисленные, чем виды-доминанты, однако весьма характерные для гнездово-норовых ценозов ласточек виды: *M. nidicola* — береговая ласточка, *T. pellionella* и *T. columbariella* — городская ласточка.

Таким образом, для гнездово-норовых ценозов ласточек весьма характерно, что большим числом особей и большей биомассой представлено небольшое число видов. Среди обитателей гнезд имеются очень характерные группы видов — константные, принадлежащие нескольким трофическим уровням. Сравнительное большое число видов встречается редко (табл. 1, 2), как и в обычных биоценозах.

Организация трофических связей и пути формирования населения гнезд. Анализ показывает, что в основе своей комплекс членистоногих, обитающих в гнездах и норах ласточек, это прежде всего трофическая группировка, объединяющая в своем составе организмы, относящиеся к различным ступеням цепей питания. В пищевой сети артропод гнезд и нор ласточек можно выделить следующие уровни

1. Облигатные гематофаги: *Dermanyssus hirundinis*<sup>1</sup> Herm., *Ornithonyssus sylviarum*<sup>2</sup> Can, et Fanz., *Ixodes plumbeus*<sup>2</sup> Leach, *Oeciacus hirundinis* Jen.; имаго *Ceratophyllus hirundinis* Sam., *C. styx*<sup>2</sup> Roths., *Stenopteryx hirundinis* L., *Stomoxys calcitrans* L., личинки *Protocalliphora azurea* Fall.

2. Энтомо-гематофаги: *Hypoaspis murinus*<sup>2</sup> Strandtm. et Menz., *Haemolaelaps casalis*<sup>1</sup> (Berl.), *Eulaelaps stabularis*<sup>2</sup> (C. L. Koch).

3. Энтомафаги: *Alopecosa cuneata*<sup>2</sup> (Clerk.), *Crustulina guttata*<sup>2</sup>(Wid.), *Lithyphantus albomaculatus*<sup>2</sup> (De Geer), *Hypoaspis aculeifer*<sup>2</sup> (Can.), *Androlaelaps sardous*<sup>2</sup> Berl., *Euryparasitus emarginatus*<sup>2</sup> (C. L. Koch), *Proctolaelaps* sp.,<sup>2</sup> *Antennoseius* aff. *oudemansi*<sup>2</sup> (S. Thor), *Ameroseius pavidus*<sup>2</sup>(C. L. Koch), *A.* aff. *fimetorum*<sup>2</sup> Karg, *Uroseius* sp.,<sup>2</sup> *Macrocheles decoloratus*<sup>2</sup> (C. L. Koch), *M. glaber*<sup>2</sup> (Müll), *M. matrius*<sup>2</sup> (Hull), *Parasitus lunaris*<sup>2</sup> (Berl.), *Veigaia nemorensis*<sup>2</sup> (C. L. Koch), *Cheyletus trux* Rohd., *Lyctocoris campestris* Fall., *Dendrophilus punctatus*<sup>1</sup> Hbst., *Saprinus rugifer*<sup>2</sup> Payk., *Quedius infuscatus*<sup>2</sup> Er., *Atheta* sp., *Microglossa pulla*<sup>1</sup> Gyll., *M. nidicola*<sup>2</sup> Fairm., *Coccinella septempunctata* L. — хищник и энтомофаг сверхапаразит — *Nasonia vitripennis* Wek.

4. Некрофаги *Poecilochirus necrophori*<sup>2</sup> Nitzth.

5. Сапрофаги *Tyroglyphus farinae* (L.), *T. tenuiclavus* A. Z., *Dermacarus* sp., *Dameus* sp.,<sup>2</sup> *Uropoda* sp.,<sup>2</sup> *Julus* sp.,<sup>2</sup> *Entomobria nivalis*<sup>1</sup> L., *E. marginata* Tullb., *Lepisma saccharina* L., *Trogium pulsatorium* L., *Lepinotus reticulatus* Enderl., *Dermestes lardarius* L., *Ptinus fur* L., *Stegobium panicum* L., *Atomaria linearis*<sup>2</sup> L., *Enimcus minutus*<sup>1</sup> L., *Tenebrio molitor* L., *Cryptophagus scanicus* L., *Tinea columbariella* (L) Wocke., *T. pellionella* L., *Tineidae* (indet.)<sup>2</sup>, личинки *C. hirundinis* и *C. styx*<sup>2</sup>; *Scatopse notata*<sup>2</sup> L., *Meoneura lamellata* Collin., *Musca domestica* L., *Calliphora vicina* R.-D., *Polenia rudis* Fab.

6. Фитофаги *Mosillus subsultans*<sup>2</sup> F., *Discocerina* sp.<sup>2</sup>

7. Афаги коконы *C. hirundinis*, пупарии *S. hirundinis*, *P. azurea*.

Как видно из табл. 3, численность и биомасса членистоногих, относящихся к разным трофическим уровням, в гнездах ласточек не всегда изменяются синхронно. Так, при почти одинаковой численности, биомасса облигатных кровососов у береговой ласточки в момент выкармливания птенцов — в связи с появлением в гнездовом субстрате напившихся личинок и нимф *I. plumbeus* — почти в 5 раз превышает их биомассу в момент насиживания. За счет отрождения нового поколения личинок этого

<sup>1</sup> Членистоногие, заселяющие гнезда обоих видов ласточек.

<sup>2</sup> Обитатели гнезд береговой ласточки.

Таблица 3

Численность и биомасса различных групп членистоногих в гнездах береговой и городской ласточек

Трофическая группировка	Береговая ласточка								Городская ласточка						
	I	II	III	IV	V	VII	IX	XI	II	III	IV	VI	VIII	X	XI
Облигатные гематофаги		$\frac{126}{0.62}$	$\frac{175}{3.04}$	$\frac{21937}{6.54}$	$\frac{13556}{3.89}$	$\frac{144}{0.04}$		$\frac{35938}{14.13}$	$\frac{5991}{77.66}$	$\frac{10210}{232.31}$	$\frac{3186}{78.05}$	$\frac{3497}{74.48}$	$\frac{5808}{121.32}$		$\frac{28692}{583.82}$
Энтомо-гематофаги	$\frac{41}{0.009}$	$\frac{181}{0.82}$	$\frac{1760}{0.33}$	$\frac{3328}{0.32}$	$\frac{4024}{0.94}$	$\frac{248}{0.06}$	$\frac{13}{0.002}$	$\frac{9595}{2.19}$			$\frac{400}{0.09}$		$\frac{39}{0.008}$		$\frac{439}{0.1}$
Энтомофаги	$\frac{125}{10.52}$	$\frac{2139}{60.61}$	$\frac{2614}{71.40}$	$\frac{642}{1.36}$	$\frac{38}{0.01}$	$\frac{118}{0.55}$		$\frac{5676}{144.45}$	$\frac{33}{1.54}$	$\frac{43}{2.40}$	$\frac{274}{0.36}$	$\frac{199}{0.05}$	$\frac{1882}{0.54}$	$\frac{2}{0.61}$	$\frac{2433}{5.5}$
Сапрофаги	$\frac{49}{3.04}$		$\frac{244}{14.06}$	$\frac{103}{1.06}$	$\frac{390}{30.14}$	$\frac{43}{0.34}$	$\frac{257}{5.82}$	$\frac{1086}{54.46}$	$\frac{1418}{193.86}$	$\frac{5095}{563.15}$	$\frac{1089}{415.19}$	$\frac{4540}{352.38}$	$\frac{41279}{524.0}$	$\frac{21}{0.96}$	$\frac{53442}{2049.54}$
Некрофаги				$\frac{18}{0.003}$				$\frac{18}{0.003}$							
Афаги									$\frac{432}{13.73}$	$\frac{1755}{54.10}$	$\frac{2239}{138.90}$	$\frac{147}{5.05}$	$\frac{227}{7.79}$		$\frac{4760}{219.57}$
Фитофаги	$\frac{9}{0.14}$		$\frac{78}{0.45}$	$\frac{510}{4.08}$				$\frac{597}{4.67}$							
Всего обследованных гнезд	20	20	20	20	20	20	20	140	10	10	10	10	10	10	60

Примечание. Состояние гнезда и кладки: I — постройка гнезда; II — насиживание; III — в гнездах птенцы; гнезда пусты после вылета птенцов; IV — 2 мес., V — 4, VI — 5, VII — 8, VIII — 9, IX — 14, X — 17 мес.; XI — суммарные данные; в числителе — количество экз., в знаменателе — биомасса, в условных единицах.

вида клеща — через два месяца после вылета птенцов — численность кровососов возрастает в 73.4 раза, а биомасса лишь в 2 раза.

Заслуживает внимания следующее обстоятельство. Общая биомасса энтомофагов в гнездах ласточек характеризуется максимальными показателями в периоды функционирования гнезд. Однако массовое развитие в гнездах береговой ласточки хищных форм — жуков сем. *Staphylinidae*, *Histeridae* — приводит к значительному выеданию ими (табл. 3) членистоногих других трофических уровней. Несомненно, что кормовая база этих жуков не ограничивается членистоногими, концентрирующимися в гнездовом субстрате, а включает в свой состав и собственно эдафическую фауну артропод участка колонии. Применение липких колец и лент дало возможность констатировать, что, например, хищные жуки рода *Microglossa* в силу своей большой подвижности действительно и топически, и трофически связаны со всей колонией в целом.<sup>3</sup> Этим, на наш взгляд, и можно объяснить необычное соотношение между энтомофагами и другими трофическими группировками — перевернутая пирамида — в период функционирования гнезд.

Специально проведенные наблюдения показали, что метаморфоз части популяции мухи-береговушки (*Discocerina* sp.) происходит в гнездах береговой ласточки, куда личинки мух заносятся с прибрежной растительностью, в тканях которой они паразитируют. Метаморфоз и вылет основной части популяции мухи происходит в ценозе береговой полосы.

Т а б л и ц а 4

Результаты наблюдений за путями формирования населения нор и гнезд ласточек

Характер наблюдений	Береговая ласточка	Городская ласточка
Осмотрено птиц:	50	50
Видовой состав форезирующих на них членистоногих	<i>I. plumbeus</i> , <i>HL. casalis</i> , <i>Hs. murinus</i> , <i>C. styx</i> , жуки рода <i>Microglossa</i>	<i>D. hirundinis</i> , <i>O. hirundinis</i> , <i>S. hirundinis</i>
Осмотрено жуков:	155	25
Состав форезирующих на них клещей	Сем. <i>Macrochelidae</i> , <i>Parasitidae</i>	—
Разложено липких лент и колец:	100	30
Состав активно мигрирующих и эмигрирующих членистоногих	Жуки сем. <i>Histeridae</i> , <i>Staphylinidae</i>	<i>T. farinae</i> , <i>D. hirundinis</i> , <i>O. hirundinis</i> , <i>S. hirundinis</i> , <i>D. lardarius</i> , <i>P. fur</i>
Исследовано почвенных проб:	40	—
Состав почвенной фауны в районе строящихся колоний	<i>A. aff. oudemansi</i> , <i>Uroseius</i> sp., <i>Uropodina</i> sp., <i>Dameus</i> sp.	—

Наблюдения показывают (табл. 4), что как в основной колонии, где вследствие ежегодных обвалов к прилету береговых ласточек сохранялось 15—25% прошлогодних нор, так и во вновь создаваемых колониях,<sup>4</sup> заселение членистоногими строящихся гнезд происходило: во-первых, путем активной миграции; во-вторых, путем форезии с использованием хозяина и крупных членистоногих.

Несмотря на то что на первый взгляд гнезда городской ласточки отличаются высокой степенью изоляции от окружающей среды, между ними и жильем человека идет довольно интенсивный взаимообмен членистоно-

<sup>3</sup> Постоянная связь жуков с конкретным гнездом обнаруживается лишь на начальных этапах онтогенеза: во время эмбрионального развития.

<sup>4</sup> Наблюдения проводились на 2-километровом участке Волги в районе деревни Боровое Матюшино.

гими, в первую очередь из числа домовых и амбарных вредителей (табл. 4). Поэтому гнезда городской ласточки следует рассматривать как места: 1. резервации домовых и амбарных вредителей; 2. размножения, накопления широко специфического гнездово-норового паразита *D. hirundinis*; 3. концентрации специфических для ласточки гнездово-норовых паразитов: *C. hirundinis*, *S. hirundinis*. По нашим наблюдениям, расселение выше названных гнездовых паразитов происходит главным образом путем форезии с использованием хозяина, так как они утратили способность самостоятельно преодолевать большие расстояния (способны расселяться лишь в пределах колонии).

#### ВЫВОДЫ

Таким образом, наши материалы свидетельствуют о том, что совокупность особей каждого из обнаруженных видов членистоногих, рассредоточенную по гнездам ласточек, следует рассматривать всего лишь как составную часть популяции, заселяющей конкретный биоценоз: ценоз береговой полосы, городской биоценоз.

Население нор и гнезд ласточек не представляет отдельной консорции,<sup>5</sup> так как в них аккумулируется лишь часть консортивных связей биоценоза.

#### Л и т е р а т у р а

- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биол., 56 (5) : 3—30.
- Б о р и с о в а В. И. 1968. К познанию фауны гнезд береговой (*Riparia riparia* L.), городской (*Delichon urbica* L.) и деревенской (*Hirundo rustica* L.) ласточек ТАССР. В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Изд. КГУ: 162—179.
- Б о р и с о в а В. И. 1969. К познанию фауны гнезд некоторых видов птиц побережья Куйбышевского водохранилища. В кн.: Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилища. Изд. «Наука», М. : 125—140.
- Б о р и с о в а В. И. 1972. Некоторые закономерности становления и развития ценозов птичьих гнезд. Уч. зап. ГГУ (164): 87—95.
- М у л я р с к а я Л. В. 1953. Биоценозы птичьих гнезд. Тр. АН ТаджССР. Сталинабад, 13 : 1—84.
- Н е л ь з и н а Н. Е. 1971. Структура норовых микробиоценозов малого суслика и некоторых видов песчанок. Паразитология, 5 (3): 266—272.
- Р а б о т н о в Т. А. 1973. Некоторые вопросы изучения консорций. Журн. общей биол., 34 (3) : 407—416.
- Р а м е н с к и й Л. Г. 1974. Консорция как структурная единица биогеоценоза. Природа, 2 : 26—35.
- Т а г и л ь ц е в А. А. 1957. Термоэлектроды для отбора нидиколов из гнезд. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 26 (3) : 334—336.
- Э р и к В. В., Г л у х о в а В. М. 1974. О паразитофауне птичьих гнезд района Куршской косы. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 26 : 161—183.
- Ш о в е н Р. 1970. Мир насекомых. Изд. «Мир», М. : 1—240.
- N o r d b e r g S. 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. Acta zool. fenn., 21 : 1—168.

#### ON THE STRUCTURE OF NEST-BURROW COENOSES OF MARTINS

W. I. Borisowa

#### S U M M A R Y

Data are given herein concerning the species structure and trophic links in nest-burrow coenoses of sand and house martins. The population of burrows and nests of martins has not been found to form an individual consortium as in them is accumulated only some part of consortive links of biocoenosis.

<sup>5</sup> Если в основу выделения консорции брать видовые популяции биоценоза.