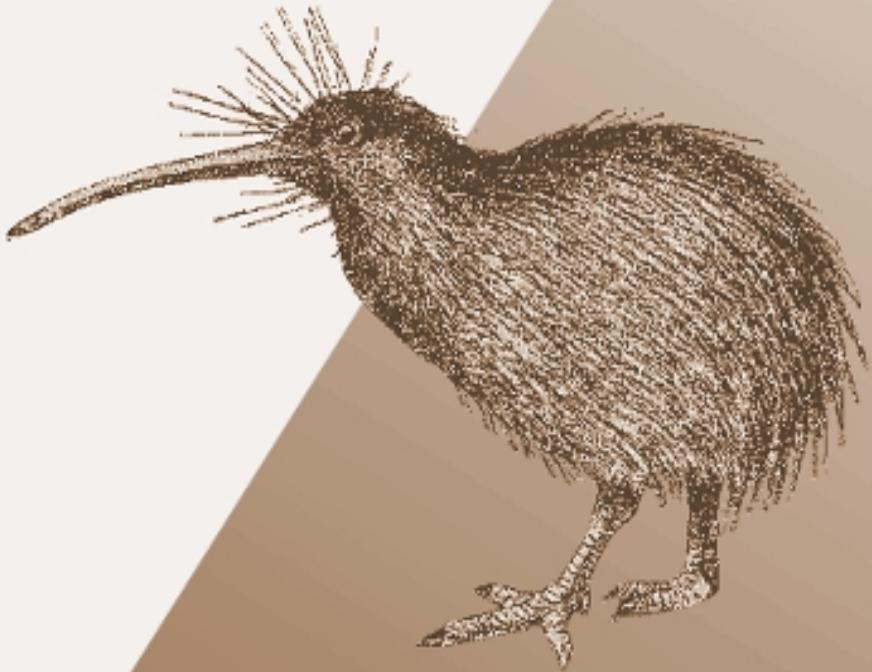


ISSN 2312-2579

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ  
МОРФОЛОГИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И  
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ЖИВОТНЫХ**



**2015**

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ  
Том 15 № 2**



---

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ** 2015  
**И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ** Том 15  
№ 2

---

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ КАФЕДРЫ ЗООЛОГИИ РГПУ ИМ. А. И. ГЕРЦЕНА  
Выходит 2 раза в год

**СОДЕРЖАНИЕ**

*Общая и прикладная экология*

П. В. Озерский. Об области применения термина «паразитизм»..... 3

*Фауна и экология позвоночных*

Е. С. Кузнецова. Территориально-брачное поведение белых трясогузок (*Motacilla alba* L.), гнездящихся в южной Карелии..... 52

*Информация об авторах*..... 63

---

**FUNCTIONAL MORPHOLOGY, ECOLOGY AND** 2015  
**LIFE-CYCLES OF ANIMALS** Volume 15  
№ 2

---

SCIENTIFIC JOURNAL OF THE DEPARTMENT OF ZOOLOGY  
OF A. I. HERZEN STATE PEDAGOGICAL UNIVERSITY OF RUSSIA  
Issued 2 times a year

**CONTENTS**

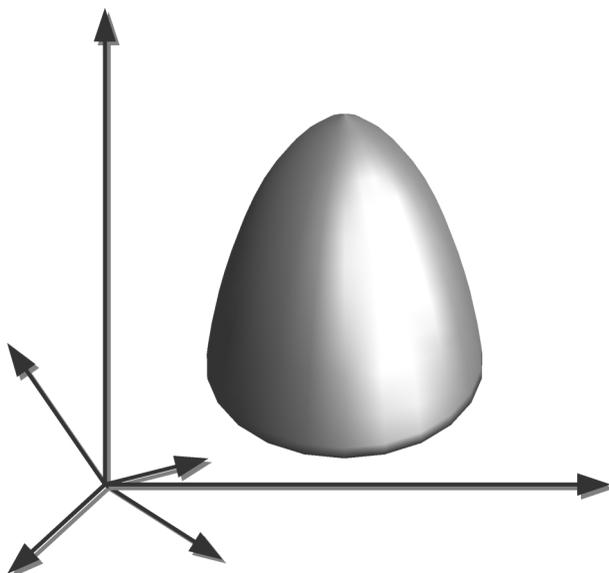
*Common and Applied Ecology*

P. V. Ozerski. On the scope of the term «parasitism» [in Russian]..... 3

*Fauna and Ecology of Vertebrates*

E. S. Kuznetsova. Territorial-mating behavior of White Wagtails (*Motacilla alba* L.) nesting in Southern Karelia [in Russian]..... 52

*Information about authors*..... 63



**Общая и прикладная**  
**ЭКОЛОГИЯ**  
*Common and Applied Ecology*

## ОБ ОБЛАСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ТЕРМИНА «ПАЗАРИТИЗМ»

*П. В. Озерский*

*Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ozerski@list.ru*

С использованием определения симбиоза как межвидовых консортивных отношений, в которых по крайней мере одна особь населяет биогенную среду, созданную другой особью, и определения паразитизма как симбиотической эксплуатации было проанализировано 10 групп случаев использования термина «паразитизм». В четырех группах это использование, в основном, корректно, в трех группах — в основном, некорректно, три остальные группы включают разные типы отношений, требующее рассмотрения по отдельности. Предложено два новых термина, «пастбищное воровство» и «нетрофический паразитизм».

**Ключевые слова:** симбиоз; паразиты; клептопаразиты; инквилины; микогетеротрофы; социальный паразитизм; половой паразитизм.

**Введение.** В современной научной литературе термин «паразитизм» используется очень активно. Соответствующее ему понятие является центральным для одного из чрезвычайно важных и бурно развивающихся направлений теоретической и прикладной биологии — паразитологии. Тем не менее, как это ни странно, единого, общепринятого понимания этого термина (равно как и связанного с ним термина «паразит») среди биологов до сих пор нет. Несмотря на то, что огромное множество форм взаимодействия между живыми организмами более или менее однозначно трактуется практически всеми биологами как паразитизм, в природе существует также и множество вариантов межорганизменных отношений, принадлежность которых к паразитизму остается спорной. В частности, таковы явления, в отношении которых используются термины и выражения «паразитодизм», «растения-паразиты», «временный паразитизм», «внутривидовой паразитизм», «клептопаразитизм», «паразитизм на колониях», «паразитизм на яйцевых кладках», «гнездовой паразитизм», «социальный паразитизм», «половой паразитизм». Хотя для простого описания наблюдаемых в природе явлений все эти названия могут казаться приемлемыми, в некоторых случаях их некритическое использование способно породить серьезные проблемы. Прежде всего, это касается учебных курсов по экологии, паразитологии и другим биологическим дисциплинам, формирующих, помимо всего прочего, понятийный аппарат и научный язык будущих биологов. Вдумчивый студент или аспирант может заметить, что использование термина «паразитизм» в отношении многих таких явлений, строго

говоря, входит в противоречие с формальными определениями паразитизма, приводимыми в тех же самых учебниках.

В настоящей статье мы не ставим перед собой задачи всестороннего анализа трактовок паразитизма в различных учебных пособиях, равно как и задачи детального экскурса в историю паразитологической терминологии. Мы ограничиваем ее формулировкой максимально непротиворечивого определения паразитизма и анализом степени соответствия этому определению перечисленных выше «проблемных» случаев биотических связей. Явление паразитизма мы рассматриваем при этом с экологических позиций, следуя определению экологии как науки, изучающей живые системы надорганизменных уровней организации (Наумов, 1973), и полагая, что система паразит—хозяин, как и всякая надорганизменная биосистема, является предметом изучения именно этой науки.

**Паразитизм как частный случай симбиотических отношений.** Исторически термин «паразит» является более старым, чем термин «симбиоз»: первый активно использовался еще в середине XIX века такими авторами, как, например, К. Зибольд (Siebold, 1844), Ф. Кюхенмайстер (Küchenmeister, 1852) и Р. Лейкарт (Leuckart, 1853), второй же был введен в науку А. де Бари лишь в 1879 г. (de Bary, 1879).

Следует подчеркнуть, что симбиоз в понимании де Бари представлял собой любое тесное сосуществование организмов разной видовой принадлежности. В рамках явления симбиоза де Бари рассматривал два типа межвидовых отношений — мутуализм (взаимовыгодные отношения) и паразитизм (отношения, из которых один участник извлекает выгоду, в то время как второй угнетается). Таким образом, выгодность или невыгодность отношений для их участников не использовалась в рамках обсуждаемой трактовки симбиоза как критерий симбиотичности отношений. При этом важно отметить, что такая трактовка симбиоза мало чем отличается от некоторых старых определений паразитизма. Так, например, Зибольд (Siebold, 1844: с. 641) понимал под паразитами «такие животные организмы, которые не могут существовать без посредства других организмов, в то время как последние предоставляют им одновременно место жительства и питание». Впоследствии, однако, стало понятно, что подобные определения паразитизма недостаточно согласуются с интуитивным восприятием паразитов как «вредных» организмов, являющихся возбудителями болезней у своих хозяев. Пониманию этому, без сомнения, поспособствовало описание П.-Ж. ван Бенеденом таких типов межвидовых взаимоотношений, как мутуализм и комменсализм (см., напр., Beneden, 1876, 1878), по меньшей мере один из участников которых формально соответствовал зибольдову определению паразита. С другой стороны, под определение Зибольда не попадали, например, факультативные паразиты, являясь организмами, способными как вести паразитический образ жизни,

так и быть свободноживущими. Поэтому для приведения в соответствие друг другу «народного» и формализованного («научного») представлений о паразитизме требовалось новое определение последнего.

В ходе попыток разных авторов устранить это несоответствие получили расширение взгляды на паразитизм как на явление, основной чертой которого является угнетение одним организмом (паразитом) другого (хозяина), в то время как такая важная черта паразитизма, как «предоставление места жительства» одним участником этих отношений другому, отодвинулась на второй план и даже стала восприниматься как необязательная. В результате появлялись трактовки паразитизма, частично выведившие это явление за рамки симбиотических (в смысле де Бари) отношений. Противоречия между определениями паразитизма, отталкивавшимися, с одной стороны, от симбиотичности отношений и, с другой стороны, от угнетения хозяина паразитом, были подробно рассмотрены в учебнике по общей паразитологии В. А. Догеля (1947). Тем не менее, окончательно разрешены эти противоречия не были и самим Догелем. В указанном учебнике им была предложена трактовка паразитов как организмов, использующих другие живые организмы в качестве источника пищи и среды обитания и возлагающих при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой (как можно легко увидеть, при этом хозяин в той или иной степени оказывается посредником между паразитом и «внешней средой»), однако это определение также оказалось не лишено недостатков. Прежде всего, определение Догеля оказалось приложимо также и к участникам других форм симбиоза — мутуализма и комменсализма, на что совершенно справедливо указали Г. А. Викторов (1976), С. С. Шульман и А. А. Добровольский (1977). При этом важно заметить, что, с учетом этого замечания Шульмана и Добровольского, из догелевского определения паразитов однозначно следует то, что неотъемлемой чертой паразитизма является симбиотичность (в смысле де Бари) этих отношений.

Обсуждая догелевское определение паразитов, необходимо отметить важное ограничение, сформулированное в том же самом учебнике, позволяющее четко дифференцировать симбиотические отношения от несимбиотических и названное нами ранее (Озерский, 2013) «критерием двух сред»: «средою обитания для паразитов в первую очередь является организм хозяина (среда первого порядка), тогда как окружающая природа с ее изменениями играет лишь подчиненную роль (среда второго порядка)» (Догель, 1947: с. 79)<sup>1</sup>. Без этого ограничения по-

---

1 Наша формулировка этого критерия: «при симбиозе по крайней мере у одного из участников отношений имеются две среды обитания: среда первого порядка, создаваемая другим участником этих отношений, и среда второго порядка, в которой существует вся симбиотическая система» (Озерский, 2013: с. 277).

средничество одних организмов между другими организмами и внешней средой могло бы трактоваться чрезмерно широко по следующей причине. Общим местом в современной экологии является представление о том, что живые организмы в процессе своей жизнедеятельности трансформируют среду своего обитания. Например, в геоботанике существует представление о «фитосреде» (Ревертатто, 1935), или «ценотической среде» (Разумовский, 1981), порождаемой растительностью и существенно изменяющей условия обитания живых организмов, в том числе и абиотические. Нетрудно заметить, что все живые организмы, обитающие в растительном сообществе, включая сами растения, взаимодействуют с абиотическими факторами среды не прямо, а опосредованно, через «фитосреду» (то есть, если следовать формально определению Догеля и поправке Шульмана и Добровольского, должны были бы считаться симбионтами поддерживающих эту «фитосреду» растений). Соответственно, симбиотические отношения оказались бы полностью эквивалентны биотическим связям в самом широком смысле. «Критерий двух сред», однако же, позволяет исключить случаи наподобие межорганизменных взаимодействий через «фитосреду» из числа симбиозов. Тем не менее, ограничение «среды первого порядка» организмом одного из симбионтов (в случае паразитических отношений — хозяина) кажется нам чрезмерным по ряду соображений (которые будут подробнее обсуждены ниже, в связи с явлениями клептопаразитизма и гнездового паразитизма). Исходя из этих соображений, нами (Озерский, 2013) было предложено различать три основных типа симбиозов, различающиеся по природе среды первого порядка: физиосимбиозы (среда первого порядка организменная, то есть непосредственно входит в состав тела организма-средообразователя — эдификатора), периорганизменные экосимбиозы (среда первого порядка периорганизменная, то есть постоянно поддерживается организмом-эдификатором, но не является его непосредственной частью) и посторганезменные экосимбиозы (среда первого порядка посторганезменная, то есть была создана организмом-эдификатором, но более им не поддерживается). Согласно этой классификации, примерами паразитов — участников физиосимбиозов могут послужить типичные экто- и эндопаразиты, получающие питательные вещества непосредственно из организма хозяина (например, вши, аскариды, редии и мариты трематод), а примерами паразитов — участников экосимбиозов — организмы, не живущие постоянно на теле или в теле хозяина, однако эксплуатирующие создаваемые им ресурсы (например, запасы пищи).

Итак, одним из критериев паразитизма должна считаться симбиотичность этих отношений. Тем не менее, очевидно, что это лишь необходимое, но не достаточное условие для того, чтобы систему взаимодействующих организмов считать паразито-хозяинной. По-видимому, условием признания того или иного случая симбиотических отношений паразитизмом должно считаться причинение

вреда одними их участниками другим. Так, Э. Ф. Хаскелл (Haskell, 1947) охарактеризовал, применительно к растениям, паразитизм как отношения, при которых вид А эксплуатирует вид В, и обозначил его формулой «+ –». Следует, однако, отметить, что при расширении круга объектов на живые существа, отличные от растений, предложенная Хаскеллом характеристика оказывается применима также и к ряду несимбиотических отношений, например, к хищничеству (всё разнообразие отношений, как симбиотических, так и несимбиотических, характеризующихся эксплуатацией одного участника другим, У. Артур (Arthur, 1986; Arthur, Mitchell, 1989) предложил обозначать словом «контраменсализм», однако термин этот не получил распространения и чаще вместо него используется термин «эксплуатация»: см., например, Троян, 1984; Post, 2013). Таким образом, паразитизм может быть охарактеризован как симбиотический вариант эксплуатационных отношений, выгодный для паразита и приводящий к угнетению хозяина.

К сожалению, приходится признать, что и такое определение паразитизма недостаточно для удовлетворительной характеристики сути этого явления. Проблема возникает вследствие возможности разной интерпретации слова «угнетение»: под ним могут пониматься изменения хода различных процессов как в одном организме, так и в группе организмов (например, в популяции), причем критерии угнетенности в разных случаях придется выбирать разные. Угнетенность отдельно взятого индивидуума может, например, характеризоваться через физиологические показатели, однако здесь следует учитывать, что несколько разных показателей, определенных для одной и той же особи, могут свидетельствовать о разной степени ее угнетенности, противореча друг другу. Например, при поражении трематодами ряда брюхоногих моллюсков (*Limnaea*, *Littorina*) может иметь место сочетание паразитарной кастрации (очевидно интерпретируемой как признак угнетенности хозяев) и гигантских размеров тела (казалось бы, свидетельствующих о «благополучии» зараженных моллюсков) (Горбушин, 2000). Следует заметить, что степень видимой угнетенности отдельных индивидуумов и всей популяции тоже может не совпадать. Физиологическое благополучие особи — по крайней мере, определяемое неудачно выбранными критериями, — может не только не отражать и не определять благополучие популяции, но даже находиться в обратной зависимости от него. Этот парадокс может быть проиллюстрирован такими примерами, как продолжительность жизни участвующих и не участвующих в размножении особей у тех видов растений и животных, для которых характерна закономерная гибель после оставления потомства. Так, растения-монокарпики в условиях, препятствующих цветению, то есть менее благоприятных для воспроизводства популяции, могут жить значительно дольше, чем в благоприятных условиях, так как им требуется больше времени для вступления в генеративную фазу. Это явление описано, например, для

пустынной агавы *Agave deserti* (Nobel, 1987) и борщевика Мантегацци *Heracleum mantegazzianum* (Pergl et al., 2006). Аналогично, самки бабочки *Fumea crassiorella* умирают вскоре после спаривания и откладки яиц, в то время как при индивидуальном содержании, предотвращающем спаривание, их жизнь значительно продлевается (Matthes, 1951)<sup>2</sup>.

Поэтому, по-видимому, более целесообразно оценивать степень угнетения по характеристикам популяции в целом, а не отдельных особей хозяина. Прямой связи между «успехом» популяции и долей в ней «угнетенных» особей может и не быть. Что же касается меры биологического успеха популяции, то, по-видимому, она должна основываться на демографических показателях, таких как рождаемость и смертность. Например, довольно удачной подобной мерой (к сожалению, более с точки зрения логической стройности, нежели с точки зрения удобства практического использования) может считаться соотношение между рождаемостью и смертностью. Так, Дж. М. Чейз и М. Лейболд использовали в описании своей модели экологической ниши термин «нулевой чистый рост» («zero net growth» — Chase, Leibold, 2003: с. 16), понимая под ним такое соотношение между рождаемостью и смертностью, при которой общая численность фиксируется на определенном постоянном уровне. Очевидно, что чем больше «чистый рост», тем меньше «угнетенность» и тем больше «благополучие» популяции. Соответственно, в случае эксплуатационных отношений (симбиотический вариант которых, как уже отмечалось выше, есть не что иное, как паразитизм) у участника-эксплуататора «чистый рост» популяции оказывается выше, чем в отсутствие этих отношений, а у эксплуатируемого участника — соответственно, ниже. Сказанное верно также и для облигатных паразитов (чистый рост популяций которых при невозможности вступить в симбиотические отношения с хозяином принимает отрицательное значение). Соответственно, если результатом экологических взаимодействий у популяции одного из участников оказывается увеличение «чистого роста», то эти отношения не могут считаться для нее «невыгодными», даже если часть особей в их результате снижает плодовитость или гибнет. Например, именно поэтому широко известные отношения между растениями рода *Ficus* и их естественными опылителями — наездниками-бластофагами (Agaonidae) — должны считаться не паразитизмом, а симбиотическим мутуализмом, несмотря на то, что бластофаги уничтожают семяпочки в мужских соцветиях растения-хозяина (см. обзор: Фурсов, 2008). Аналогично (и даже еще более показательно, поскольку семяпочки мужских соцветий фикусов все равно не способны к развитию), по этой же причине невозможно трактовать способ существования лишай-

---

2 Мы используем известные нам примеры из числа взаимодействий живых систем с абиотическими и антропогенными факторами, а не биотических связей, однако очевидно, что возможность подобных несоответствий не зависит от природы факторов среды.

ников как паразитизм микобионта (гриба) на фикобионтах (водорослях или цианеях): хотя во многих случаях часть клеток фикобионтов регулярно убивается и усваивается грибом, количество клеток водорослей или цианей в лишайнике в норме всегда поддерживается на уровне, достаточном для их воспроизводства, а общее обилие представителей этих видов в природе поддерживается более высоким, чем оно было бы в отсутствие симбиоза с грибами, за счет широкого распространения лишайников в стациях, заведомо непригодных для обитания свободноживущих водорослей и цианей (не говоря уже о существовании среди фикобионтов облигатно симбиотических форм, не известных вне лишайников).

**Таким образом, паразитизмом должны считаться такие варианты симбиотических отношений, в результате установления и поддержания которых рост численности популяции одного из участников замедляется, прекращается или становится отрицательным, в то время как рост численности другого участника убыстряется<sup>3</sup>.**

**Анализ особых случаев биотических связей, связываемых в литературе с паразитизмом.** Сформулировав приведенное выше определение паразитизма, целесообразно проверить на соответствие ему различные примеры взаимодействий между живыми системами (биотических связей). По-видимому, рассмотрение с этой точки зрения «классических» примеров паразитизма, при которых паразит обитает на теле или в теле хозяина, получая от него питательные вещества и при этом ослабляя его, но не убивая, является мало интересным, поскольку их соответствие данному определению вполне очевидно. Значительно больший интерес, на наш взгляд, представляют те варианты биотических взаимодействий, которые традиционно или хотя бы иногда рассматриваются в специальной литературе как паразитизм, однако не вполне соответствуют сформулированному выше определению (или это соответствие неочевидно). В настоящей работе мы рассматриваем 10 типов таких взаимодействий.

**1. Паразитоиды.** Термин «паразитоид» связан в своем происхождении с работой О. М. Ройтера (Reuter, 1913), в которой был предложен термин «Parasitoidea». Данный термин был введен для обозначения «паразитоподобных хищных насекомых», которые не сами ловят добычу, а снабжаются ею материнскими особями, откладывающими яйца на покровы, под покровы или вблизи будущей жертвы. При этом, согласно Ройтеру, в типичном случае жертва погибает после того, как она окажется большей частью съеденной. Кроме того, в отличие от типичных паразитов, имаго у паразитоидов, согласно Ройтеру, не откло-

---

3 Данное определение не противоречит тому факту, что в системах паразит-хозяин могут возникать ситуации угнетения паразитов, поскольку угнетение обуславливается не фактом симбиотических отношений, а невозможностью реализовать их полноценно для паразита.

няются в своей морфологии от строения тела, характерного для своего отряда. Для обозначения отношений между паразитоидом и его хозяином в литературе нередко используется термин «паразитоидизм» (см., например, Levine, Sullivan, 1983; Couri et al, 2006).

По сравнению с трактовкой Ройтера, впоследствии акценты в трактовке понятия паразитоидизма несколько сместились: при противопоставлении паразитоидов «типичным» паразитам основное внимание стало уделяться не роли материнских особей в заражении хозяина, а гибели хозяина к концу периода питания личинок (см., например, Kuris, Lafferty, 2000; Lafferty, Kuris, 2002). Паразитоиды, при таком их понимании, нередко рассматриваются как особый вариант эксплуататоров, отличный и от хищников, и от паразитов. В том же или близких значениях используются также термины «карнивороид», «псевдопаразит» и «фатальный паразит» (см. обзор: Тобиас, 2007).

В качестве одного из возможных аргументов, оправдывающих такое переосмысление термина «паразитоид», можно указать на существование среди «общепризнанных» паразитоидов форм, у которых заражение хозяина происходит без какого-либо его контакта с материнской особью паразитоида. Так, среди наездников-ихневмонид (род *Euceros*) и мух-тахин (представители трибы *Goniini*) есть формы, откладывающие на кормовые растения насекомых-хозяев микроскопические яйца; заражение хозяина в таких случаях происходит при его случайном контакте с личинкой в случае наездников (Каспарян, 1981, 2007) или при проглатывании яйца в случае мух (Гапонов, 2003). Еще один подобный пример: у мух из семейств *Nemestrinidae* и *Acroceridae* откладка яиц происходит без предварительного поиска самкой хозяина (соответственно, насекомого или паука); впоследствии личинка активно его разыскивает (Rees, 1973; Schlinger, 1987). С другой же стороны, как правило, не летальные для своих специфических хозяев и традиционно не причисляемые к паразитоидам оводы (*Oestridae*, *Gasterophilidae*, *Hypodermatidae*) и с точки зрения способа заражения хозяина, и с точки зрения морфологии имаго, в основном, формально соответствуют определению Ройтера, делая его, таким образом, не вполне соответствующим сложившемуся к настоящему представлению о круге хозяев и об образе жизни паразитоидов.

Таким образом, в настоящее время термин «паразитоид» наиболее часто употребляется в отношении насекомых, личинки которых развиваются на теле или в теле других беспозвоночных (как правило, также насекомых), в конечном итоге приводя их гибели. В качестве типичных паразитоидов рассматриваются, например, представители нескольких групп стебельчатобрюхих перепончатокрылых, объединяемых в подотряд или инфраотряд *Parasitica* (*Ichneumonidae*, *Braconidae*, многие *Chalcidoidea* и др., вместе известные в русскоязычной ли-

тературе под названием «наездники»), ряд экологически сходных с ними жалящих перепончатокрылых (Tiphidae, Chrysididae, Dryinidae и т. п.) — и некоторые мухи (Tachinidae, Conopidae, Pipunculidae, часть представителей Phoridae и Sarcophagidae и т. д.). Как паразитоиды нередко рассматриваются также и различные одиночные осы (Sphecoidea, Pompiloidea и др.), создающие для своих личинок запасы пищи из парализованных насекомых или пауков, либо все, независимо от сложности поведенческой программы заботы о потомстве (Stanley et al., 2013), либо только те, которые обладают примитивными или вторично упрощенными формами такого поведения: заготавливают только один экземпляр добычи, не прячут добычу в гнезде и т. п. (Nieuwenhuijsen, 2006). В отношении организмов, отличных от насекомых, равно как и в отношении насекомых, использующих в качестве хозяев животных, отличных от насекомых и паукообразных, термин «паразитоид» употребляется сравнительно редко, хотя сходный характер отношений с объектами эксплуатации встречается также и в таких случаях. Например, как паразитоид амфибий рассматривается муха *Lucilia bufonivora* (Weddelling, Kordges, 2008), как паразитоиды рыб упоминаются миксины (Schilling, 2005), как паразитоиды членистоногих — волосатики (Biron et al., 2007; Perçin-Paçal, Sancar-Baş, 2008) и нематоды из семейства Mermithidae (Baker, Poinar, 1994; Valdez, 2006).

Сравнивая между собой явления паразитизма и паразитоидизма, можно обратить внимание на две вещи. Во-первых, это нечеткость границ между данными формами отношений. С одной стороны, вероятность гибели хозяина при паразитоидизме очень различна в разных случаях: она обязательна, когда остатки хозяина используются паразитоидом в каких-либо своих целях (таково, например, окукливание в защитных «мумиях», свойственное некоторым наездникам, в частности, представителям семейства Aphidiidae), неизбежна, если паразитоид в силу своих крупных размеров или высокой численности инфрапопуляции наносит серьезные повреждения хозяину в процессе питания или при выходе наружу перед окукливанием, однако может носить всего лишь вероятностный характер, если малое количество небольших личинок развивается в крупной особи хозяина. Так, например, более 25% особей саранчовых *Melanoplus sanguinipes* может выживать после того, как их тело покидают завершившие питание одиночные личинки мухи-саркофагида *Blaesoxipha atlantis* (Danyk et al., 2000). Описано получение способных к размножению имаго бабочек-медведиц *Platyrepia virginialis* из гусениц, в которых завершили развитие личинки мух-тахин *Thelairia bryanti* (English-Loeb et al., 1990). Сравнительно высокая выживаемость после выхода личинок тахин (из подсемейства Phasiinae), хотя и сопровождавшаяся паразитарной кастрацией, отмечалась также и для клопов (Маркова, 2000). Упомянув о явлении паразитарной кастрации, целесообразно, по-видимому, также обратить

внимание на возможность сближения типичных паразитоидов с «истинными паразитами»-кастраторами по сходству, состоящему в негативном воздействии тех и других на воспроизводство популяции хозяина: применительно к паразитизму, сопровождающейся кастрацией хозяина, можно говорить о «репродуктивной смерти» последнего (Kuris, 1974), то есть о его потере для генофонда популяции.

Во-вторых, если вернуться к исходной характеристике паразитоидов, данной им Ройтером, то сохранение «типичного для отряда» облика имаго во многих случаях у них весьма относительно. Действительно, приспособления, связанные с обитанием на теле или в теле хозяина, у взрослых особей паразитоидов отсутствуют, однако их самки обладают различными, в том числе морфологическими, физиологическими и поведенческими, приспособлениями к поиску и заражению хозяев. Морфологические особенности самок паразитоидов, связанные с необходимостью заражать хозяев, могут весьма существенно сказываться на их облике, иногда не в меньшей мере, чем морфологические приспособления к паразитизму у малоспециализированных «типичных паразитов», сохраняющих основные черты строения своих свободноживущих предков. Например, у перепончатокрылых-паразитоидов таковы яйцеклады (могушие у некоторых видов существенно превосходить тело по длине) и (у форм, временно или постоянно парализующих хозяина перед откладкой яйца) связанные с ними протоками ядовитые железы. Даже своеобразная тагмизация тела (слияние I сегмента брюшка с грудью и очень подвижное сочленение суженного II брюшного сегмента с I) у стебельчатобрюхих перепончатокрылых хорошо объяснима как адаптация к заражению жертвы (Расницын, 1980), то есть к нанесению эффективных, «прицельных» укулов яйцекладом хозяину, сохранившаяся также и в группах, в ходе эволюции переставших быть паразитоидами, например, у пчел и муравьев. С другой же стороны, отмеченная Ройтером морфологическая «типичность» для своих отрядов имаго паразитоидов хорошо укладывается в характерное для паразитических форм явление, состоящее в сохранении морфологического сходства с непаразитическими предками у свободноживущих стадий жизненного цикла (как, например, его сохранили расселительные личинки паразитических усонюгих раков рода *Sacculina* — Догель, 1981).

В-третьих, обращает на себя внимание полное формальное соответствие отношений между паразитической стадией паразитоида и хозяином определению паразитизма, сформулированному выше в настоящей статье. Здесь налицо и симбиотичность отношений (хозяин полностью или частично выступает в роли посредника между паразитоидом и «средой первого порядка»), и их эксплуатационный характер (причем угнетение хозяина столь велико, что обычно приводит его к гибели).

Изложенные выше соображения справедливы также и в отношении одиноч-

ных ос-парализаторов, поскольку часть среды обитания их личинок образована организмами парализованных насекомых или пауков. Следует, однако, заметить, что в целом этих личинок можно считать обитателями комплекса сред, частично составленного организменными средами их хозяев, частично же созданного материнской особью в ходе осуществления ею заботы о потомстве. Таким образом, паразитизм оказывается в данном случае лишь составной частью более сложных биотических связей, в которые вовлечены личинки ос, их взрослые самки и заготовленная ими живая провизия.

Поэтому, на наш взгляд, паразитоидизм следует рассматривать как частный случай паразитизма, а не противопоставлять друг другу эти два явления. Таким образом, вполне правомерно использование термина «паразиты» в отношении типичных паразитоидов, встречающееся не только в старой, но и в относительно современной литературе (например, Каспарян, 2007; Маркова, Манжела, 2013).

**2. Растения — паразиты и полупаразиты.** Феномен использования одними растениями других живых растений для получения питательных веществ известен и интерпретируется как паразитизм весьма давно (см., напр., Decaisne, 1847), а в последние годы в качестве паразитизма растений стали рассматривать также некоторые варианты отношений растений с грибами, где грибы служат растениям источникам органических веществ и воды, по меньшей мере не извлекая из этого для себя никакой выгоды (и, соответственно, появились термины «растения-фитопаразиты» и «растения-микопаразиты» (Жук, 1992)). Кроме того, традиционно используется подразделение растений-фитопаразитов на собственно паразитов, или голопаразитов (бесхлорофилльных, живущих только за счет получаемых от хозяина органических веществ), и полупаразитов, или гемипаразитов (зеленых, сочетающих аналогичный способ гетеротрофного питания с фотосинтезом) (см., напр., Parasitic plants, 1995; Lambers et al., 2008; Westwood et al., 2010; Hatcher, Battey, 2011; Киселева, 2014а, б)<sup>4</sup>. Однако насколько корректно трактовать такие отношения между растениями и их хозяевами — другими растениями и грибами — как паразитизм?

Для ответа на этот вопрос, по-видимому, следует проверить соответствие этих отношений формальному определению паразитизма как симбиотического варианта эксплуатационных отношений. Симбиотичность отношений между растением, традиционно обозначаемым как паразит или полупаразит, и его хозяевами не столь очевидна, как в случае животного-паразита. Во-первых, в некоторых (хотя и не во всех) случаях экземпляр такого растения может параллельно взаи-

---

4 Автор сознательно избегает обсуждения время от времени поднимаемого вопроса об удачности или неудачности термина «полупаразит», сосредотачивая основное внимание на соответствии отношений растений, традиционно рассматриваемых как паразиты (как голо-, таки и гемипаразиты), формальным критериям паразитизма.

модельно взаимодействовать с несколькими экземплярами хозяев, в том числе и разной видовой принадлежности: например, по данным исследований, проведенных в Норфолке (Великобритания), одно растение погремка малого (*Rhinanthus minor*) взаимодействует, в большинстве случаев, с несколькими растениями-хозяевами, в том числе с представителями нескольких (до 7) разных видов (Gibson, Watkinson, 1989). Способность использовать одновременно два экземпляра растений-хозяев, в том числе и разной видовой принадлежности, продемонстрирована также и для американского вида повилики *Cuscuta attenuata* (Kelly, Horning, 1999). Эта особенность, хотя она и вполне ожидаема ввиду неподвижного образа жизни растений, совершенно необычна для типичных симбиозов, представляющих собой вариант индивидуальной консорции — мероценоза, характеризующегося наличием одной особи-эдификатора (в роли которой в данном случае выступает хозяин) (Озерский, 2013). Во-вторых, область физического взаимодействия с хозяином у многих (хотя и не у всех) растений, традиционно обозначаемых как паразиты (голо- или геми-), весьма мала по сравнению с областью их физического взаимодействия с абиотическими средами (почвенной и воздушной), что тоже может вызывать вопрос о правомочности рассмотрения этих отношений как симбиотических, то есть тесных. Попробуем ответить на эти вопросы. Обратимся сначала к случаю т. н. растений-фитопаразитов.

Что касается структуры консорций, включающих в себя подобные растения в качестве консортов (участников, использующих в своих целях трансформированность среды эдификатором), то от факта взаимодействия этих растений одновременно с несколькими хозяевами она никаких кардинальных изменений не претерпевает. Сама по себе ситуация, когда один и тот же организм взаимодействует в качестве консорта с несколькими организмами-эдификаторами, ничего исключительного из себя не представляет. Так, многие индивидуальные консорции включают в себя т. н. динамические консортивные связи (ДКС), характерной чертой которых является частая смена одних особей-консортов, взаимодействующих с данной особью-эдификатором, другими при сохранении общей структуры консорции (Озерский, 2013). Такой характер носит, например, взаимодействие энтомофильных растений с насекомыми-опылителями, а орнитохорных — с плодоядными птицами. Индивидуальные консорции, образованные исключительно динамическими консортивными связями, не могут считаться симбиотическими системами в силу несоответствия «критерию двух сред», однако связи между т. н. растением-фитопаразитом (в широком смысле) и даже несколькими растениями-хозяевами не являются ДКС, поскольку они предполагают устойчивые и непрерывные во времени контакты (каналы, по которым перемещаются вещество и заключенная в нем энергия) между определенными индивидуумами. По-видимому, следует считать, что растение, получающее пита-

тельные вещества из других растений, может быть одновременно консортом в нескольких индивидуальных консорциях, поддерживая с их эдификаторами симбиотические отношения. При этом имеющаяся у такого растения возможность быть своеобразным «мостом» для передачи вещества, энергии и информации между разными экземплярами хозяев (и, соответственно, между разными консорциями) никоим образом не препятствует трактовке этих отношений как консортивных связей, поскольку такая же возможность имеется и у консортов — участников ДКС.

Что касается пространственной «незначительности» физических контактов между растениями, традиционно обозначаемыми как паразиты (как голо-, так и геми-), и их растениями-хозяевами, то значение этих контактов для поддержания консортивных связей, на наш взгляд, определяется не пространственной протяженностью обеспечивающих их структур, а количественными и качественными (прежде всего — с точки зрения лимитирующей роли) характеристиками обеспечиваемых ими потоков вещества, энергии и информации. При этом нет никаких сомнений, что в данном случае поддержание трофических консортивных связей чрезвычайно важно, поскольку они являются облигатными не только для бесхлорофилльных, но и для целого ряда зеленых («полупаразитических») форм, начиная от лишенной связи с почвой и растущей на растениях-хозяевах омелы (*Viscum*) и заканчивая имеющей развитые подземные части стригой (*Striga hermonthica*) (Jiang et al., 2003). Что же касается т. н. «факультативных полупаразитов», то, например, о таком их представителе, как погремок малый (*Rhinanthus minor*) известно, что в отсутствие хозяина он существенно хуже растет (Seel et al., 1993). Поэтому организм хозяина должен считаться существенной частью среды обитания питающегося за его счет растения, а соответствующие отношения — симбиотическими.

Однако, как уже отмечалось выше, паразитизмом должен считаться не любой симбиоз, а такие симбиотические отношения, которые носят эксплуатационный характер. Но являются ли отношения между обсуждаемыми растениями и их хозяевами эксплуатацией, то есть действительно ли в них один участник угнетается, а другой повышает уровень своего благополучия? При поиске ответа на этот вопрос следует иметь в виду, что, в отличие от симбиотичности или несимбиотичности отношений, благополучие или неблагополучие участников биотических взаимодействий, строго говоря, должно оцениваться не на индивидуальном (организменном), а на популяционном уровне. В то же время, физиологическое и морфологическое состояние особей, входящих в состав популяции, во многих случаях может считаться косвенным показателем состояния соответствующей популяции в целом. С учетом этого, можно считать, что эксплуатационный характер обсуждаемых отношений, действительно, подтверждается целым рядом при-

меров. С одной стороны, их установление явно выгодно для одного из участников («паразита» или «полупаразита»). Об этом свидетельствует, например, приведенный выше пример с зависимостью роста погремка малого от наличия или отсутствия у него хозяев (Seel et al., 1993). Об этом же говорит и существование растений — «облигатных паразитов» и «облигатных полупаразитов», выживание которых прямо зависит от возможности получения от хозяина питательных веществ. С другой стороны, имеются данные, согласно которым второй участник этих отношений (растение-хозяин) может испытывать угнетение. Например, установлено, что заражение марьянником луговым *Melampyrum pratense* сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* приводит к уменьшению ее биомассы (Salonen et al., 2000), а погремек малый своим воздействием снижает надземную фитомассу у бухарника шерстистого *Holcus lanatus* и кровохлебки малой *Sanguisorba minor* (однако такой эффект отмечался не для всех видов растений-хозяев) (Barham, 2010).

Таким образом, по крайней мере во многих случаях отношения между растениями, традиционно называемые паразитизмом, действительно, носят характер симбиотической эксплуатации, то есть соответствуют принимаемому в настоящей работе определению паразитизма. В отношении этих случаев вполне корректным представляется использование терминов «паразитизм» и «паразит». Однако с системами гриб — растение-«микопаразит», несмотря на большое сходство, системами растение-хозяин — растение-фитопаразит, дело обстоит несколько сложнее. Если симбиотичность этих систем не вызывает особых сомнений (все ее доказательства, приведенные выше для системы растение—растение, вполне применимы также и для системы растение—гриб), то эксплуатационный характер поддерживаемых в них отношений между растением и грибом не столь очевиден.

Во-первых, нельзя исключать возможность того, что по крайней мере в ряде случаев растение не только извлекает питательные вещества из гриба, но и само является для него источником каких-либо нужных ему веществ (не обязательно питательных). В таких случаях следовало бы говорить уже не о паразитизме, а о мутуалистических отношениях. Именно поэтому вполне оправданным представляется использование в отношении таких растений более «осторожного» термина «микогетеротроф», часто встречающегося в научной литературе (см. обзор: Hynson et al., 2013). К сожалению, однако, никаких данных, проливающих свет на характер влияния микогетеротрофных растений на ассоциированные с ними грибы, нам не известно, а в сравнительно недавно опубликованной обзорной статье Н. Хинсон и соавторов (Hynson et al., 2013) утверждается, что данная проблема должна стать предметом будущих исследований<sup>5</sup>.

5 На наш взгляд, для доказательства возможности существования мутуалистического варианта таких отношений было бы достаточно обнаружить грибы, не способные нормально существовать без ассоциации с растением-микогетеротрофом.

Во-вторых, важно то, что среди грибов, участвующих в симбиозах с микогетеротрофными растениями, есть не только сапротрофные, но и микоризообразующие виды. Во втором случае структура и функционирование симбиотической системы оказываются существенно более сложными, чем в первом. Для многих микогетеротрофных растений установлено, что поступающие в них органические вещества, в конечном итоге, являются продуктом фотосинтеза других, автотрофных, растений, причем микоризообразующий гриб выступает в роли своего рода «транспортного канала» между автотрофом и микогетеротрофом: таким образом, например, происходит перенос веществ между, с одной стороны, автотрофами березой повислой (*Betula pendula*) и ивой ползучей (*Salix repens*) и, с другой стороны, микогетеротрофом ладьяном трёхраздельным (*Corallorhiza trifida*) (McKendrick et al., 2000; см. также другие примеры в обзоре: Hynson et al., 2013). С учетом того, что гриб, образующий эктомикоризу с березой или ивой, с полным правом может считаться симбионтом соответствующего растения, в данном случае следует говорить о сложной симбиотической системе, включающей в себя, по меньшей мере, трех участников — автотрофное растение (выступающее в роли эдификатора), гриб и растение-микогетеротроф (двухзвенная цепь консортов), причем оценка общего характера воздействия этой цепи консортов на эдификатора (идет ли здесь речь об эксплуатации или о мутуализме) представляется крайне затруднительной, поскольку отдельного анализа (с точки зрения количества, состава и, что самое сложное, значения) требует обратный поток веществ, по меньшей мере, на участке от гриба до автотрофного растения. В свою очередь, от результатов данной оценки должно зависеть, какой из участников этого симбиоза следует считать объектом эксплуатации со стороны микогетеротрофа — автотрофное растение, гриб или оба этих организма.

В целом, можно сказать, что паразитический характер отношений ассоциированных с грибами гетеротрофных растений с организмами, от которых они получают органические вещества, весьма вероятен, однако требует более строгого экспериментального подтверждения. До появления этого подтверждения в их отношении более целесообразно использовать в их отношении термин «микогетеротрофы», а не «микопаразиты».

Завершая раздел, посвященный паразитизму растений, невозможно обойти вниманием широко распространенное в природе явление, состоящее в том, что одно растение формирует с другим более или менее типичный периорганизменный экосимбиоз, однако выстраивает с ним при этом не трофические, а какие-либо другие консортивные связи, чаще всего — топические. Именно так ведут себя в природе эпифиты и лианы. Следует заметить, что отношения между, с одной стороны, эпифитами и лианами и, с другой стороны, растениями, служащими им местами поселения и опорами, в литературе обычно трактуются как вари-

ант комменсализма, то есть отношений, выгодных для одного их участника и нейтральных для другого, и, по-видимому, в большинстве случаев это оправданно (по крайней мере, в той степени, в какой вообще можно говорить о нейтральности в периорганомных экосимбиозах). Вместе с тем, можно привести целый ряд примеров подобных экосимбиозов, в которых имеет место несомненное угнетение одного растения другим. Ярчайший из таких примеров представляют собой «фикусы-удушители», в частности, азиатские *Ficus amplissima* и *F. benghalensis* и южноамериканские *F. pertusa* и *F. trigonata* (Patel, 1996; Putz, Holbrook, 1989), облигатно приводящие к гибели своих хозяев, препятствуя их нормальному росту. Такие примеры, несмотря на отсутствие прямых трофических связей между членами симбиотической системы, полностью соответствуют приведенному выше определению паразитизма как симбиотической эксплуатации и, на наш взгляд, должны рассматриваться как особый, своеобразный вариант паразито-хозяйинных отношений. Как и во многих других случаях симбиозов, здесь практически невозможно четко отграничить друг от друга случаи экосимбиоза-комменсализма и экосимбиоза-паразитизма. По-видимому, в случаях отчетливо выраженного эксплуатационного характера этих отношений их было бы целесообразно обозначать таким образом, чтобы одновременно отражались и их принадлежность к паразитизму, и существенное отличие от «традиционного» паразитизма, подразумевающего получение питательных веществ паразитом из организма хозяина. В качестве возможного варианта названия можно предложить термин «нетрофический фитопаразитизм».

**3. Кровососы — «временные паразиты».** Несмотря на то, что Догель считал, что паразитам свойственно иметь специфическую «среду обитания первого порядка», в его книге (Догель, 1947) было принято заимствованное из работ Лейкарта разделение паразитов на стационарных (поселяющихся на хозяине на длительное время, иногда на всю жизнь) и временных (посещающих хозяина лишь на время приема пищи и легко его покидающих). «Временными паразитами», в понимании Догеля, оказывались всевозможные членистоногие-кровососы, такие, как, например, комары, мухи и клещи. На наш взгляд, рассмотрение Догелем кровососов, контактирующих с позвоночными — источниками их пищи только во время кратковременного питания, как паразитов, пусть и «временных», непоследовательно и ошибочно. Лишь таких кровососов, которые на длительное время фиксируются на теле прокормителя (например, иксодовых клещей) или поселяются на нем (например, блох, пухоедов, вшей, мух-кровососок), действительно, можно считать эктопаразитами, формирующими более или менее устойчивые топические связи с определенными особями хозяина и перекладывающими на них часть взаимодействий со средой второго порядка (в частности, использующими определенный температурный режим, поддерживаемый теплокровным по-

звоночным). Особым вариантом паразитизма (основанном на периорганизменном экосимбиозе и сочетающимся с трофическими ДКС) можно считать также случай кровососов, поселяющихся в гнездах, норах и тому подобных убежищах, условия в которых создаются и поддерживаются их хозяевами. В остальных же случаях (комары, мокрецы, мошки, слепни, летучие мыши подсемейства *Desmodontinae* и т. п.) образ жизни кровососов невозможно считать «тесным сосуществованием» с организмами-«хозяевами», а среду их обитания — биогенной (организменной, периорганизменной или посторганизменной). Взаимоотношения с прокормителями несут у них характер типичных ДКС и, в целом, весьма напоминают таковые прочих несимбиотических мерофагов — например, подвижных растительноядных животных, таких как копытные и саранчовые. Динамический характер консортивных связей не исключает у них взаимодействий с прокормителем на уровне физиологических процессов (например, запуска у последнего защитных реакций того или иного типа, вплоть до специфических иммунных), однако система этих взаимодействий поддерживается не на индивидуальном, как у истинных симбионтов, а лишь на популяционном уровне<sup>6</sup>.

Таким образом, большинство летающих кровососов не может считаться паразитическими формами. В этой связи, по-видимому, было бы уместно рассмотреть также и трактовку этих животных как особого варианта эксплуататоров — «микрохищников» («micropredators»), отличающихся от типичных хищников тем, что они значительно уступают своим жертвам по размерам и, как правило, не вызывают их гибели и не наносят им существенного ущерба (Curis, Lafferty, 2000; Bush et al., 2001; Lafferty, Curis, 2002; Балашов, 2009). На наш взгляд, такая трактовка несимбиотических кровососов весьма логична, однако нуждается в некоторых уточнениях. Прежде всего, неудачным следует признать сам термин «микрохищник». Несмотря на то, что в целом ряде публикаций (Curis, Lafferty, 2000; Lafferty, Curis, 2002; Балашов, 2009) микрохищничество как вариант эксплуатационных отношений противопоставляется хищничеству не в меньшей мере, чем, например, паразитизму, этимология соответствующего термина может легко создать впечатление об особой близости этого типа отношений именно к хищничеству или даже о том, что микрохищничество является частным случаем последнего. Следует заметить, что подобный подход имеет, по нашему мнению, право на существование, поскольку

---

6 Подробный анализ разнообразия явлений, часто объединяемых под общим названием «временный паразитизм», можно найти в статье Ю. С. Балашова (2011). В указанной работе круг временных паразитов вполне справедливо ограничен формами, хотя и связанными с хозяином лишь в части своего жизненного цикла (в отличие от стационарных паразитов), однако при этом выстраивающих с ним на протяжении соответствующих стадий развития или поколений вполне типичные симбиотические эксплуатационные отношения.

сходство между несимбиотической мерофагией и типичным хищничеством весьма велико и может затрагивать даже тонкие метаболические взаимодействия. Так, именно с такой точки зрения можно рассматривать защитные реакции потенциальных жертв на те или иные проявления присутствия хищников (например, на выделяемые ими вещества-кайромоны), а такие реакции могут выражаться не только в поведенческих актах, но и в физиологических процессах. В частности, многие водные ракообразные и личинки амфибиотических насекомых активно изменяют характер своего вертикального распределения в толще воды в ответ на появление в воде веществ, выделяемых их естественными врагами, в том числе рыбами и хищными членистоногими (ракообразными и насекомыми) (Dodson, 1988; Dawidowicz et al., 1990; Губанов, 2005), а для дафний, кроме того, описано увеличение продукции диапаузирующих яиц в ответ на появление кайромонов рыб (Slusarczyk et al., 2013). Однако такая широкая трактовка хищничества неизбежно должна порождать неудобства при описании структуры трофических связей в биоценозах, где хищниками обычно называют несимбиотических биотрофов-зоофагов. Справедливости ради, следует заметить, что и в таких случаях границы хищничества понимаются не всегда четко: так, насекомоядность позвоночных (птиц, рыб и т. п.) в зоологической литературе часто не считается хищничеством, что, строго говоря, неправильно. В то же время, сочетание несимбиотичности отношений и мерофагии является специфической чертой не только летающих кровососов, но и животных с совершенно другой пищевой специализацией, прежде всего — несимбиотических (непаразитических) фитофагов. Важно также отметить, что для представителей обеих групп характерно также и существование системы взаимодействий с прокормителями на уровне физиологических процессов, поддерживаемой не на индивидуальном, как у истинных симбионтов, а лишь на популяционном уровне, с тем лишь различием, что для растений, взаимодействующих с фитофагами, в отличие от позвоночных животных, взаимодействующих с кровососами, неизвестно явление приобретенного специфического активного иммунитета. На наш взгляд, однако, это различие не является принципиальным, поскольку отсутствие такого иммунитета у растений в той или иной мере компенсируется другими защитными реакциями, в том числе и реализуемыми, подобно иммунным реакциям животных, на биохимическом уровне. Такие реакции могут осуществляться растениями в ответ на их повреждение растительноядными животными, как фитопаразитами, так и непаразитическими формами. Защитные реакции у растений могут быть, как и у животных, неспецифическими (ответ на любое повреждение растительных тканей) или специфическими (ответ на появление определенных сигнальных веществ — элиситоров — эндогенного или экзогенного происхождения). Они могут выражаться, например, в увеличении содержания в тканях растения веществ, отпугивающих фитофага (например, насекомого или позвоночного) или являющихся для него ток-

сичными (Furstenburg, van Hoven, 1994; Leng, 1997; Валуева, Мосолов, 2002; Xu et al., 2002). Таким образом, характер взаимодействия со своими прокормителями у несимбиотических кровососов и несимбиотических фитофагов принципиально сходен не только с экологической, но и с физиологической точки зрения. Поэтому, на наш взгляд, совершенно прав Томпсон (Thompson, 1982), объединивший эти две категории эксплуататоров в одну группу, «grazers» (в русском варианте, «пастбищников» — см., например, Миркин, Наумова, 2011). Данный термин, помимо всего прочего, имеет то достоинство, что он не имеет прямых отсылок ни к явлению хищничества, ни к явлению паразитизма и, на наш взгляд, является предпочтительным для обозначения всех несимбиотических эксплуататоров-мерофагов. При этом организмы, подвергающиеся эксплуатации со стороны пастбищников, представляется целесообразным называть прокормителями (Балашов, 2009)<sup>7</sup>, а сам тип этих отношений — пастбищничеством<sup>8</sup>.

**4. Внутривидовой «паразитизм».** Словосочетание «внутривидовой паразитизм» используется для отношений между представителями одного и того же вида, сходных в некоторых отношениях с паразитизмом, а именно: между организмами-участниками устанавливаются отношения, характеризующиеся тем, что один из них используется другим или другими как источник ресурсов и как посредник в отношениях с факторами внешней среды («среды второго порядка»), подвергаясь при этом морфологически и (или) физиологически выраженному угнетению. Такие отношения могут носить как облигатный, так и факультативный характер. В качестве «внутривидового паразитизма» разными авторами рассматриваются и случаи прямого использования одними участниками отношений организменной среды других, и отношения, сходные с экосимбиозами (состоящие в

---

7 Томпсон (Thompson, 2009) предложил использовать для обозначения организмов, атакуемых пастбищниками, термин «victim». Данное предложение, однако, совершенно неприемлемо для русской терминологии, поскольку точный перевод этого слова, «жертва», традиционно используется в ее рамках для обозначения организмов, атакуемых хищниками (и обозначаемых, в свою очередь, в англоязычной терминологии как «prey», «добыча»).

8 Следует заметить, что ряд авторов рассматривает пастбищничество как один из вариантов хищничества. Например, в учебниках экологии М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда (например, Began et al., 2006) понятие хищничества трактуется очень широко: авторы причисляют к хищникам и пастбищников, и паразитоидов, и типичных паразитов. Это обстоятельство, по-видимому, явилось причиной того, что в русском переводе одного из изданий этого учебника (Бигон и др., 1989) термин «grazer» был переведен как «хищник с пастбищным типом питания». Очевидно, что такой вариант перевода неудобен в использовании, если, следуя Томпсону, рассматривать пастбищничество как тип эксплуатационных отношений, отличный от хищничества.

использовании периорганизменных или посторганизменных сред), и отношения, при которых не происходит устойчивых контактов с биогенными средами.

Широко известным примером т. н. «внутривидового паразитизма», напоминающего паразитический физиосимбиоз, являются своеобразные отношения между полами у некоторых глубоководных рыб-удильщиков, которые характерны для семейств Ceratiidae, Linophrynidae, Neoceratiidae, встречаются в семействах Caulophrynidae и Oneirodidae и состоят в том, что карликовые самцы необратимо прикрепляются к значительно превышающим их по размерам самкам и получают питательные вещества из их тела (см. обзоры: Weitzman, 1997; Pietsch, 2005). Согласно обзору Т. У. Пича (Pietsch, 2005), прикрепление самца к самке сопровождается анатомическим объединением их кровеносных систем. Иногда отношения между самцами и самками, свойственные этим рыбам, обозначаются как «половой паразитизм» («sexual parasitism» — см., напр., Pietsch, 2005), а прикрепленные к самкам самцы практически всегда объявляются в научных публикациях паразитическими.

Сходный характер носят взаимоотношения между полами также и у некоторых беспозвоночных. Так, локализация самцов в теле или на теле самок своего вида известна у полихет (эхиурид) семейства Bonelliidae, причем самцы также называются в литературе паразитическими (см., напр., Knight-Jones, Ryland, 2003; Goto et al., 2013) или, по меньшей мере, симбиотическими (Jensen, 2005). По существу, о подобном же явлении (отличающемся, однако, предельной редукцией самцов) можно говорить и применительно к усоногим ракам из надотряда корнеголовых (Rhizocephala), хорошо известных по паразитирующим в крабах представителям рода *Sacculina*. Микроскопические самцы корнеголовых раков, также рассматриваемые иногда как паразиты конспецифичных самок (Walker, 2001; Deutsch et al, 2003), по существу, представляют собой группы клеток, располагающиеся в яичниках женских особей (Нюег, 1987; Нюег et al., 2014).

Одним из экосимбиозоподобных вариантов т. н. «внутривидового паразитизма» должен считаться приведенный в классическом пособии по паразитологии Догеля пример захвата царицами шмелей (*Bombus*) чужих семей своего вида, сопровождающийся убийством основательниц и переориентацией рабочих особей на выращивание расплода захватчицы (Sladen, 1899, цит. по: Догель, 1947). Как внутривидовой гнездовой паразитизм А. Д. Нумеров (2003) обозначает в своем обзоре явление, состоящее в том, что самка птицы подкладывает свои яйца в кладку другой особи или пары того же вида. Согласно Нумерову, это явление известно для 88 представителей отряда гусеобразных (в частности, для красноголового нырка *Aythya ferina*, хохлатой чернети *A. fuligula*, обыкновенного гоголя *Vicephala clangula*, мандаринки *Aix galericulata*, кряквы *Anas platyrhynchos*), для 80 видов воробьинообразных (например, для деревенской ласточки *Hirundo*

*rustica*, обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris*, дрозда-рябинника *Turdus pilaris*, домового воробья *Passer domesticus*, обыкновенной сороки *Pica pica*), а также для 135 видов птиц из других отрядов.

Наконец, примеры внутривидовых отношений, иногда обозначаемые как «половой паразитизм» («sexual parasitism» — см., напр., Perill et al. 1978), подобно рассматривавшимся выше отношениям у рыб-удильщиков, но принципиально отличные от них в том отношении, что они не связаны с тесными продолжительными взаимодействиями индивидуумов через биогенные среды — это стратегии полового поведения, состоящие в перехвате особей противоположного пола, привлекаемых другими особями своего пола. Например, у квакш (*Hyla cinerea*, *H. ebraccata*, *H. intermedia*, *H. arborea*) и у жабы *Bufo calamita* описаны молчащие самцы, сопровождающие акустически активных самцов и спаривающиеся с самками, привлекаемыми сигналами последних (Perill et al. 1978; Miyamoto, Cane, 1980; Arak, 1988; Castellano et al., 2009; Beres, Bajgar, 2011). Сходное явление («сателлитная стратегия») было описано также для ряда сверчков из родов *Gryllus* и *Teleogryllus*, причем оно интерпретировалось как способ защиты от заражения мухами-паразитоидами (см. обзор: Cade, 1980).

Несмотря на большое разнообразие примеров «внутривидового паразитизма», все они имеют одну общую черту, а именно: эти отношения даже формально не могут рассматриваться как паразитизм, так как не соответствуют, как минимум, двум важным признакам паразитизма — симбиотичности и эксплуатационному характеру. Согласно определению симбиоза, принадлежащему де Бари, симбиотические отношения могут быть только межвидовыми. Поскольку паразитизм является вариантом симбиоза, на него также формально должно распространяться это требование.

Более того, с точки зрения экологии едва ли корректно было бы рассматривать эти отношения также и как эксплуатационные. Дело в том, что под «внутривидовыми отношениями», как правило, явно или неявно подразумеваются отношения между членами одной и той же популяции (см. например, замечание по этому поводу В. Н. Беклемишева (1951)). Если взаимодействуют особи — члены разных популяций одного и того же вида, то в этом случае речь идет либо о слабо изолированных друг от друга популяциях, самостоятельность которых должна вызывать сомнения, либо, наоборот, о популяциях, настолько сильно репродуктивно изолированных друг от друга, что эти отношения принципиально ничем не отличаются от межвидовых. Например, у популяций мигрирующих видов такая изоляция может быть обусловлена несовпадением территорий размножения (как у перелетных птиц и проходных рыб), возможны также и другие механизмы изоляции, например, укладывающиеся в концепцию парapatрического видообразования: (см., напр., Ridley, 2003). Очевидно, что взаимодействия между популяци-

ями, формально причисляемыми к одному и тому же виду, но при этом изолированными друг от друга с точки зрения обмена генами, принципиально ничем не отличаются от межвидовых, и поэтому, на наш взгляд, их более правильно рассматривать в рамках последних и не использовать в качестве примеров «внутривидового паразитизма». По-видимому, главное отличие внутривидовых отношений от межвидовых состоит именно в том, что они реализуются в рамках одной и той же популяции. Соответственно, все примеры «внутривидовой эксплуатации», так или иначе относящиеся к репродуктивной стратегии (а внутривидовой «половой паразитизм», безусловно, имеет к ней самое прямое отношение), невозможно считать эксплуатацией, поскольку они направлены на обеспечение воспроизводства популяции в целом, а не какой-то ее определенной (представленной особями-«эксплуататорами») части. С этой точки зрения, они имеют отношение к паразитизму не в большей мере, чем, например, взаимоотношения между эмбрионом и материнским организмом у плацентарных млекопитающих. По-видимому, в таких случаях можно говорить лишь о тесных взаимодействиях, в крайнем случае — о симбиозоподобных отношениях, но не об истинных симбиозах.

**5. Клептопаразитизм.** Термин «клептопаразитизм»<sup>9</sup> встречается в зоологических работах по меньшей мере в двух существенно разных значениях. Объединяет их лишь то обстоятельство, что эксплуататор получает пищу не непосредственно от эксплуатируемого организма, а из некоего ресурса, «похищаемого» у последнего. В орнитологии термин «клептопаразит» используют (по меньшей мере, с 50-х годов прошлого века: напр., Rothschild, Clay, 1952) в отношении птиц, существенным компонентом питания которых является добыча, отбираемая от птиц других видов, других животных. Широко известными представителями подобных «клептопаразитов» являются поморники (*Stercorarius* spp.), фрегаты (*Fregata* spp.) и крупные виды чаек (*Larus* spp.), часто отбирающие рыбу у более мелких морских птиц, однако явление «клептопаразитизма» (в указанном смысле) распространено среди птиц гораздо шире и известно, по меньшей мере, в 29 семействах из 10 отрядов (см. обзор: Brockmann, Barnard, 1979). Иногда термин «клептопаразиты» (в нескольких различных значениях) применяют также и в отношении других животных, в том числе беспозвоночных (в частности, насекомых, пауков, моллюсков) и позвоночных (рыб, рептилий, млекопитающих) (García et al., 2011). При этом обычно под клептопаразитизмом понимают тот или иной вариант межвидовых отношений, хотя иногда термин распространяют также и на сходные по своим проявлениям внутривидовые взаимодействия (Brockmann, Barnard, 1979; Cooper, Pérez-Mellado, 2003).

Если попытаться проанализировать разнообразные экологические отноше-

---

9 В англоязычной литературе встречается две формы написания этого термина, «cleptoparasitism» и «kleptoparasitism».

ния, обозначаемые в литературе как «клептопаразитизм», с точки зрения их со-ответствия определению паразитизма, то окажется, что круг этих явлений очень неоднороден. Помимо того, что из числа паразито-хозяйинных отношений придется исключить все случаи внутривидового «клептопаразитизма» (по тем же причинам, по которым мы исключили выше из их числа также и остальные случаи внутривидового «паразитизма»), не могут считаться симбиотическими (а следовательно, и паразито-хозяйинными) также и многие варианты межвидового «клептопаразитизма». Так, явно не удовлетворяет «критерию двух сред» «клептопаразитизм» птиц, состоящий в отбирании одними птицами у других пойманной добычи или другой найденной ими пищи. В таких случаях атакуемая и атакующая птицы вступают лишь в кратковременное взаимодействие, оставаясь при этом обитателями абиогенных (воздушной, водной и т. п.) сред. Характер этого взаимодействия напоминает таковое между пастбищниками, отличаясь от него лишь тем, что благополучие атакуемой особи уменьшается не за счет травматизации и прямого уменьшения биомассы, как в случае типичного пастбищничества, а за счет «обесценивания» энергии, затраченной на поиск и поимку добычи, отобранной впоследствии эксплуататором (а также из-за энергетических затрат, связанных с попытками уйти от преследования). Кроме того, в отличие от типичного пастбищничества, в таких отношениях не происходит прямого контакта эксплуататора с организменной средой эксплуатируемых особей, а имеют место ДКС, основывающиеся на использовании консортами-«клептопаразитами» элементов перiorганизованной среды, создаваемой и поддерживаемой эксплуатируемыми особями (эдификаторами) в процессе ловли и транспортирования ими добычи. По-видимому, такие варианты «клептопаразитизма» наиболее правильно интерпретировать как особые варианты пастбищничества («пастбищное воровство»), а термины «паразитизм» и производных от него слов в их отношении следует избегать.

Помимо описанного выше «клептопаразитизма» птиц, как типичное «пастбищное воровство» должны интерпретироваться также некоторые отношения, в которых в качестве эксплуататора выступают другие животные. Например, пятнистые гиены (*Crocuta crocuta*) отбирают добычу у гиеновидных собак (*Lycaon pictus*) — Carbone et al., 1997; Gorman et al., 1998), а среди коралловых рыб встречаются «садовники» (виды, обладающие территориальным поведением и поддерживающие на занятом ими участке рифа определенный состав водорослей-макрофитов, уничтожая представителей несъедобных видов и создавая условия, благоприятные для съедобных) и использующие поддерживаемые «садовниками» альгоценозы т. н. «клептопаразиты» (по сути дела, также являющиеся «пастбищными ворами»), в том числе и относящиеся к другим видам (Hamilton, Dill, 2003). К «пастбищным ворам» должна быть отнесена также и часть временных посетителей ловчих сетей пауков, например, пауки других ви-

дов и различные насекомые, в том числе скорпионовые мухи и двукрылые, которые питаются добычей пауков, попавшей в ловчую сеть (Sivinski, Stowe, 1980). При этом нужно, однако, иметь в виду, что существуют еще, по меньшей мере, две категории посетителей ловчих сетей. Во-первых, те из них, кто питается неиспользованными остатками добычи паука, должны считаться не «пастбищными ворами», а комменсалами. Во-вторых, часть ассоциированных с пауками членистоногих поддерживает более или менее тесные отношения с определенными особями хозяев, являясь, таким образом, не пастбищниками, а экосимбионтами. Именно отношения, в той или иной степени обладающие чертами симбиотичности (то есть хотя бы в общих чертах удовлетворяющие «критерию двух сред»), представляют наибольший интерес с точки зрения задач настоящей статьи. Например, пауки рода *Argyrodes* поселяются в ловчих сетях других видов, сосуществуя с их «хозяевами» и похищая часть добычи и даже поедая паутину (Tso, Severinghaus, 1998; Miyashita et al., 2004). При этом степень ассоциированности с определенными особями хозяев варьирует у этих пауков, даже в пределах одного вида, от частой их смены до постоянного обитания на одной и той же сети (Tso, Severinghaus, 2000). По-видимому, во втором случае можно говорить об экосимбиозе (вполне корректным названием данного варианта которого, на наш взгляд было бы словосочетание «факультативный периорганизменный клептопаразитизм»).

Как периорганизменный клептопаразитизм (факультативный или облигатный) можно рассматривать также и некоторые другие примеры экосимбиотических отношений. Например, характер факультативного периорганизменного клептопаразитизма, по-видимому, носят отношения между морским брюхоногим моллюском *Trichotropis cancellata* и различными сидячими бентосными фильтраторами: полихетами, плеченогими, голотуриями, двустворчатыми моллюсками (Iyengar, 2004), а облигатным периорганизменным клептопаразитизмом (сходным в определенной мере с кишечным паразитизмом) следует считать отношения между насекомоядными растениями из семейства саррацениевых и поселяющимися в их ловчих кувшинчиках личинками мух-саркофагид рода *Fletcherimyia*, питающимися пойманными растением насекомыми (Rango, 1999; Dahlem, Naczi, 2006).

Помимо «пастбищных воров» и периорганизменных клептопаразитов, в литературе клептопаразитами часто называют еще одну экологическую группу организмов, которую правильнее всего, на наш взгляд, было бы обозначить как посторганизменных клептопаразитов. Речь идет о личинках насекомых — преимущественно, представителей отрядов перепончатокрылых (Gasteruptionidae, Sapygidae, ряда пчелиных и др.), двукрылых (в частности, многих мух-саркофагид из подсемейства *Miltogrammatinae*) и жесткокрылых (прежде всего, ряда представителей семейства нарывников — *Meloidae*). В наиболее известных слу-

чаях посторганомные клептопаразиты поселяются в гнездах ос и пчел, создающих для своего потомства запасы в виде парализованных насекомых и пауков, пыльцы и меда и т. п.; при этом расплод вида-хозяина либо погибает от недостатка пищи, либо предварительно уничтожается.

Описанные отношения, помимо того, что, безусловно, являются эксплуатационными, на наш взгляд, в той или иной мере содержат в себе элементы посторганомного экосимбиоза: среда обитания клептопаразитических личинок является результатом деятельности самки вида-хозяина и более ею не поддерживается. Следует отметить, что о посторганомном клептопаразитизме «в чистом виде», по-видимому, можно говорить только при использовании в качестве хозяев пчел, заготавливающих для своих личинок пыльцу и нектар, в то время как при развитии за счет ос он сочетается с паразитоидизмом на парализованном хозяином насекомых или пауках. Аналогичное сочетание посторганомного клептопаразитизма и паразитоидизма (с существенным перевесом в сторону последнего) представляет собой «клептопаразитизм», или «клептопаразитоидизм», описанный для наездников рода *Pseudorhyssa*, облигатными хозяевами которого служат личинки рогахвостов, первоначально парализованные и зараженные наездниками рода *Rhyssa* (Spradbery, 1969; Каспарян, 1981, 2007; Standley et al, 2012). В этом случае тело личинки рогахвоста можно трактовать одновременно и как организменную среду, и как посторганомную по отношению к первичному паразиту (с учетом того, что свойства ее были трансформированы самкой последнего путем парализации и, возможно, блокировки гуморальных и клеточных защитных реакций).

Следует заметить, что в природе существует множество переходных вариантов отношений, в том числе между разными вариантами клептопаразитизма, между клептопаразитизмом и другими формами паразитизма, а также между клептопаразитизмом и комменсализмом. Например, как различные степени перехода от периорганомного клептопаразитизма к посторганомному можно, по-видимому, рассматривать отношения между некоторыми видами жуков, в том числе короедов (Scolytinae) и навозников (Aphodiinae и мелких представителей Scarabaeinae). В случае короедов, эти отношения состоят в использовании одними видами ходов других видов и ассоциированных с этими ходами амброзиевых грибов. В литературе они описываются как паразитизм, обозначаются терминами «гнездовой паразитизм» или (в случае использованием одним видом короедов амброзиевых грибов, ассоциированных с ходами другого вида) «микоклептизм», а их участники-эксплуататоры — термином «клептоинквилины» (см. обзоры: Петров, 2014; Kirkendall et al., 2015). Например, короеды-крошки (*Crypturgus* spp.) поселяются в ходах различных других короедов, связанных с мертвыми и отмирающими деревьями хвойных пород (Старк, 1952). Хотя, про-

никнув в ход хозяина, самка короледа-крошки далее строит от него свой собственный ход, а личинки далее самостоятельно питаются флорой, при массовом поселении этих жуков наблюдается повышенная смертность личинок вида-хозяина. Поскольку личинки короледа-крошек могут в той или иной мере успешно сосуществовать с особями вида-хозяина в одном и том же подкорном пространстве, данный вариант отношений должен, по-видимому, рассматриваться как периорганомный клептопаразитизм (хотя имеются некоторые данные, свидетельствующие о физическом уничтожении яиц и личинок видов-хозяев сосновыми короледами-крошками *C. cinereus*, — Якубюк, цит. по: Старк, 1952). Еще более ярко выражен подобный клептопаразитизм у ряда представителей триб *Xyleborini* и *Corthylini* (например, из неотропических родов *Tricolus*, *Amphicranus* и *Sampsonius*): результатом проникновения этих короледа в ходы других видов является полная или частичная гибель потомства у хозяев галерей (см. обзоры: Петров, 2014; Kirkendall et al., 2015). Что касается навозников, то, например, для самок *Aphodius porcus* описано частое, предположительно даже облигатное использование для откладки яиц запасы навоза, делаемые для своего потомства крупными навозниками-геотрупами *Geotrupes stercorarius* (Chapman, 1869, цит. по: Hammond, 1976). Другие мелкие навозники из родов *Aphodius*, *Caccobius*, *Pedaria*, *Trichillum* могут использовать для откладки яиц запасы навоза, делаемые более крупными навозниками (*Geotrupes*, *Scarabaeus*, *Copris*, *Dichotomius*, *Gymnopleurus*, *Canthon*), причем в одних случаях такое поведение, по-видимому, носит облигатный, а в других — факультативный характер (см. обзор: Hammond, 1976). Согласно П. М. Хэммонду (Hammond, 1976), в одних случаях такие отношения могут расцениваться как утилизация избыточных запасов (и тогда, с нашей точки зрения, речь идет, скорее, о комменсализме), в других же потомство вида-хозяина голодает или вообще физически уничтожается видом-захватчиком (и тогда эти отношения интерпретируются Хэммондом как клептопаразитизм).

Формой отношений, переходной между периорганомным клептопаразитизмом и физиосимбиотическим («типичным») паразитизмом, по-видимому, можно считать кишечный паразитизм, если паразит питается не тканями хозяина, а только содержимым кишечника (как это свойственно, например, взрослым стадиям цестод и аскарид в пищеварительном тракте позвоночных). Для паразитов такого типа (по крайней мере, в случае относительно слабого влияния на состояние организма хозяина) в прошлом иногда использовалось название «food-robbars» (Minchin, 1917) или «пищерасхитители» (Догель, 1947). С точки зрения характера взаимодействий между организмами-участниками, основным отличием «пищерасхитительства» от типичного периорганомного клептопаразитизма является более сильное воздействие на физиологические процессы хозяина, связанные со всасыванием последним продуктов метаболизма паразита.

Можно полагать также, что клептопаразитизм в некоторых случаях послужил основой для эволюционного формирования других вариантов паразитизма. Разные последствия этой эволюции можно видеть в пределах одного подсемейства мух-саркофагид, *Miltogrammatinae*. Например, экосимбионты из этого подсемейства, связанные с роющими осами рода *Vembix*, регулярно снабжающими свое потомство вновь и вновь добываемыми и убиваемыми мухами (Фабр, 1993), должны характеризоваться не как посторганизменные, а как периорганизменные клептопаразиты (поскольку специфическая среда первого порядка у них все время поддерживается хозяином). Еще более сильной оказалась трансформация паразитизма у мухи *Senotainia tricuspis*, также относящейся к *Miltogrammatinae* и ставшей паразитоидом имаго медоносной пчелы (Полтев, Нешатаева, 1984). По-видимому, возможны также и эволюционные преобразования паразитизма, направленные в противоположную сторону — от «традиционного» паразитизма или паразитоидизма к клептопаразитизму. Так, упоминавшийся выше в связи с периорганизменным клептопаразитизмом на саррацениевых род мух-саркофагид *Fletcherimyia* близко родственен (принадлежит той же самой трибе Protodexiini) родам *Blaesoxipha* и *Agriella* (Povolný, Verves, 1997; Giroux et al., 2010), представители которого, в свою очередь, известны как облигатные паразитоиды насекомых — прямокрылых и жуков (Родендорф, 1928, 1937; Verves, Szpila, 2011). Вполне правдоподобным представляется предположение о том, что переход *Fletcherimyia* к клептопаразитизму произошел на основе появления способности у их личинок, первоначально паразитировавших на насекомых, завершать свое развитие вне тела хозяина в случае его попадания в ловчий кувшинчик насекомоядного растения. Еще более вероятным можно считать возникновение клептопаразитизма на основе паразитоидизма у некоторых ос-блестянок (*Chrysididae*), среди которых, несмотря на преобладание истинных паразитоидов (в том числе, развивающихся за счет преимагинальных стадий жалящих перепончатокрылых), имеются виды, личинки которых питаются провизией, запасенной хозяином (Vogusch et al., 2007). Наконец, практически не вызывает сомнения, что именно на основе паразитоидизма сформировался клептопаразитизм у таких связанных с паразитоидами насекомых, как уже упоминавшиеся наездники рода *Pseudorhyssa*, захватывающие личинок рогохвостов, парализованных наездниками рода *Rhyssa*, и дорожные осы (*Pompilidae*) из нескольких родов (*Ceropales*, *Evagetes*, *Poecilagenia*), также захватывающие чужую добычу — пауков, парализованных осами — представителями других видов из этого же семейства (Локтионов, 2011). Следует, однако, иметь в виду, что у этих наездников и дорожных ос, в отличие от *Fletcherimyia*, клептопаразитизм не заместил собой паразитоидизм, а стал лишь своеобразной «надстройкой» над ним, поскольку у

дальнейших отношениях с захваченной добычей их личинка ведет себя как типичный паразитоид.

Завершая рассмотрение симбиотических вариантов отношений, традиционно обозначаемых как клептопаразитизм, целесообразно рассмотреть взаимоотношения между двумя близкими понятиями — посторганнозменного клептопаразитизма и инквилинизма (инквилии). Следует заметить, что под инквилинизмом нередко понимается более широкий круг явлений, чем охарактеризованные в настоящей работе периорганнозменный и посторганнозменный варианты клептопаразитизма. Все они укладываются в рамки соответствующих экосимбиозов, однако помимо эксплуатационных (клептопаразитических) отношений как инквилинизм могут рассматриваться также некоторые варианты комменсализма. Практически разграничить эти две группы явлений не всегда легко. Если сверчков рода *Eremogrylodes*, обитающих в норах позвоночных (Правдин, Мищенко, 1980), по-видимому, с достаточным основанием можно считать комменсалами, то, например, личинки мухи-журчалки *Volucella bombylans*, обитающие в гнездах шмелей, питаются преимущественно накапливающимися в них мусором, однако иногда могут атаковать личинок хозяина (Alford 1975, цит. по: Monfared et al., 2013), проявляя себя, таким образом, как эксплуататоры (хотя и факультативные).

В отношении степени соответствия друг другу понятий клептопаразитизма, инквилинизма и комменсализма в литературе существует путаница. Например, в «Биологическом энциклопедическом словаре» (Биологический..., 1986) инквилинизм трактуется как форма комменсализма, однако при этом указывается, что животное-инквилин обычно уничтожает хозяина захватываемого им жилища (легко видеть, что последнее не соответствует общепринятому определению комменсализма как отношений, выгодных для одного участника и нейтральных для другого). С другой стороны, еще в XIX веке Ч. В. Райли (Riley, 1893) различал паразитических («фатальных») инквилинов и инквилинов-комменсалов. Во многих публикациях термин «инквилин» употребляют в отношении типичных клептопаразитов: ос-блестянок (Мартынова, 2014), мух-саркофагид (Povolný, Verves, 1997; Verves et al., 2015), наездников-гастерупционид (Macedo et al., 2012; Achterberg, Talebi, 2014) и т. п., нередко употребляя в одной и той же работе оба термина как синонимы. Наконец, например, Д. Миллер и Б. Креспи (Miller, Crespi, 2003) разграничивали паразитизм и инквилинизм, исходя из того, что в первом случае одному из участников отношений (хозяину) наносится вред, а во втором случае такого не происходит. К этому можно добавить, что для обозначения формы комменсализма, при которой комменсал поселяется в жилище своего хозяина, существует отдельный термин, «синойкия» («synoecy») (Borradaile, 1923, цит. по: Jones, Job, 1938; Догель, 1947); термин этот, однако, встречается также и в более широком значении, когда речь может идти об обитании не только в убежи-

ще хозяина, но и непосредственно на его теле или внутри тела. Например, Догель (1947) в своем пособии по паразитологии трактовал синойкию чрезвычайно широко, полагая ее понятием, более широким, чем комменсализм, и включая последний (характеризуемый наличием трофических связей между участниками) в ее состав. В качестве частных случаев синойки он рассматривал как «простое квартиранство» (отношения, в наибольшей мере соответствующие современному пониманию синойки и подразумевающие использование консортом убежища, принадлежащего хозяину, не сопровождающееся ни поселением на теле или в теле последнего, ни установлением с ним трофических связей), так и другие варианты тесных отношений, более или менее нейтральных для хозяина (эдификатора) и выгодных для консорта. Фактически, «синойкия» в трактовке Догеля оказалась даже более широким понятием, чем сложившееся к настоящему времени понимание комменсализма, поскольку Догель рассматривал в рамках комменсализма (и, следовательно, синойки) также «пищерасхитителей». По-видимому, столь широкую трактовку синойки в настоящее время нельзя считать оправданной, так как она не соответствует сложившемуся к настоящему времени представлению о синойки как совершенно определенном варианте комменсализма, характеризующемся использованием комменсалом убежища хозяина (Биологический..., 1986).

На наш взгляд, наиболее целесообразно было бы унифицировать обозначения т. н. «инквилинов» следующим образом: 1) для обозначения симбионта-эксплуататора использовать термин «клептопаразит», а соответствующие отношения называть клептопаразитизмом и расценивать как вариант паразитизма на основе экосимбиоза; 2) для обозначения симбионта-комменсала использовать термин «синойк» (Догель, 1947; Длусский, 1967), а отношения называть синойкией и расценивать как вариант комменсализма на основе экосимбиоза; 3) в качестве обобщающего названия для клептопаразитов и синойков использовать термин «инквилины», а для отношений — «инквилинизм».

**6. Гнездовой паразитизм.** Приводимый ниже анализ правомочности рассмотрения т. н. «гнездового паразитизма» как формы паразитизма будет касаться только межвидовых отношений между позвоночными животными. Сходные с ними внутривидовые отношения были рассмотрены выше, в разделе 4 («внутривидовой “паразитизм”»), а аналогичные межвидовые взаимодействия беспозвоночных, чаще обозначаемые другими терминами, частично рассмотрены в рамках явления клептопаразитизма (раздел 5), а частично анализируются ниже (раздел 9, «социальный паразитизм»).

Явление, известное под названием гнездового паразитизма (brood parasitism), состоит в использовании в своих целях инстинкта заботы о потомстве, проявляемого другими особями, не являющимися родителями «гнездового пара-

зита». Оно описано для более 150 видов птиц из 12 отрядов, в том числе в 4 отрядах известны облигатные гнездовые паразиты и в 10 — факультативные (см. обзор: Нумеров, 2003). Кроме того, как гнездовой паразитизм в литературе обозначается репродуктивная стратегия некоторых рыб: например, обитающего в озере Танганьика сома-кукушки *Synodontis multipunctatus* (Sato, 1986; Wisenden, 1999; Wootton, Smith, 2014) и японской карповой рыбы *Pungtungia herzi* (Hyoj, Nagata, 2000, цит. по: Wootton, Smith, 2014). Эти рыбы используют для инкубации своей икры представителей других видов, проявляющих заботу о потомстве в форме вынашивания икринок во рту или их охраны в гнезде. В случае сома-кукушки вылупившиеся мальки гнездового паразита поедают икру хозяина-cichлиды, инкубируемую у него во рту (Wootton, Smith, 2014).

На вопрос о том, можно ли считать «гнездовой паразитизм» соответствующим принятому в настоящей работе определению паразитизма как симбиотической эксплуатации, можно ответить следующим образом. Рассматривать отношения такого типа как симбиотические, по-видимому, вполне правомочно. Целый ряд условий существования гнездового паразита (яйца, птенца, малька и т. п.), в том числе поступление пищи, охрана от хищников, поддержание определенного температурного режима, вентилирование и т. д., поддерживается деятельностью «приемных» родителей, и, таким образом, в данном случае можно говорить о существовании создаваемой ими периорганизменной среды первого порядка (и, соответственно, периорганизменного экосимбиоза). Единственным отличием от типичной схемы организации симбиотической системы как индивидуальной консорции здесь в ряде случаев может быть участие в качестве эдификатора пары «приемных» родителей, а не одной особи. Это отличие представляется нам не очень принципиальным, особенно с учетом того, что оно относится не ко всем видам хозяев, а у тех видов, у которых в заботе о потомстве участвуют оба родителя, обычно более активным участником (и, соответственно, основным эдификатором описываемой консорции) оказывается все-таки одна особь (более подробно проблема «надорганизменного эдификатора» обсуждалась выше, в связи с растениями-фитопаразитами).

Несколько сложнее обстоит дело со второй частью этого вопроса — о том, могут ли считаться эти отношения эксплуатационными. По-видимому, в разных случаях ответ на нее может быть различным. Иногда подобные отношения более близки к комменсализму и даже к мутуализму, чем к эксплуатации. Например, в целом ряде случаев выметывания рыбами икры в гнезда других видов (т. н. «гнездовая ассоциация» — Wisenden, 1999) ущерб от совместной инкубации и даже от охраны гетероспецифичных икринок и мальков для вида-хозяина не очевиден, а между птицами оропендолой Монтецумой *Psarocolius montezuma* (хозяином) и большим трупялом *Scaphidura oryzivora* («гнездовым паразитом») на

территории Панама описаны отношения, включающие в себя защиту птенцами трупяла птенцов орпендолы от атак паразитических мух рода *Philornis* (Smith, 1968, цит. по: Нумеров, 2003). Однако в большинстве случаев межвидовой гнездовой паразитизм также и в этом отношении вполне удовлетворяет принятому в настоящей работе определению паразитизма. Их эксплуатационный характер проявляется, по меньшей мере, в том, что воспитание потомства другого вида приводит к увеличению энергетических потребностей и затрат времени у хозяина, а для многих гнездовых паразитов (например, для кукушек и медоуказчиков) характерно, кроме того, уничтожение собственного потомства хозяина. Таким образом, гнездовой паразитизм может рассматриваться как симбиотическая эксплуатация, то есть паразитизм. На наш взгляд, его вполне можно считать достаточно типичным вариантом периорганизменного клептопаразитизма, вполне аналогичным рассмотренному выше примеру с мухами-саркофагами, развивающимися в гнездах роющих ос из рода *Vembitx*.

**7. Паразиты колоний.** Некоторого внимания с точки зрения соответствию понятию паразитизма заслуживают эксплуатационные отношения, в которых в роли эдификатора (хозяина) выступает не одиночный организм, а колония, состоящая из анатомически связанных друг с другом многих особей. Например, у многих морских пауков (Pantopoda) личинки поселяются снаружи или внутри колоний коралловых или гидроидных полипов и питаются их тканями. Такие отношения между морскими пауками и кишечнополостными обычно обозначаются как паразитизм (Догель, 1947; Богомолова, 2004; Богомолова, Малахов, 2006). Аналогично, как паразитизм трактуются отношения между колониями мшанок и губок и личинками сетчатокрылых насекомых из семейства Sisyridae (Павловский, Лепнева, 1948; Poirrier, Arceneaux, 1972; Pupedis, 1980).

На наш взгляд, в этих отношениях имеются оба основных признака паразитизма: поддержание продолжительного контакта с биогенной (организменной) средой одного и того же живого объекта (хозяина) и эксплуатационный характер отношений. Единственной их особенностью можно считать то обстоятельство, что хозяин представлен в данном случае не одной особью, а колонией. Выше мы уже рассматривали примеры, в которых одна и та же особь паразита контактирует с несколькими особями хозяев одновременно, — это растения-фитопаразиты. Все аргументы, позволяющие считать отношения между растениями-паразитами и растениями-хозяевами паразитизмом, вполне применимы также и к паразитизму на колониях. Более того, следует подчеркнуть, что в данном случае отличия от обычной схемы паразито-хозяинной системы, подразумевающей наличие только одной особи-хозяина, еще менее существенны, чем в случае фитопаразитов. Дело в том, что структурные и функциональные отличия таких колоний от одиночных организмов, обладающих мо-

дульной организацией (например, от типичных сосудистых растений) условны (Марфенин, 1993).

**8. Паразиты яйцевых кладок.** Своеобразный случай эксплуатационных отношений представляет обитание эксплуататоров в яйцевых кладках хозяина. Так, в яйцевых коконах пауков развиваются личинки некоторых наездников — представителей родов *Tromatobia*, *Zaglyptus*, *Gelis* из семейства Ichneumonidae (Каспарян, 1981, 2007), мух из нескольких семейств (Ephydridae, Drosophilidae, Chloropidae (Scheiring, Foote, 1973; Robinson, Robinson, 1977; Coombs, 1994; O'Grady et al., 2003), сетчатокрылых из семейства Mantispidae (Brushwein et al., 1992), в яйцевых кладках ложноскорпионов — личинки наездников-ихневмонид из рода *Obisiphaga* (Каспарян, 1981, 2007), в оотеках тараканов — личинки наездников из семейства Evaniidae (Brown, 1973; Thoms, Robinson, 1987; Vidlička, 2007; Mullins et al., 2012), в кубышках саранчовых — личинки жуков и двукрылых из нескольких семейств (жуки: Meloidae, Trichodidae; двукрылые: Bombyliidae, Sarcophagidae, Chloropidae) (Родендорф, 1928, 1937; Захваткин, 1931, 1954; Рубцов, 1995; Чернышев, Легалов, 2008). Разными авторами отношения такого типа характеризуются либо как паразитизм (в том числе, как паразитоидизм), либо как хищничество. Для того, чтобы избрать их корректную интерпретацию, следует определить, являются ли они симбиотическими. По нашему мнению, в этих случаях средой обитания личинок-эксплуататоров оказывается биогенная (посторганнизменная) среда, преобразованная в результате деятельности особи вида-хозяина, сформировавшей кладку яиц и тем самым создавшей в данной точке пространства специфические условия. Таким образом, здесь имеет место посторганнизменный экосимбиоз, и, с учетом его эксплуатационного характера, в данном случае вполне корректно говорить о паразитизме. На наш взгляд, подобные «паразиты» или «хищники» должны рассматриваться как посторганнизменные клептопаразиты, хозяином которых является особь, отложившая впоследствии зараженную ими кладку яиц. Особо следует подчеркнуть высокую вероятность тесной эволюционной связи между данной разновидностью посторганнизменного клептопаразитизма и другими формами паразито-хозяинных отношений, прежде всего — других вариантов клептопаразитизма, а также паразитоидизма. Эта связь доказывается не только наличием паразитов яйцевых кладок в таксонах, составленных преимущественно типичными посторганнизменными клептопаразитами (Meloidae) и паразитоидами (Ichneumonidae), но и существованием переходных форм. Так, личинки хальцидоидного наездника *Tetrastichus schoenobii* развиваются в кладках яиц бабочки рисовой стеблевой огневки *Tryporyza incertulas*, начиная развитие внутри одного из яиц как эндопаразитоиды, но затем переходя из одного яйца в другое и в течение личиночного развития уничтожая, в среднем, 4 яйца (Бу Куанг Кон, 1992).

**9. Социальный паразитизм у членистоногих.** Под данным названием известны некоторые типы межвидовых эксплуатационных отношений, выстраивающихся между членистоногими (насекомыми различных отрядов и пауками) с одной стороны и, с другой стороны, общественными (эусоциальными) насекомыми: муравьями, пчелами, осами, термитами. Иногда такой социальный паразитизм рассматривается как явление, укладывающееся в рамки описанного выше гнездового паразитизма (Feeneу et al., 2012). Общей чертой этих отношений является использование тех или иных поведенческих особенностей представителей эксплуатируемого вида, однако частные проявления социального паразитизма, в зависимости от видовой принадлежности эксплуататоров бывают очень разными, различаясь, в том числе, также и по масштабам ущерба, наносимого популяции эксплуатируемого вида. С этой точки зрения, социальных паразитов можно условно подразделить на несколько групп, связанные друг с другом переходами. Например, в монографии Г. М. Длусского (1967) для мирмекофилии (ассоциации животных с семьями муравьев) приведены следующие 5 категорий: 1) синехтрия — отношения, при которых муравьи относятся к своим сожителям враждебно; 2) синойкия (метохия) — отношения, при которых муравьи относятся к своим сожителям нейтрально; 3) симфилия — отношения, при которых муравьи ухаживают за своими сожителями; 4) трофобиоз — отношения, при которых муравьи питаются выделениями своих сожителей; 5) (истинный) паразитизм — отношения, при которых мирмекофилы поселяются непосредственно на теле или в теле муравьев, питаются их гемолимфой и другими тканями.

В отношении данной классификации необходимо сделать ряд замечаний.

Во-первых, она выстроена, главным образом, по этологическому принципу, т. е. основывается преимущественно на поведенческих реакциях муравьев. Следует, однако, заметить, что с экологической точки зрения поведенческие реакции могут считаться лишь косвенными, причем не очень надежными, показателями характера биотических связей. Во-вторых, синойкия трактуется в ней гораздо шире, чем это принято в настоящей работе, и включает в себя у Длусского явные примеры и комменсализма («нейтральные синойки», питающиеся отбросами и материалом муравейника), и мутуализма (например, хищные жуки-стафилиниды рода *Dinarda*, питающиеся клещами — эктопаразитами муравьев) и эксплуатационных отношений (например, «мирмекоклетпы», похищающие у муравьев пищу во время трофаллаксиса). Поэтому имеет смысл произвести группировку мирмекофилов (и, вместе с ними, других консортов общественных насекомых) по другому, экологическому, принципу, ориентируясь преимущественно на характер ресурсов, используемых этими животными, и на значение последних для своих хозяев.

Следуя такому подходу, можно выявить следующие 3 связанные друг с другом промежуточными формами группы консортов — участников эксплуатационных отношений, прямо связанных с эусоциальными насекомыми<sup>10</sup>.

1) потребители, главным образом, пищевых<sup>11</sup> ресурсов колонии — похитители запасов и участники трофаллакиса — например, щетинохвостки рода *Atelura*, жуки-карапузики *Hetaerius brunneipennis*, гусеницы некоторых видов мирмекофильных голубянок рода *Maculinea* и сверчки-муравьялюбы семейства *Myrmecophilidae* в колониях муравьев (Wheeler, 1908; Junker, 1997; Timuş et al., 2013)<sup>12</sup>;

2) хищники и паразитоиды расплода и имаго хозяев — например, обитающие в муравьиных гнездах пауки-скакунчики *Cosmophasis bitaeniata* (Allan, Elgar, 2001; Allan et al., 2002), гусеницы части видов мирмекофильных голубянок рода *Maculinea* (Timuş et al., 2013), а также паразитирующие на расплоде общественных ос и муравьев наездники и сходные с ними по образу жизни осы (Makino, 1983; Brooks, Wahl, 1987; также см. обзор: Lachaud, Pérez-Lachaud, 2012);

3) эксплуататоры инстинктов заботы о расплоде и смежных форм социального поведения хозяев, в том числе «мягкие» (не препятствующие прямо воспроизводству вида-хозяина и не разрушающие социальную структуру их колонии, — как, например, многие паразитические муравьи родов *Myrmica* (*M. hirsuta*, *M. kabylica*), сосуществующие с царицами муравьев-хозяев в одних и тех же семьях (Tinaut et al., 2005) — и «жесткие» — захватчики, полностью подчиняющие задачам воспроизводства эксплуататора деятельность рабочих особей хозяина — например, путем уничтожения представителей его размножающихся каст — в том числе, ряд видов муравьев (например, *Lasius fuliginosus* при основании колонии, виды родов *Myrmoxenus*, *Chalepoxenus* и др.) (Tinaut et al., 2005) и шмели-

---

10 Следует, однако, иметь в виду, что в гнездах общественных насекомых могут присутствовать также, например, эксплуататоры мирмекофилов — в частности, наездники, развивающиеся как паразитоиды за счет мирмекофильных гусениц голубянок (Timuş et al., 2013).

11 Помимо пищевых ресурсов, используемых видом-хозяином, подобные эксплуататоры иногда могут использовать как источник питания, в том числе и основной, также и строительный материал гнезда: например, такой образ жизни свойственен гусеницам некоторых огневок (*Galleria mellonella*, *Achroia grisella*) в пчелиных гнездах и личинкам бронзовок в муравейниках рыжих лесных муравьев.

12 Заслуживает внимания то, что подобные похитители запасов совершенно справедливо рассматриваются некоторыми авторами именно как паразиты. Так, например, в работе Э. Юнкера (Junker, 1997), было показано, что сверчок-муравьялюб *Myrmecophilus aservorum* питается преимущественно пищей, отрыгиваемой муравьями при трофаллакисе, и при этом данный вид сверчка был охарактеризован в ней как паразит, обитающий в муравейниках.

кукушки подрода *Psithyrus*. К третьей группе должны быть отнесены также и типичные муравьи-«рабовладельцы» (например, муравьи-амазонки рода *Polyergus*), поскольку они также эксплуатируют социальное поведение эксплуатируемых видов, отличаясь лишь своеобразным способом устранения плодовых особей хозяина (не вселение в уже существующее гнездо чужого вида, а воспроизводство его структуры и системы функционирования на другом месте силами рабочих особей вида-хозяина).

Общим для всех перечисленных вариантов социальных паразитов является их существование в особой среде гнезда вида-хозяина, сформированной и поддерживаемой представителями последнего. От типичной периорганизменной среды индивидуальной консорции эта среда отличается тем, что в роли ее источника (эдификатора) выступает не одиночная особь, а целая группа организмов, иногда очень большая (от нескольких десятков до нескольких десятков тысяч особей). Такая эдификаторная роль групп особей характерна скорее для популяционных консорций, ядрами которых являются или ценозоны (части ценопуляций, составленные экологически сходными особями) (Озерский, 2014), чем для индивидуальных. Однако совокупность особей вида-хозяина, населяющих гнездо, не может считаться ни ценопуляцией, ни ценозоном, представляя собой систему, связанную не только общим генофондом, но также и скоординированным социальным поведением, представляя собой некоторое (хотя далеко не полное) подобие единого организма (Gillooly et al., 2010; Straub et al., 2015). С нашей точки зрения, консорцию, составленную колонией эусоциальных насекомых и ее социальными паразитами (а также комменсалами и мутуалистами), можно считать индивидуальной (а следовательно, и симбиотической системой) ровно в той же мере, в какой и ее эдификатор, можно считать единым «сверхорганизмом». По-видимому, явление социального паразитизма можно считать пограничным между симбиотическими и несимбиотическими отношениями, а использование термина «паразитизм» в его отношении — допустимым с определенными оговорками. Следует также заметить, что рассмотрение в качестве эдификаторов индивидуальных консорций объектов, представляющих собой достаточно целостные надорганизменные системы, возможно не только в случае социального паразитизма. Так, выше уже упоминались «парные эдификаторы» в системах хозяин — гнездовой паразит. Как было показано выше, допустимо также рассмотрение в качестве индивидуальной консорции системы, где в роли эдификатора выступает колония мшанок, гидроидных или коралловых полипов. По-видимому, с экологической точки зрения уподобление таких «надорганизменных эдификаторов» отдельным особям во многих случаях было бы достаточно корректным.

**10. Межвидовой «половой паразитизм».** Термин «половой паразитизм» («sexual parasitism») используется в биологической литературе для обозначения

не только внутривидовых, но и межвидовых взаимодействий. Во втором случае им обозначаются те или иные модифицированные варианты полового поведения и полового процесса, происходящих между представителями двух разных видов и обеспечивающих репродукцию одного из них («полового паразита») в ущерб второму. В качестве примеров такого «полового паразитизма» в литературе упоминаются стимуляция партеногенетического развития икринок серебряного карася (*Carassius gibelio*) молоками других видов карповых рыб (Halacka et al., 2003; Paschos et al., 2004), аналогичное явление у австралийских окунеобразных рода *Hypseleotris* (Schmidt et al., 2013) и американской карпозубой рыбы моллинезии-амазонки *Poecilia formosa* (Schlupp, 2010); во всех этих примерах потомство получает только материнские гены (явление гиногенеза). Как «половой паразитизм» обозначались также взаимоотношения (гибридогенез) между зелеными лягушками *Pelophylax* spp. (поддержание в Центральной Европе съедобной лягушки *P. × esculenta* — первоначально, естественного гемиклонального гибрида между прудовой (*P. lessonae*) и озерной (*P. ridibundus*) лягушками — в отсутствие второго из родительских видов происходит благодаря скрещиванию «паразита» *P. × esculenta* и «хозяина» *P. lessonae* и последующему выщеплению *P. × esculenta* в их потомстве) (Semlitsch, Reyer, 1992; Semlitsch, 1993; Hellriegel, Reyer, 2000). Кроме того, «половой паразитизм» известен еще у некоторых животных (андрогенез — развитие только за счет отцовских хромосом — у двусторчатых моллюсков *Corbicula* spp., гиногенез у турбеллярии *Schmidtea polychroa*, гибридогенез у карповой рыбы *Squalius alburnoides*) и растений (андрогенез у кипариса сахарского *Cupressus dupreziana*) (см. обзор: Lehtonen et al., 2013).

Анализируя проблему правомочности применения к межвидовым отношениям такого типа термина «паразитизм», прежде всего следует согласиться с Ю. Лехтоненом и его соавторами (Lehtonen et al., 2013) в отношении того, что в данном случае, как и при типичном паразитизме, речь идет об эксплуатационных отношениях, поскольку особь вида-«хозяина» расходует ресурсы (гаметы) в интересах вида-«паразита». Сложнее, по-видимому, ответить на вопрос, можно ли считать «половой паразитизм» формой симбиоза. Так, в случае гибридогенеза имеет место длительное сосуществование (в рамках одного гибридного организма) двух или более наборов генов разной видовой принадлежности. В то же время, следует обратить особое внимание на то, что симбиотические отношения являются вариантом консортивных связей, которые, в свою очередь, являются структурной и функциональной организации консорций. Поскольку элементами, из которых непосредственно складываются консорции, являются организмы (особи) или надорганизменные биосистемы, но не составные части организмов, взаимодействия между гаметами и генотипами как таковые не могут считаться

симбиозами даже по чисто формальной причине. Зиготу или развивающийся из нее эмбрион уже можно считать организмом, однако в его рамках длительные межвидовые взаимодействия если и происходят, то не на уровне организмов, а на уровне частей клеток (например, между цитоплазмой и органоидами). На наш взгляд, считать «половой паразитизм» паразитизмом в полном смысле этого слова можно было бы только в таких случаях, когда потомство особи — «полового паразита» пользовалось бы в дальнейшем теми или иными формами длительно проявляющейся заботы о потомстве со стороны родителя-«хозяина» (причем, в зависимости от характера этой заботы, речь могла идти бы как о физиосимбиозе, так и о любой из двух форм экосимбиоза). Нам не известно подобных примеров в природе, однако исключать возможности их нахождения в будущем (например, среди «половых паразитов», использующих в качестве «хозяев» рыб, для которых характерна охрана икры самцами) нельзя. В отношении же несимбиотических вариантов «полового паразитизма» использование термина «паразитизм» следует считать некорректным. В качестве замены для него мы предлагаем термин «генетическая эксплуатация».

**Заключение.** Таким образом, выводы о правомерности использования термина «паразитизм» в отношении разных рассмотренных «проблемных» случаев биотических взаимодействий оказались различными. В одних случаях (паразитиды, паразиты колоний и яйцевых кладок, социальные паразиты) оно всегда или почти всегда правомерно, в других («временные паразиты», явления внутривидового «паразитизма» и межвидового «полового паразитизма») — всегда или в подавляющем большинстве случаев неправомерно. Наконец, есть ряд случаев, когда один и тот же термин, основанный на термине «паразитизм», применяется для обозначения очень различных явлений и, в зависимости от конкретной ситуации, может оказаться употребленным корректно или некорректно: это относится к таким явлениям, как клептопаразитизм (где необходимо различать собственно клептопаразитизм и несимбиотическое «пастбищное воровство»), гнездовой паразитизм (который может считаться паразитизмом только в межвидовом варианте) и паразитизм у растений (эксплуатационная и, следовательно, паразитическая природа которого может пока считаться доказанной только для фитопаразитов, но не для микогетеротрофов).

В целом, можно считать, что принятое в настоящей работе определение паразитизма весьма эффективно помогает систематизировать наши представления о разнообразии биотических взаимодействий эксплуатационного типа.

## ЛИТЕРАТУРА

Балашов Ю. С., 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб: Наука. 357 с.

- Балашов Ю. С., 2011. Паразитизм и экологическая паразитология // Паразитология. Т. 45. № 2. С. 81—93.
- Бигон М., Харлер Дж., Таунсенд К. Экология, 1989. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир. 667 с.
- Биологический энциклопедический словарь, 1986. М. С. Гиляров (ред.). М.: Советская энциклопедия. 831 с.
- Богомолова Е. В., 2004. Личиночное развитие некоторых видов морских пауков (Arthropoda, Ruspogonida) Белого моря. Автореф. дисс. канд. биол. н. М.: Петрурош. 24 с.
- Богомолова Е. В., Малахов В. В., 2006. Морские пауки // Природа. № 8. С. С. 37—45.
- Валуева Т. А., Мосолов В. В., 2002. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений // Успехи биологической химии Т. 42. С. 193—216.
- Ву Куанг Кон., 1992. Хозяино-паразитные отношения чешуекрылых (Lepidoptera) — вредителей риса и их паразитов (Hymenoptera, Aprocrita) во Вьетнаме. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 226 с.
- Гапонов С. П., 2003. Морфология яиц тахин (Diptera, Tachinidae). Воронеж. 87 с.
- Горбушин А. М., 2000. Сравнительный морфофункциональный анализ взаимоотношений в системе моллюск—трематода // Паразитология. Т. 34. С. 502—514.
- Губанов М. В., 2005. Исследование химических коммуникаций у доминантных видов биоты солоноватого озера Шира (Хакасия) в лабораторных условиях // Электронный научный журнал «Исследовано в России». <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2005/241.pdf> (доступ 24.05.14).
- Длусский Г. М., 1967. Муравьи рода Формика (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*). Биология, практическое значение и использование, таблицы для определения видов, распространенных в СССР. М.: Наука. 236 с.
- Догель В. А., 1947. Курс общей паразитологии. Изд-е 2-е, дополненное. Л.: Учпедгиз. 372 с.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. Изд-е 7-е, перераб. и дополн. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.
- Жук А. В., 1992. Паразитизм цветковых как одна из форм симбиотических взаимодействий с другими организмами // Вестн. СПбГУ. Сер. биол. № 10. С. 48—55.
- Захваткин А. А., 1931. Паразиты кубышек вредных саранчовых Средней Азии. Ташкент: САИЗР. 137 с.
- Захваткин А. А., 1954. Паразиты саранчовых Приангарья // Тр. Всесоюзн. Энтотомл. о-ва. Т. 44. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 240—300.
- Каспарян Д. Р., 1981. Сем. Ichneumonidae — ихневмониды. Введение // Определитель насекомых Европейской Части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 3. Л.: Наука. С. 7—32.
- Каспарян Д. Р., 2007. Сем. Ichneumonidae — ихневмониды. Введение // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 255—272.
- Киселева О. А., 2014а. Особенности внутренней организации подземных органов одноклеточных гемипаразитических норичниковых Урала // Вестник Воронежск. гос. ун-та. Серия: Химия. Биология. Фармация. № 4. С. 73—80.
- Киселева О. А., 2014б. Современный статус паразитических норичниковых: проблемы

систематики и филогении // Перспективы развития и проблемы современной ботаники. Материалы III(V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых 10—14 ноября 2014 года. Новосибирск: Академиздат. С. 20—21.

Локтионов В. М., 2011. Клептопаразитические дорожные осы (Hymenoptera, Pompilidae) Дальнего Востока России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 22. С. 207—217.

Маркова Т. О., 2000. Эколого-фаунистическая характеристика тахин (Diptera, Tachinidae) подсемейства Phasiinae Уссурийского заповедника и сопредельной территории // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 9. Владивосток: Дальнаука. С. 33—48.

Маркова Т. О., Манжела К. А., 2013. Тахины (Diptera, Tachinidae) — паразиты чешуекрылых семейства волнянки (Lepidoptera, Lymantriidae) на территории Приморского края // Вестник ОГУ. №6 (155) С. 155—158.

Мартынова К. В., 2014. Особенности биологии *Chrysura laevigata* (Abeille, 1879) (Hymenoptera, Chrysididae) в степной зоне Восточной Украины // Укр. Энтомол. журн. № 1 (8). С. 51—62.

Марфенин Н. Н., 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., 2011. Краткий курс общей экологии. Часть I: Экология видов и популяций. Уфа: Изд-во БГПУ. 206 с.

Наумов Н. П., 1973. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии (доклады). М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 3—20.

Нумеров А. Д., 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.

Озерский П. В., 2013. Многообразии симбиотических отношений и возможный подход к их классификации // Общество. Среда. Развитие. № 4. С. 277—281.

Озерский П. В., 2014. Консорция как фрактал // Функция, морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 20—26.

Павловский Е. Н., Лепнева С. Г., 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. Л.: Советская Наука. 459 с.

Петров А. В., 2014. Обзор короедов рода *Sampsonius* Eggers, 1935 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) из Перу // Вестник Московского государственного университета леса — Лесной вестник. Т. 18. № 6 (106). С. 139—148.

Полтев В. И., Нешатаева Е. В., 1984. Болезни и вредители пчел (с основами микробиологии). 3-е изд., перераб. и доп. М.: Колос. 175 с.

Правдин Ф. Н., Мищенко Л. Л., 1980. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.: Наука. 156 с.

Разумовский С. М., 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 232 с.

Расницын А. П., 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука. 191 с.

Ревердатто В. В., 1935. Введение в фитоценологию. Ч. 1. Томск: Изд-во Биологического НИИ при Томском ГУ им. В. В. Куйбышева. 98 с.

Родендорф Б. Б., 1928. Мухи, паразиты саранчовых из сем. Sarcophagidae. Ташкент: САИЗР. 66 с.

- Родендорф Б. Б., 1937. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 19. Вып. 2. Сем. Sarcophagidae (ч. 1). М.—Л.: изд-во АН СССР. 501 с.
- Рубцов И. А., 1995. Паразиты, хищники и возбудители заболеваний: проблема симбиоза // Сибирская кобылка. Новосибирск: Наука. С. 113—157.
- Старк В. Н., 1952. Короеды. (Фауна СССР. Новая серия. № 49. Жесткокрылые. Т. 31.). М.—Л.: Изд-во АН СССР. 462 с.
- Тобиас В. И., 2007. Некоторые синонимы в паразитологии энтомофагов и о терминах паразитоид и карнивороид // Энтомол. обозр. Т. 86. № 2. С. 259—266.
- Фабр Ж. А., 1993. Инстинкт и нравы насекомых. Т. 1. М.: ТЕРРА. 608 с.
- Фурсов В. Н., 2008. К изучению *Blastophaga psenes* (L.) (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae) — облигатного симбионта и опылителя инжира, *Ficus carica* L. (Rosales: Moraceae) в Крыму // Изв. Харьковск. энтомол. общ. Т. 15, № 1—2. С. 174—184.
- Чернышев С. Э., Легалов А. А., 2008. Хортоантобионтные жесткокрылые (Coleoptera: Cantharidae, Malachiidae, Dasytidae, Meloidae, Oedemeridae, Bruchidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Brentidae, Curculionidae) Кулундинской лесостепи Западной Сибири. Видовой состав // Евроазиатский энтомол. журн. Т. 7. № 4. С. 323—333.
- Шульман С. С., Добровольский А. А., 1977. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сборник. Т. 27. С. 230—249.
- Achterberg C. van, Talebi A. A., 2014. Review of *Gasteruption* Latreille (Hymenoptera, Gasteruptionidae) from Iran and Turkey, with the description of 15 new species // Zookeys. Vol. 458. P. 1—187.
- Allan R. A., Capon R. J., Brown W. V., Elgar M. A., 2002. Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina* // J. Chem. Ecol. Vol. 28. № 4. P. 835—848.
- Allan R. A., Elgar M. A., 2001. Exploitation of the green tree ant, *Oecophylla smaragdina*, by the salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* // Austral. J. Zool. Vol. 49. № 2. P. 129—137.
- Arak A., 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionarily stable decision rules // Animal Behaviour. Vol. 36. № 2. P. 416—432.
- Arthur W., 1986. On the complexity of a simple environment: competition, resource partitioning and facilitation in a two-species *Drosophila* system // Phil. Trans. Roy. Soc. B, 313:471-508.
- Arthur W., Mitchell P., 1989. A revised scheme for the classification of population interactions // Oikos. Vol. 56. № 1. P. 141—143.
- Baker G. L., Poinar G. O., 1994. Studies on the genus *Amphimermis* (Nematoda: Mermithidae): five new species, including four from Orthoptera in southeastern Australia // Fundam. appl. Nematol. Vol. 17. № 4. P. 303—321.
- Bary A. de., 1879. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg: Karl J. Trübner. 30 S.
- Barham D. F., 2010. The ecological interactions of the hemiparasite *Rhinanthus minor* and its invertebrate herbivores. Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy University of Sussex. 144 p.
- Beneden J. P. van, 1876. Animal parasites and messmates. New York: D. Appleton and company. 286 p.
- Beneden J. P. van, 1878. Les commensaux et les parasites dans le règne animal. Deuxieme edition. Paris: Librairie Germer Baillière et C<sup>ie</sup>. 239 p.

Begon M., Townsend C. R., Harper J. L., 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. 4th edition. Malden—Oxford—Carlton: Blackwell Publishing. 750 p.

Berec M., Bajgar A., 2011. Choosy outsiders? Satellite males associate with sexy hosts in the European tree frog *Hyla arborea* // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol. 57. № 3. P. 247—254.

Biron D. G., Ponton F., Marché L., Galeotti N., Renault L., Demey-Thomas E., Poncet J., Brown S. P., Jouin P., Thomas F., 2006. «Suicide» of crickets harbouring hairworms: a proteomics investigation // Insect Molecular Biology. Vol. 15. № 6. P. 731—742.

Bogusch P., Straka J., Kment P., 2007. Introduction / Úvod // P. Bogusch, J. Straka, P. Kment (eds). Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. Supplementum 11. P. 1—20.

Brockmann H. J., Barnard H. J., 1979. Kleptoparasitism in birds // Anim. Behav. Vol. 27. P. 487—514.

Brooks R. W., Wahl D. B., 1987. Biology and mature larva of *Hemipimpla pulchripennis* (Saussure), a parasite of *Ropalidia* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Vespidae) // J. New York Entomol. Vol. 95. № 4. P. 547—552.

Brown V. K., 1973. The Biology and Development of *Brachygaster minutus* Olivier (Hymenoptera: Evaniidae), a parasite of the oothecae of *Ectobius* spp. (Diptera: Blattidae) // J. Nat. Hist. Vol. 7. № 6. P. 665—674.

Brushwein J. R., Hoffman K. M., Culin J. D., 1992. Spider (Araneae) taxa associated with *Mantispa viridis* (Neuroptera: Mantispidae) // The Journal of Arachnology. Vol. 20. P. 153—156.

Bush A. O., Fernández J. C., Esch G. W., Seed J. R., 2001. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge: Cambridge University Press. 566 p.

Cade W., 1980. Alternative male reproductive behaviors // Florida Entomologist. Vol. 63. № 1. P. 30—45.

Carbone C., Du Toit J. T., Gordon I. J., 1997. Feeding success in African wild dogs: does kleptoparasitism spotted hyenas influence by hunting group size? // Journal of Animal Ecology. Vol. 66. P. 318—326.

Chase J. M., Leibold M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.

Castellano S., Marconi V., Zanollo V., Berto G., 2009. Alternative mating tactics in the Italian treefrog, *Hyla intermedia*. Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 63. № 8. P. 1109—1118.

Coombs M., 1994. Seasonality and host relationships of insects associated with oothecae of *Archimantis latistyla* (Serville) (Mantodea: Mantidae) // J. Aust. ent. SOC. Vol. 33. P. 295—298.

Cooper W. E., Pérez-Mellado V., 2003. Kleptoparasitism in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* // Amphibia-Reptilia. Vol. 24: 219-224.

Couri M. S., Tavares M. T., Stenzel R. R., 2006. Parasitoidism of Chalcidid wasps (Hymenoptera, Chalcididae) on *Philornis* sp. (Diptera, Muscidae) // Braz. J. Biol. Vol. 66. № 2a. P. 553—557.

Dahlem G. A., Naczi R. F. C., 2006. Flesh flies (Diptera: Sarcophagidae) associated with North American pitcher plants (Sarracenaceae), with descriptions of three new species // Ann. Entomol. Soc. Am. Vol. 99. № 2. P. 218—240.

- Danyk T., Johnson D. L., Mackauer M., 2000. Parasitism of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* by a sarcophagid fly, *Blaesoxipha atlantis*: influence of solitary and gregarious development on host and parasitoid // Entomologia Experimentalis et Applicata. Vol. 94. P. 259—268.
- Dawidowicz P., Pijanowska J., Ciechowski K., 1990. Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish // Limnol. Oceanogr. Vol. 35. P. 1631—1637.
- Decaisne J., 1847. Sur le parasitisme des Rhinanthacées // Ann. Sei. Nat. Bot. Ser. 3. Vol. 8. P. 5—9.
- Deutsch J. S., Mouchel-Vielh, Quéinnec É, Gibert J.-M., 2003. Genes, segments, and tagmata in cirripedes // G. Scholtz (ed.). Evolutionary Developmental Biology of Crustacea. Lisse—Abingdon—Exton (PA)—Tokyo: A. A. Balkema Publishers. P. 19—42.
- Dodson S., 1988. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behavior in *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. Vol. 33. № 6 part 2. P. 1431—1439.
- English-Loeb G. M., Karban R., Brody A. K., 1990. Arctiid larvae survive attack by a tachinid parasitoid and produce viable offspring // Ecological Entomology. Vol. 15. P. 361—362.
- Feeney W. E., Welbergen J. A., Langmore N. E., 2012. The frontline of avian brood parasite—host coevolution // Animal Behaviour. Vol. 84. P. 3—12.
- Furstenburg D., van Hoven W., 1994. Condensed tannin as anti-defoliate agent against browsing by giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in the Kruger National Park. // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 107. P. 425—431.
- García G. O., Becker P. H., Favero M., 2011. Kleptoparasitism during courtship in *Sterna hirundo* and its relationship with female reproductive performance // J Ornithol. Vol. 152. № 1. P. 103—110.
- Gibson C. C., Watkinson A. R., 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant — *Rhinanthus minor* L. // Oecologia. Vol. 78. P. 401—406.
- Gillooly J. F., Hou Ch., Kaspari M., 2010. Eusocial insects as superorganisms. Insights from metabolic theory // Commun. Integr. Biol. Vol. 3. № 4. P. 360—362.
- Giroux M., Pape N., Wheeler T. A., 2010. Towards a phylogeny of the flesh flies (Diptera: Sarcophagidae): morphology and phylogenetic implications of the acrophallus in the subfamily Sarcophaginae // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 158. P. 740—778.
- Gorman M. L., Mills M. G., Raath J. P., Speakman J. R., 1998. High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas // Nature. Vol. 391. P. 479—480.
- Goto R., Okamoto T., Ishikawa H., Hamamura Y., Kato M., 2013. Molecular phylogeny of echiuran worms (phylum: Annelida) reveals evolutionary pattern of feeding mode and sexual dimorphism. PLoS ONE, 8/2: e56809. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0056809> (access date: 07.10.2015).
- Halacka K., Luskova V., Lusk S., 2003. *Carassius «gibelio»* in fish communities of the Czech Republic // Ecohydrology & hydrobiology. Vol. 3. №; 1. P. 133—138.
- Hamilton I. M., Dill L. M., 2003. The use of territorial gardening versus kleptoparasitism by a subtropical reef fish (*Cyphosus cornellii*) is influenced by territory defendability // Behavioral Ecology. Vol. 14. № 4. P. 561—568.
- Hammond P. M., 1976. Kleptoparasitic behaviour of *Onthophagus suturalis* Perringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and other dung-beetles // The Coleopterists Bulletin. Vol. 30. № 3. P. 245—249.

Haskell E. F., 1947. A natural classification of societies // Transactions of the New York Academy of Sciences. Series 2. Vol. 9. P. 186—196.

Hatcher P., Battey N., 2011. Biological Diversity: Exploiters and Exploited. Oxford: Wiley-Blackwell. 440 p.

Hellriegel B., Reyser H.-U., 2000. Factors influencing the composition of mixed populations of a hemiclonal hybrid and its sexual host // J. Evol. Biol. Vol. 13. P. 906—918.

Høeg J. T., 1987. Male cypris metamorphosis and a new male larval form, the trichogon, in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala // Phil. Trans. R. Soc. London. B. Vol. 317. P. 47—63.

Høeg J. T., Chan B. K. K., Martin J. W., 2014. Introduction to Thecostraca // J. W. Martin, J. Olesen, J. T. Høeg (eds). Atlas of Crustacean larvae. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 97—99.

Hynson N. A., Madsen T. P., Selosse M.-A., Adam I. K. U., Ogura-Tsujita Y., Roy M., Gebauer G., 2013. The physiological ecology of mycoheterotrophy // V. S. F. T. Merckx (ed.). Mycoheterotrophy: the biology of plants living on fungi. New York: Springer. P. 297—342.

Iyengar E. V., 2004. Host-specific performance and host use in the kleptoparasitic marine snail *Trichotropis cancellata* // Oecologia. Vol. 138. P. 628—639.

Jensen K., 2005. Echiura (spoon worms) // K. Rohde (ed.). Marine parasitology. Collingwood: CSIRO Publishing. P. 246—248.

Jiang F., Jeschke W. D., Hartung W., 2003. Water flows in the parasitic association *Rhinanthus minor*/*Hordeum vulgare* // Journal of Experimental Botany. Vol. 54. № 389. P. 1985—1993.

Jones S., Job T. J., 1938. An interesting case of animal association (synoecy?) between a brackish-water fish, *Acentrogobius neilli* (Day) and *Zoothamnion* Sp. // Current Science. № 11. P. 558—559.

Junker E. A., 1997. Untersuchungen zur Lebensweise und Entwicklung von *Myrmecophilus acervorum* (Panzer, 1799) (Saltatoria, Myrmecophilidae) // Articulata. Bd. 12. № 2. S. 93—106.

Kelly C. K., Horning K., 1999. Acquisition order and resource value in *Cuscuta attenuata* // Proc Natl Acad Sci U S A. Vol. 96. № 23. P. 13219—13222.

Kirkendall L. R., Biedermann P. H. W., Jordal B. H., 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles // F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). Bark Beetles: biology and ecology of native and invasive species. Amsterdam—Boston—Heidelberg—London—New York—Oxford—Paris—San Diego—San Francisco—Singapore—Sidney—Tokyo: Academic Press. P. 85—156.

Knight-Jones E. W., Ryland J. S., 2003. Priapulids, Sipunculans, Echiurans, and Entoprocts // P. J. Hayward, J. S. Ryland (eds). Handbook of the marine fauna of north-west Europe. New York: Oxford University Press. P. 278—288.

Küchenmeister F., 1852. Beiträge zur Lehre von Parasiten, in besonderer Beziehung zur pathologischen Anatomie // Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin. Bd 4. № 1. S. 55—82.

Kuris A. M., 1974. Trophic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids // The Quarterly Review of Biology. Vol. 49. № 2. P. 129—148.

Kuris A. M., Lafferty K. D., 2000. Parasite-host modeling meets reality: adaptive peaks and their ecological attributes // Poulin R., Morand S., Skorping A. (eds). Evolutionary biology of host-parasite relationships: theory meets reality. New York: Elsevier Science. P. 9—26.

Lafferty K. D., Kuris A. M., 2002. Trophic strategies, animal diversity and body size // Trends in Ecology & Evolution. Vol. 17. № 11. P. 507—513.

Lachaud J.-P., Pérez-Lachaud G., 2012. Diversity of species and behavior of hymenopteran parasitoids of ants: a review // Psyche. Vol. 2012. 24 p. <http://downloads.hindawi.com/journals/psyche/2012/134746.pdf> (access date 16.10.2015).

Lambers H., Chapin F. S., Pons T. L., 2008. Plant Physiological Ecology. 2nd ed. New York: Springer, 605 p.

Lehtonen J., Schmidt D. J., Heubel K., Kokko H., 2013. Evolutionary and ecological implications of sexual parasitism // Trends Ecol. Evol. Vol. 28. № 5. P. 297—306.

Leng R. A., 1997. Tree foliage in ruminant nutrition. FAO animal production and health paper. Rome. Vol. 139. 100 p.

Leuckart R., 1853. Zoologische Untersuchungen. Erstes Heft. Siphonophoren. Giessen: J. Ricker'sche Buchhandlung, 101 S.

Levine L., Sullivan D. J., 1983. Intraspecific tertiary parasitoidism in *Asaphes lucens* (Hymenoptera: Pteromalidae), an aphid hyperparasitoid // The Canadian Entomologist. Vol. 115. № 12. P. 1653—1658.

Macedo A. C. C.; Cordeiro G. D.; Alves-dos-Santos I., 2012. Entering behavior of *Gasterup-tion brachychaetum* Schrottky (Hymenoptera, Gasteruptiidae) into a nest of *Hylaeus Fabricius* (Hymenoptera, Colletidae) // Rev. Bras. entomol. Vol. 56. № 3. P. 325—328.

Maier C. T., 1977. The behavior of *Hydrometra championana* (Hemiptera: Hydrometridae) and resource partitioning with *Tenagonus quadrilineatus* (Hemiptera: Gerridae) // J. Kansas Ent. Soc. Vol. 50. № 2. P. 263—271.

Makino S., 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera, Vespidae) // Kontyû. Vol. 51. № 3. P. 426—434.

Matthes E., 1951. Der Einfluss der Fortpflanzung auf die Lebensdauer eines Schmetterlings (*Fumea crassiorella*) // Zeitschr. vergl. Physiol. Bd 33. S. 1—13.

McKendrick S. L., Leake J. R., Read D. J., 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections // New Phytologist. Vol. 145. P. 539—548.

Miller D. G., Crespi B., 2003. The evolution of inquilinism, host-plant use and mitochondrial substitution rates in Tamalia gall aphids // J. Evol. Biol. Vol. 16. P. 731—743.

Minchin E. A., 1917. An introduction to the study of the Protozoa with special reference to the parasitic forms. London: Edward Arnold. 528 p.

Miyamoto M. M., Cane J. H., 1980. Behavioral observations of noncalling males in Costa Rican *Hyla ebraccata* // Biotropica. Vol. 12. № 3. P. 225—227.

Miyashita T., Maezono Y., Shimazaki A., 2004. Silk feeding as an alternative foraging tactic in a kleptoparasitic spider under seasonally changing environments // J. Zool., Lond. Vol. 262. P. 225—229.

Monfared A., Azhari S., Gilasian E., 2013. *Volucella bombylans* (Syrphidae, Diptera) recorded from a colony of *Bombus mesomelas* (Apidae, Hymenoptera) in Iran // Linzer biol. Beitr. Vol. 45. № 1. P. 829—836.

Mullins P. L., Kawada R., Balhoff J. P., Deans A. R., 2012. A revision of *Evaniscus* (Hymenoptera, Evaniidae) using ontology-based semantic phenotype annotation // *ZooKeys*. Vol. 223. P. 1—38.

Nieuwenhuijsen H., 2006: The Dutch Pompilidae: an excellent healthcare system // *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (N.E.V.)*. Vol. 17. P. 51—53.

Nobel P. S., 1987. Water relations and plant size aspects of flowering for *Agave deserti* // *Botanical Gazette*. Vol. 148, № 1. P. 79—84.

O'Grady P., Bonacum J., Desalle R., Do Val F., 2003. The placement of *Engiscaptomyza*, *Grimshawomyia*, and *Titanochaeta*, three clades of endemic Hawaiian Drosophilidat (Diptera) // *Zootaxa*. Vol. 159. P. 1—16.

Parasitic plants, 1995. M. Press, J. Gravers (eds). London—Glasgow—Weinheim—New York—Tokyo—Melbourne—Madras: Chapman & Hall. 292 p.

Paschos I., Nathanailides C., Tsoumani M., Perdikaris C., Gouva E., Leonardos I., 2004. Intra and inter-specific mating options for gynogenetic reproduction of *Carassius gibelio* (Bloch, 1783) in Lake Pamvotis (NW Greece) // *Belg. J. Zool.* Vol. 134. № 1. P. 55—60.

Patel A., 1996. Strangler fig-host associations in roadside and deciduous forest sites, South India // *J. Biogeogr.* Vol. 23. P. 409—414.

Perçin-Paçal F., Sancar-Baş S., 2008. An anatomical and morphological study about *Gordius aquaticus*, Linnaeus, 1758 (Nematomorpha) Found in Sanyer, Istanbul // *UIFS Journal of Biology*. Vol. 67. № 2. P. 123—128.

Pergl J., Perglová I., Pyek P., Dietz H., 2006. Population age structure and reproductive behavior of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges // *American Journal of Botany*. Vol. 93. P.1018—1028.

Perrill S. A., Gerhardt H. C., Daniel R., 1978. Sexual parasitism in the Green Tree Frog (*Hyla cinerea*) // *Science*. Vol. 200. № 4346. P. 1179—1180.

Pietsch T. W., 2005. Dimorphism, parasitism, and sex revisited: modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes) // *Ichthyological Research*. Vol. 52. P. 207—236.

Poirrier M. A., Arceneaux Y. M., 1972. Studies on southern Sisyridae (spongilla-flies) with a key to the third-instar larvae and additional sponge-host records // *The American Midland Naturalist*, Vol. 88. № 2. P. 455—458.

Post E., 2013. Ecology of climate change: the importance of biotic interactions. Monographs in population biology 53. Princeton: Princeton University Press. 396 p.

Povolný D., Verves Yu., 1997. The flesh-flies of Central Europe (Insecta, Diptera, Sarcophagidae) // *Spixiana. Zeitschrift für Zoologie. Suppl.* 24. P. 1—260.

Pupedis R. J., 1980. Generic differences among New World spongilla-fly larvae and a description of the female of *Climacia striata* (Neuroptera: Sisyridae) // *Psyche*. Vol. 87. P. 305—314.

Putz F. E., Holbrook N. M., 1989. Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the llanos of Venezuela // *Amer. J. Bot.* Vol. 76. № 6. P. 781—788.

Rango J. J., 1999. Resource dependent larviposition behavior of a pitcher plant flesh fly,

*Fletcherimyia fletcheri* (Aldrich) (Diptera: Sarcophagidae) // J. New York Entomol. Soc. Vol. 107. № 1. P. 82—86.

Rees N. E., 1973. Arthropod and nematode parasites, parasitoids, and predators of Acrididae in America North of Mexico. Washington: U.S. Department of Agriculture. 292 p.

Reuter O. M., 1913. Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum erwachen der sozialen Instinkte geschildert. Berlin: R. Friedländer und Sohn. 464 S.

Ridley M., 2003. Evolution. 3rd Edition. Oxford: Wiley-Blackwell. 792 p.

Riley C. V., 1893. Parasitism in insects // Proc. Entomol. Soc. Wash. Vol. 2. № 4. P. 397—431.

Robinson M. H., Robinson B., 1977. Associations between flies and spiders: bibliocommensalism and dipsoparasitism? // Psyche. Vol. 84. № 2. P. 150—157.

Rothschild M., Clay T., 1952. Fleas, flukes and cuckoos. London : Collins. 319 p.

Salonen V., Setälä H., Puustinen S., 2000. The interplay between *Pinus sylvestris*, its root hemiparasite, *Melampyrum pratense*, and ectomycorrhizal fungi: influences on plant growth and reproduction // Écoscience. Vol. 7. № 2. P. 195—200.

Sato T., 1986. A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika // Nature. Vol. 323. P. 58—59.

Scheiring J. F., Foote B. A., 1973. Habitat distribution of the shore flies of northeastern Ohio (Diptera: Ephydriidae) // The Ohio Journal of Science. Vol. 73. № 3. P. 152—166.

Schilling N. S., 2005. Survival of the fittest: fish in patchy environments show ideal free distribution (IFD) // Eukaryon. Vol. 1. P. 11—16.

Schlinger E. I., 1987. The biology of Acroceridae (Diptera): true endoparasitoids of spiders // W. Nentwig (ed.). Ecophysiology of spiders. Berlin—Heidelberg—New York—London—Paris—Tokyo: Springer-Verlag. P. 319—327.

Schlupp I., 2010. Mate choice and the Amazon molly: how sexuality and unisexuality can coexist // J. Hered. Vol. 101. P. 55—61.

Schmidt D. J., Huey J. A., Bond N. R., Hughes J. M., 2013. Population structure of sexually reproducing carp gudgeons: does a metapopulation offer refuge from sexual parasitism? // Marine and Freshwater Research. Vol. 64. № 3. 223—232.

Seel W. E., Cooper R. E., Press M. C., 1993. Growth, gas exchange and water use efficiency of the facultative hemiparasite *Rhinanthus minor* associated with hosts differing in foliar nitrogen concentration // Physiologia Plantarum. Vol. 89. P. 64—70.

Semlitsch R. D., Reyer H.-U., 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning // J. Anim. Ecol. Vol. 61. 353—360.

Semlitsch R. D., 1993. Effects of different predators on the survival and development of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex // Oikos. Vol. 67. № 1. P. 40—46.

Siebold K. Th. C., 1844. Parasiten // R. Wagner (Ed.). Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie. Bd 2. Braunschweig: Vieweg. S. 641—692.

Sivinski J., Stowe M., 1980. A kleptoparasitic cecidomyiid and other flies associated with spiders // Psyche. Vol. 87. № 3—4. P. 337—348.

Slusarczyk M., Ochocka A., Biecek P., 2013. Prevalence of kairomone-induced diapause in *Daphnia magna* from habitats with and without fish // Hydrobiologia. Vol. 715. P. 225—232.

Spradbery J. P., 1969. The biology of *Pseudorhysa sternata* Merrill (Hym., Ichneu-

monidae), a cleptoparasite of Siricid woodwasps // Bull. Entomol. Res. Vol. 59. № 2. P. 291—297.

Stanley E., Toscano-Gadea C., Aisenberg A., 2013. Spider hawk in sand dunes: *Anoplius bicinctus* (Hymenoptera: Pompilidae), a parasitoid wasp of the sex-role reversed spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae) // J. Insect Behav. Vol. 26. P. 514—524.

Standley C. R., Hoebeke E. R., Parry D., Allen D. C., Fierke M. K., 2012. Detection and identification of two new native Hymenopteran parasitoids associated with the exotic *Sirex noctilio* in North America // Proc. Entomol. Soc. Wash. Vol. 114. № 2. P. 238—249.

Straub L., Williams G. R., Pettis J., Fries I., Neumann P., 2015. Superorganism resilience: eusociality and susceptibility of ecosystem service providing insects to stressors // Current Opinion in Insect Science. Vol. 12. P. 109—112.

Thompson J. N., 1982. Interaction and Coevolution, New York, John Wiley & Sons. 179 p.

Thompson J. N., 2009. The coevolutionary process. Chicago: University of Chicago Press. 383 p.

Thoms E. M., Robinson W. H., 1987. Potential of the cockroach oothecal parasite *Prosevania punctata* (Hymenoptera: Evaniidae) as a biological control agent for the oriental cockroach (Orthoptera: Blattellidae) // Environmental Entomology. Vol. 16. № 4. P. 938—944.

Timuş N., Constantineanu R., Rákossy L., 2013. *Ichneumon balteatus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) — a new parasitoid species of *Maculinea alcon* butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae) // Entomologica romanica. Vol. 18. P. 31—35.

Tinaut A., Ruano F., Martinez M. D., 2005. Biology, distribution and taxonomic status of the parasitic ants of the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae) // Sociobiology. Vol. 46. № 3. P. 449—489.

Trojan P., 1984. Ecosystem homeostasis. The Hague: Dr. W. Junk Publishers — Warszawa: PWN-Polish Scientific Publishers. 132 p.

Tso I.-M., Severinghaus L. L., 1998. Silk stealing by *Argyrodes lanyuensis* (Araneae: Theridiidae): a unique form of kleptoparasitism // Animal Behaviour. Vol. 56. P. 219—225.

Tso I.-M., Severinghaus L. L., 2000. *Argyrodes fissifrons* inhabiting webs of cyrtophora hosts: prey size distribution and population characteristics // Zoological Studies. Vol. 39. № 3. P. 236—242.

Valdez M. R. de, 2006. Parasitoid-induced behavioral alterations of *Aedes aegypti* mosquito larvae infected with mermithid nematodes (Nematoda: Mermithidae) // J. Vector Ecol. Vol. 31. № 2. P. 344—354.

Verves Yu., Radchenko V., Khrokalo L., 2015. A review of species of subtribe Apodacrina Rohdendorf, 1967 with description of a new species of *Apodacra* Macquart, 1854 from Turkey (Insecta: Diptera: Sarcophagidae: Miltogramminae: Miltogrammini) // Turkish J. Zool. Vol. 39. № 2. P. 263—278.

Verves Yu., Szpila K., 2011. *Agriella gavrylenkoi*, a new species of fleshfly from Ukraine (Diptera: Sarcophagidae: Sarcophaginae) // Polish J. Entomol. Vol. 80. P. 123—128.

Vidlička L., 2007. Šváby (Blattaria) a ich parazitoidy (Hymenoptera: Evaniidae) na ostrove Kopáč (Bratislava — Podunajské Biskupice) // O. Majzlan (ed.). Príroda ostrova Kopáč. Bratislava: Fytoterapia OZ. P. 113—118.

Walker G., 2001. Introduction to the Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia) // J. Morphol. Vol. 249. № 1. P. 1—8.

Weddeling K., Kordges T., 2008. *Lucilia bufonivora*-Befall (Myiasis) bei Amphibien in Nordrhein-Westfalen — Verbreitung, Wirtsarten, Ökologie und Phänologie // Zeitschrift für Feldherpetologie. Bd 15. S. 183—202.

Weitzman S. H., 1997. Systematics of deep-sea fishes // D. J. Randall, A. P. Farrell (eds). Deep-sea fishes. San Diego—London—Boston—New York—Sidney—Tokyo—Toronto: Academic Press. P. 43—77.

Westwood J. H., Yoder J. I., Timko M. P., dePamphilis C. W., 2010. The evolution of parasitism in plants // Trends Plant Sci. Vol. 15. № 4. P. 227—235.

Wisenden B. D., 1999. Alloparental care in fishes // Reviews in Fish Biology and Fisheries. Vol. 9. P. 45—70.

Wheeler W. M., 1908. Studies on myrmecophiles. II. *Hetaerius*. J. NY Entomol. Soc. Vol. 16. P. 135—143.

Wootton R. J., Smith C., 2014. Reproductive biology of teleost fishes. Chichester: John Wiley & Sons. 496 p.

Xu T., Zhou Q., Xia Q., Zhang W., Zhang G., Gu D., 2002. Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* // Chinese Science Bulletin. Vol. 47. № 16. P. 1355—1360.

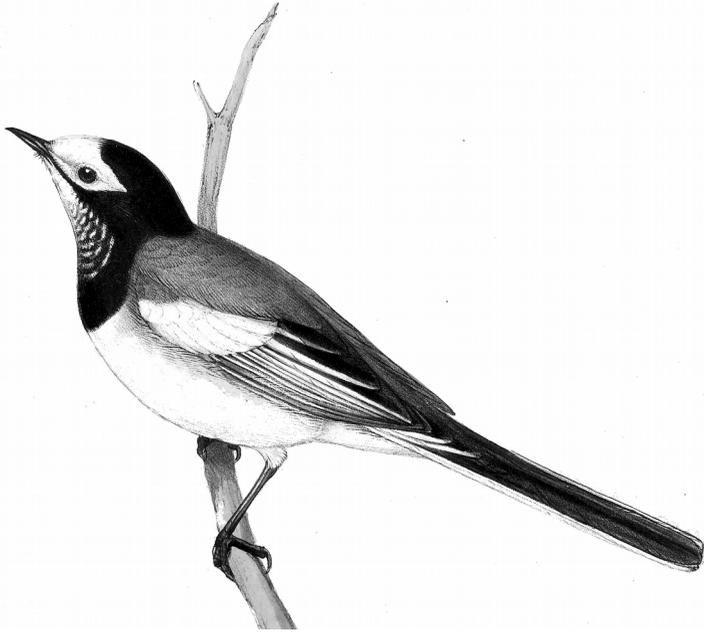
#### ON THE SCOPE OF THE TERM «PARASITISM»

*P. V. Ozerski*

*Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: ozerski@list.ru*

**Keywords:** symbiosis; parasites; kleptoparasites;inquilines; myco-heterotrophs; social parasitism; sexual parasitism.

Using a definition of the symbiosis as interspecific consortive relations in which at least one individual inhabits a biogenic medium created by another individual, and a definition of the parasitism as symbiotic exploitation, ten groups of cases of use the term «parasitism» were examined. In four groups this use is mainly correct, in three groups it is mainly incorrect, three other groups include distinct types of relations which should be analysed differentially. Two new terms, «pasturage thievery» and «non-trophic parasitism» are proposed.



**Фауна и экология**  
**ПОЗВОНОЧНЫХ**  
*Fauna and Ecology of Vertebrates*

**ТЕРРИТОРИАЛЬНО-БРАЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ БЕЛЫХ ТРЯСОГУЗОК  
(*MOTACILLA ALBA L.*), ГНЕЗДЯЩИХСЯ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ**

**Е. С. Кузнецова**

*Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: motacilla@rambler.ru*

Статья посвящена затратам времени на территориально-брачное поведение у белых трясогузок, гнездящихся на юге Карелии.

Территориально-брачное поведение занимает большую часть времени репродуктивной активности самцов (70%), а также небольшую часть репродуктивного бюджета времени самок (4%). В начале цикла размножения в территориально-брачном поведении самца представлены все его формы. Полициклические самцы увеличивают затраты времени на брачное поведение во время вождения первого выводка.

Продолжительность территориально-брачного поведения самки наибольшая до начала насиживания кладки, а после вылупления птенцов представлено только территориальное поведение. Затраты времени на территориальное поведение у самцов и у самок коррелируют со временем родительской заботы и сборанием корма.

**Ключевые слова:** территориальное поведение; брачное поведение; репродуктивное поведение; родительская забота; бюджет времени.

Репродуктивное поведение в период гнездования связано с размножением и направлено на воспроизводство. К этим формам поведения можно отнести территориально-брачное: пение и токование, брачное, территориальное поведение, беспокойство — и родительскую заботу: гнездостроение, насиживание кладки, обогревание и выкармливание птенцов и слетков. Основной целью представленной работы явилась оценка затрат времени самца и самки белой трясогузки на территориально-брачное поведение на разных стадиях гнездования и взаимосвязь этих затрат с расходами времени на иные формы поведения.

Работа была выполнена в 1992—1994 и в 2007—2012 гг. на стационаре «Маячино» института биологии КарНЦ РАН, расположенного в юго-восточном Приладожье (60°47' с. ш., 32°49' в. д.). Наблюдения проводились за парами белых трясогузок, гнездившихся на песчаных и каменистых пляжах Ладожского озера.

Работа выполнялась с использованием методики случайных многомоментных наблюдений (Бардин, Ильина, 1986; Бардин и др., 1987; Кузнецова, 2003, 2010 и др.), а также прямым хронометражем отдельных форм поведения птиц (Дольник, 1982, 1995). Всего было проведено 998 часов наблюдений за поведением 35 пар белых трясогузок.

В районе исследований на репродуктивное поведение самка тратит в сред-

нем  $8,88 \pm 0,56$  час/сутки. Величина этих затрат может значительно изменяться: от  $14,44 \pm 0,7$  час/сутки в период насиживания кладки до  $2,97 \pm 0,2$  час/сутки в период вождения выводка. Это время она тратит в первую очередь на родительскую заботу и только 4% этого времени уходит на территориально-брачные формы активности. Самец расходует на репродуктивные формы поведения меньше времени, чем самка, в среднем  $5,53 \pm 0,52$  час/сутки. Эти расходы варьируют от  $1,34 \pm 0,3$  час/сутки в период вождения выводка при моноциклии и до  $8,05 \pm 0,8$  час/сутки в период откладки яиц. Основная доля этого времени (70%) приходится на территориально-брачное поведение, а оставшиеся 30% времени уходит на родительскую заботу.

### Основные формы территориально-брачного поведения

**Пение и токование** выполняют различные функции, в том числе и территориальные и брачные. Поют обычно самцы, сидя на присаде, но явно не много. Часто издадут серии различных звуков, лишь напоминающих песню. Токовые полеты характерны для белых трясогузок, как и для представителей других видов, обитающих на открытых пространствах. Однако, по сравнению с другими трясогузовыми, используется реже (Gramp, 1988). Токовой полет обычно сопровождается пением.

**Территориальное поведение** связано с охраной и защитой индивидуальной территории. Патрулирование границ территории характерно только для самца, а выражено может быть по-разному. 1. Пребывание в готовности действовать — самец сидит на присаде у границы участка или вблизи ее, и осматривает территорию. 2. Перемещение шагом вдоль границы или по территории. 3. Полет вдоль границ участка. Используется он редко, обычно в тех случаях, когда обзор участка ограничен рельефом или растительностью (например, на вырубках).

**Агонистическое поведение** (внутривидовые агрессивные контакты) характерно и для самцов и для самок, но выражается у них по-разному. Наиболее ярко и часто это поведение проявляется у самцов на начальных стадиях гнездования. Здесь можно выделить несколько форм. *Угрозы и демонстрации* характерны только для самцов. В начале гнездового сезона они происходят почти каждый раз, при встречах самцов-соседей. В таких случаях птицы обычно держатся на расстоянии около 1 м друг от друга, принимают позы угрозы и повторяют движения друг друга. Самцы поднимают оперение на туловище, опускают голову и раскачиваются, а двигаются напряженной походкой. Перемещаясь по субстрату, описывают круги и полукружья. Такие демонстрации перемежаются с вертикальными взлетами: низкими (до 0,5 м) или высокими (до 2 м), с зависанием в верхней точке. В последнем случае самцы держатся в воздухе вертикально, вытянувшись и развернув крылья. Короткие взлеты самцы совершают и попеременно и вместе, а вот высокие — обычно вместе. При взлетах они часто издадут звуки, похожие на песню.

Общая продолжительность такой демонстрации (и на субстрате и в воздухе) длится от 0,5 до 4,4 мин, в среднем —  $2,7 \pm 0,04$  мин ( $n = 24$ ). Такие демонстрации обычно заканчиваются тем, что нарушитель границы улетает на свой участок. Аналогичное поведение характерно для белых трясогузок и на зимовках (Zahavi, 1971; Davies, 1976; Watanabe, Maruyama, 1977; Davies, Houston, 1981; Hiroyoshi, Toshiaki, 1989 и др.). В некоторых случаях демонстрации перерастают в *преследования (погоны)*, и хозяин выгоняет чужаков. Такая форма поведения характерна и для самки, особенно если чужие птицы находятся в непосредственной близости от гнезда или выводка. Погоны обычно недолговременны, и прекращаются, как только нарушитель покинет территорию.

**Брачное поведение** характерно в первую очередь для самцов и проявляется обычно на доптенцовых стадиях гнездования. Самец может охранять самку, сидя на присаде в готовности действовать, недалеко от нее или гнезда (если самка находится внутри), при этом он внимательно следит за ее действиями или окружающей обстановкой.

Не менее часто самец *сопровождает* самку в ее перемещениях по земле. Обычно это происходит в том случае, когда она перемещается вне пределов видимости с присады. Во время перемещений самки, самец следует за ней на расстоянии в 5—15 см. Самец также может следовать за самкой в полете. Однако эта форма поведения наблюдается редко. В период гнездостроения и откладки яиц совместные перемещения самки и самца часто перерастают в *брачные демонстрации и спаривание*. В таких случаях самец двигается вокруг самки, поднимает оперение или наоборот, прижимает его, приседает или вытягивается, распутив при этом одно или оба крыла, описывает вокруг самки круги и полукружья. Самка прогибает тело, поднимает клюв и опускает хвост. Иногда во время брачных игр пары взлетают на деревья или кустарники. А. И. Кукиш (1979) выделяет три основных элемента брачных демонстраций самца: 1. опускание полураскрытого хвоста; 2. поднятие оперения на спинной и брюшной птерилиях; 3. фиксация крыльев в различных положениях. Сходное описание дают и японские исследователи (Hiroyoshi, Toshiaki, 1989).

**Беспокойство и тревогу** можно классифицировать и как самообеспечивающее поведение, если речь идет об избегании опасности самими особями, и как репродуктивное, когда взрослые птицы беспокоятся у гнезда или выводка. При опасности белые трясогузки могут затаиваться, убежать или улетать. На доптенцовых стадиях чаще отбегают и затаиваются. У гнезд с птенцами или при выводке они отлетают недалеко и с криком тревоги беспокойно перепархивают или перелетают с места на место. По данным М. Лейнонена (Leinonen, 1973), испуганные самки могут отводить от гнезда, отбегая в сторону, дрожа и волоча крылья по земле. Мы такого поведения не наблюдали.

## Затраты времени на территориально-брачное поведение

**Территориально-брачное поведение самца.** Самец на территориально-брачное поведение расходует в среднем  $3,79 \pm 0,3$  час/сутки. На разных стадиях гнездового цикла суммарные расходы времени существенно изменяются. Так, в период откладки яиц вся репродуктивная деятельность самца представлена только территориально-брачным поведением. В периоды вылета птенцов из гнезда и вождения выводка при моноциклии доля этих расходов минимальна, и составляет соответственно 38% и 22% репродуктивных затрат времени.

Структура затрат времени на различные территориально-брачные формы поведения существенно изменяется от одной к другой стадии размножения (рис. 1). На пение и токование самец тратит в среднем  $0,98 \pm 0,1$  час/сутки. Пение в готовности действовать занимают 78% этого времени. Больше всего самцы поют во время гнездостроения и откладки яиц (до 2,5 часов в день). На последующих стадиях размножения — меньше, а к моменту вылета птенцов из гнезда — не более 0,3 час/сутки. Песенная активность полициклических самцов вновь увеличивается во время вождения первого выводка (в 2 раза), когда самка строит второе гнездо и откладывает яйца. Токовые полеты характерны только в начале гнездового цикла (0,8 час/сутки), а после начала насиживания кладки наблюдаются очень редко.

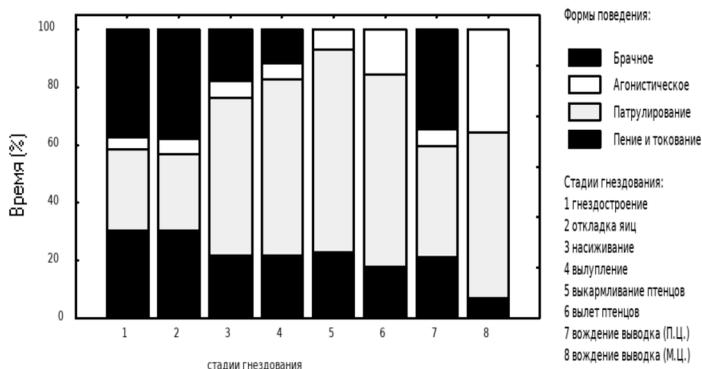


Рис. 1. Структура затрат времени самца на территориально-брачное поведение в период гнездования

При патрулировании границ территории ( $1,62 \pm 0,28$  час/сутки) самец большую часть времени проводит в позе готовности действовать (66% времени), на наземные перемещения тратит времени меньше (25%), а патрулирующие полеты — 2% времени. Как и у других воробьиных птиц (Дольник, 1993), суммарные расходы на эти формы поведения постепенно возрастают в первой половине гнездового цик-

ла, достигают наибольших значений во время насиживания (2,6 часа), и сокращаются до 1 часа при вождении первого выводка.

Агонистическое поведение ( $0,24 \pm 0,13$  час/сутки) более ярко выражено в начале гнездового цикла, а наиболее продолжительно — в период откладки яиц (0,4 час/сутки). В это время преобладают наземные (78% времени) и полетные демонстрации (8,5 %), а погони и беспокойство используются редко. После вылупления птенцов затраты времени на демонстрации сокращаются в 3 раза и сохраняются на таком уровне до окончания гнездования. Расходы времени на погони не велики ( $0,01 \pm 0,002$  час/сутки) в течение всего периода размножения, но после вылупления птенцов заметно возрастают (в 4 раза) и в дальнейшем мало меняются. Это связано в первую очередь с изменением обстановки на побережье, где с середины июня появляются многочисленные выводки. Поэтому в агонистическое поведение оказываются вовлеченными как «хозяева» участков, так и самцы, которые кормят слетков.

Беспокойство у гнезда до вылупления птенцов самцы проявляют крайне редко ( $0,003$  час/сутки), но затем, расходы времени на него возрастают в 12 раз. Более всего самцы беспокоятся во время вылета птенцов из гнезд ( $0,1$  час/сутки). В дальнейшем беспокойство они проявляют в меньшей степени.

Брачное поведение занимает в среднем  $0,98 \pm 0,13$  час/сутки. Оно проявляется в сопровождении самки в позе готовности действовать (55%), в ходьбе (39%) и в полете (1%), а также брачных демонстрациях и спаривании (6%). В начале периода гнездования наблюдаются все перечисленные формы поведения, затраты на него существенны, а наиболее продолжительны — в период откладки яиц (более 3 часов в день). Во время насиживания суммарные расходы времени сокращаются в 3 и более раза и самцы только сопровождают и охраняют самок, находящихся в гнезде или вне его. После вылупления птенцов брачное поведение не проявляется. И только полицикличные самцы, при вождении первого выводка, вновь демонстрируют все формы брачного поведения, но тратят на него в 2,5 раза меньше времени, чем в начале сезона.

**Территориально-брачное поведение самки.** Самка тратит на территориально-брачное поведение в среднем  $0,33 \pm 0,15$  час/сутки. Оно максимально продолжительно во время откладки яиц ( $1,21$  час/сутки), и не проявляется после вылупления птенцов. Структура затрат времени на отдельные формы территориально-брачного поведения существенно изменяется на протяжении гнездового цикла (рис. 2). Брачное поведение самки проявляют только в период до вылупления птенцов, а расходы времени на него составляют в среднем  $0,64 \pm 0,4$  час/сутки. Во время гнездостроения и откладки яиц к нему относятся совместные с самцом перемещения по земле (93% времени), в полете (2%), а также брачные демонстрации и спаривание (5%). Во время инкубации кладки наблюдаются

лишь совместные с самцом перемещения по земле, затраты времени на него резко сокращаются (0,06 час/сутки). Средние расходы времени на агонистическое поведение и беспокойство у гнезда составляют  $0,03 \pm 0,01$  час/сутки.

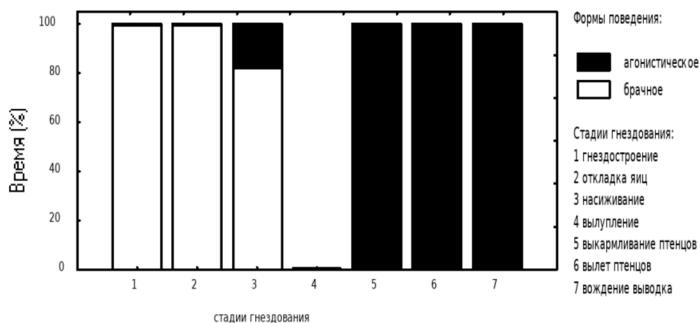


Рис. 2. Структура затрат времени самки на территориально-брачное поведение в период гнездования

До вылупления птенцов эти формы поведения проявляются очень редко. На птенцовых стадиях гнездования эти затраты увеличиваются до 0,12 час/сутки и мало меняются до распадаения выводков.

### Зависимость затрат времени на территориально-брачное поведение от структуры суточного бюджета времени

У белых трясогузок прослеживается взаимозависимость между затратами времени на территориально-брачное поведение и родительскую заботу, выраженная в различной степени (табл. 1).

Таблица 1. Связь ( $r$ ) затрат времени на родительскую заботу и территориально-брачное поведение у самцов и самок на различных стадиях размножения

Стадии гнездования	Самец	Самка
Гнездостроение	-0,57*	0,51*
Откладка яиц	-	-0,61*
Насиживание	-0,63**	-0,67*
Выкармливание птенцов	0,22	0,17
Вождение выводка	-0,12 (М.Ц.) / -0,67*** (П.Ц.)	-0,14

\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$

У самцов они находятся в конкурентных отношениях во время гнездостроения, насиживания и вождения первого выводка. Так участие самца в гнездостроении является не обязательным, а время, которое он тратит на постройку

гнезда, освобождается при сокращении расходов на территориально-брачное поведение (табл. 2).

Таблица 2. Затраты времени на репродуктивную деятельность (час/сутки) самцов, строящих и не строящих гнездо

Формы поведения	Самец строит	Самец не строит	Значимость различий (F)
Пение и токование	1,952	2,253	3,22
Патрулирование границ территории	1,701	2,214	11,3***
Агонистическое поведение	0,314	0,312	0,3
Брачное поведение	2,161	2,838	12,5***
Гнездостроение	1,572	0,000	55,2***
Всего на репродуктивную деятельность	7,7	7,617	0,4

\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$

Самцы, участвующие в гнездостроении, тратят меньше времени на токование (17%), патрулирование границ участка в готовности действовать (26,5%) и охрану самки с места (30%). Изменений в суммарных затратах времени на репродуктивное поведение не происходит.

Что касается насиживания, самцы участвуют в инкубации только первых и повторных гнезд и при увеличении доли их затрат на инкубацию кладки, расходы времени на территориально-брачное поведение сокращаются.

У самок характер зависимостей иной. Во время гнездостроения расходы времени на гнездостроение и территориально-брачное поведение изменяются в одном направлении, а во время откладки яиц и насиживания кладки — в противоположном.

После вылупления птенцов в бюджетах времени самки и самца сохраняются только территориальные формы поведения, и затраты времени на эти активности не зависят от продолжительности родительской заботы.

Затраты времени на территориально-брачное поведение зависят от продолжительности кормежки на всех стадиях гнездования. Увеличение потребности в пище приводит к снижению репродуктивной активности. Это связано с конкурентными отношениями в затратах времени на эти формы поведения, и наиболее четко проявляется у самки в период гнездостроения (Дольник, 1991). По нашим наблюдениям (табл. 3), наиболее сильная зависимость затрат на территориально-брачное поведение от продолжительности кормежки проявляется у самки в период гнездостроения и откладки яиц. В эти периоды самка нуждается в большом количестве пищи, поэтому при необходимости может сокращать затраты времени на все другие виды активностей вплоть до прекращения брачной активности и строительства

гнезда. У самца зависимость территориально-брачного поведения от времени кормежки наиболее выражена во время гнездостроения, откладки яиц и вождения первого выводка, т. е. когда территориально-брачное поведение занимает много времени в бюджете и требует значительных энергетических затрат.

Таблица 3. Зависимость ( $r$ ) затрат времени на репродуктивное поведение от продолжительности кормежки белых трясогузок

Стадии гнездования	Территориально-брачное поведение	
	Самка	Самец
Гнездостроение	-0,48*	-0,53*
Откладка яиц	-0,55*	-0,61*
Насиживание кладки	-0,16	-0,45*
Выкармливание птенцов	0,14	-0,14*
Вождение выводка	-0,25	-0,56* (П.Ц.) / -0,11 (М.Ц.)

\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$

Самка же, при более длительной кормежке в начале гнездового цикла, снижает расходы времени на гнездостроение (-0,73,  $p < 0,05$ ) и территориально-брачное поведение (табл. 3). Однако если птицы могут отыскать места, где пищи много, или перейти на другие, равноценные корма, имеющиеся в достаточном количестве, снижения репродуктивной активности может не происходить (Drent, Tinbergen, 1985). Белые трясогузки имеют широкий спектр пита-

ния, а при недостатке или труднодоступности наземных насекомых переходят на питание водными беспозвоночными (Кузнецова, 1998). Поэтому, в отличие от других птиц, они в меньшей степени испытывают трудности с поиском пищи.

Расходы времени на пребывание в готовности действовать у самца в большей степени определяются продолжительностью территориально-брачного поведения, а у самки эта зависимость проявляется слабо и лишь на этапах откладки яиц и выкармливания маленьких птенцов (табл. 4).

Таблица 4. Взаимозависимость ( $r$ ) продолжительности пребывания в позе готовности к действию и затрат времени на территориально-брачное поведение у самки и самца на различных стадиях гнездования

Стадия гнездования	Территориально-брачное поведение	
	Самец	Самка
Гнездостроение	-0,49*	-0,28
Откладка яиц	-0,62***	-0,45*
Насиживание кладки	-0,48*	-0,36
Выкармливание птенцов в возрасте 1—7 суток	-0,56**	-0,43*
Выкармливание птенцов в возрасте старше 7 суток	-0,54*	-0,19
Вождение выводка	-0,58** (М.Ц.) / 0,59** (П.Ц.)	-0,15

\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$

Последнее, вероятнее всего, обусловлено небольшими расходами времени самки на территориально-брачное поведение.

### Выводы

Территориально-брачное поведение занимает основную часть времени репродуктивной деятельности самца (70%), у самки эти затраты невелики и составляют только 4% времени репродуктивной активности.

В начале гнездового цикла территориально-брачное поведение самца составляет существенную часть репродуктивного поведения и представлено всеми его формами.

После вылупления птенцов территориально-брачное поведение представлено лишь формами, обеспечивающими охрану птенцов или слетков.

У полициклических самцов, при вождении выводка, наблюдается повторное увеличение расходов на брачное поведение и пение, что обусловлено вторым циклом гнездования.

У самки продолжительность территориально-брачного поведения максимальна до начала насиживания кладки, а после вылупления птенцов представлена лишь территориальными формами поведения.

Выявлены взаимосвязи между расходами времени на родительскую заботу и территориально-брачное поведение. У самцов они носят конкурентный характер во время гнездостроения, насиживания и вождения первого выводка. У самки во время гнездостроения расходы на строительство и территориально-брачное поведение изменяются в одном направлении, а во время откладки яиц и насиживания кладки — в противоположном.

Увеличение длительности кормежки на доптенцовых стадиях гнездования сопровождается сокращением времени на территориально-брачное поведение у обоих партнеров.

У самца продолжительность пребывания в готовности действовать зависит от расходов времени на территориально-брачное поведение, у самки эти связи выражены слабо и только на начальных этапах гнездования.

### ЛИТЕРАТУРА

Бардин А. В., Высоцкий В. Г., Пацерина Е. Г., 1987. Факторы, влияющие на частоту кормления птенцов у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 163. С. 3—15.

Бардин А. В., Ильина Т. А., 1986. Метод случайных многомоментных наблюдений в изучении бюджетов времени у птиц // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л.: ЗИН АН СССР. С. 60—62.

Дольник В. Р., 1982. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 113). Л.: ЗИН АН СССР. С. 3—37.

Дольник В. Р., 1991. Затраты времени и энергии на строительство гнезда у птиц // Зоол. журн. Т. 70. № 4. С. 97—106.

Дольник В. Р., 1993. Затраты времени и энергии на защиту территории у птиц: связь с размерами тела и территориальными потребностями особи и выводка и с экономией энергии при выкармливании птенцов // Экология. № 2. С. 26—38.

Дольник В. Р., 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука. 355 с.

Кузнецова Е. С., 1998. Затраты времени на кормодобывание самкой белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) в гнездовой период // Фауна и экология наземных позвоночных животных республики Карелия. Петрозаводск: КНЦ РАН. С. 128—142.

Кузнецова Е. С., 2003. Бюджеты времени белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) в Южной Карелии. Автореф. дисс....канд. биол. наук. СПб. 20 с.

Кузнецова Е. С., 2010. Пластичность бюджетов времени белых трясогузок (*Motacilla alba*), гнездящихся в Южной Карелии // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тез. докл. Оренбург: Изд-во Оренб. гос. пед. ун-та. С. 173—174.

Кукиш А. И., 1979. Об элементах брачного поведения у белой трясогузки // Тезисы всесоюзной конференции молодых ученых «Экология гнездования птиц и методы ее изучения». Самарканд: Изд-во СамГУ. С. 120—121.

Cramp S., 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of Western Palearctic. London. Vol. 5. P. 432—482.

Davies N. B., 1976. Food, flocking and territorial behaviour in Pied Wagtail, *Motacilla alba yarrellii* in winter // J. Anim. Ecol. Vol. 45. P. 235—254.

Davies N. B., Houston A. I., 1981. Ownes and satellites: The economics of territory defense in the Pied Wagtail, *Motacilla alba* // J. Animal Ecol. Vol. 5. № 1. P. 157—180.

Drent R. H., Tinbergen J. M., Biebach H., 1985. Incubation in the starling *Sturnus vulgaris*: Resolution of the conflict between egg care and foraging // Netherl. J. Zool. Vol. 35. № 1/2. P. 103—123.

Hiroyoshi H., Toshiaki H., 1989. Breeding season courtship behavior and territoriality of White and Japanese Wagtails *Motacilla alba* and *M. grandis* // Ibis. Vol. 131, № 4. P. 578—588.

Leinonen M., 1973. Influence of the habitat and nest site upon the breeding biology of *Motacilla alba alba* (L.) in central Finland // Ann. Zool. Fennici. Vol. 10, № 4. P. 500—506.

Watanabe M., Maruyama N., 1977. Wintering ecology of White Wagtail *Motacilla alba lugens* in the middle stream of Tama // J. Yamashina Inst. Ornitol. Vol. 9. № 1. P. 20—43.

Zahavi A., 1971. The social behaviour of the White Wagtail *Motacilla alba alba* wintering in Israel // Ibis. Vol. 113. № 1. P. 203—211.

**TERRITORIAL-MATING BEHAVIOR OF WHITE WAGTAILS (*MOTACILLA ALBA* L.)  
NESTING IN SOUTHERN KARELIA**

***E. S. Kuznetsova***

*Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: motacilla@rambler.ru*

**Keywords:** territorial behavior; mating behavior; reproduction behavior; parental care; budget time.

Present article is devoted to the time spending by White Wagtails nesting in southern Karelia during territorial-mating behavior.

Territorial-mating behavior takes most of the time of the reproductive activity of males (70%), and a small part of the female reproductive budget time (4%). At the beginning of the breeding cycle the territorial-mating behavior of males presented all its forms. Polycyclic males increase the time costs of mating behavior while they were driving the first brood.

Duration of the territorial mating behavior of females before the start incubation of masonry is maximal, and after hatching of chicks the birds represented only territorial behaviors. Expenses of time on the territorial behavior of males and females correlated with time-consuming to parental care and foraging.



## **ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Кузнецова Елена Станиславовна** — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: motacilla@rambler.ru.

**Озерский Павел Викторович** — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: ozerski@list.ru.

---

**Учредитель:** Российский Государственный Педагогический университет им. А. И. Герцена

Печатается по решению кафедры зоологии

**Главный редактор** Г. Л. Атаев

**Технический редактор** П. В. Озерский

**Редакционная коллегия:** М. А. Гвоздев, П. С. Горбунов, Е. С. Кузнецова, В. В. Скворцов

Настоящее периодическое издание публикует научные статьи и краткие сообщения, посвященные вопросам зоологии, протистологии, паразитологии, общей и прикладной экологии, а также проблемам смежных областей биологии

Выходит 2 раза в год

*В оформлении обложки использована таблица  
к руководству по зоологии (Шимкевич Л., Шимкевич В., 1910)  
из фондов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена*

---

---

**ИЗДАТЕЛЬСТВО РГПУ им. А. И. ГЕРЦЕНА**

**191186, Санкт-Петербург, набережная р. Мойки, 48, корпус 5**

Заказ № 357ц. Подписано в печать 27.12.2015. Бумага офсетная. Печать оперативная.  
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Формат 60×88 1/16. Усл. печ. л. 4,00. Тираж 500 экз.  
Цена договорная.