СОДЕРЖАНИЕ

Том 101, номер 2, 2022

Моллюски Аральского моря
Н. В. Аладин, И. С. Плотников, А. О. Смуров 123

Epibiotic Pedunculate Barnacles on the Swimming Crab *Monomia Haanii* (Decapoda, Portunidae) from the Nha Trang Bay, Vietnam
Le Thi Kieu Oanh, Nguyen Phuong Lien, Vo Thi Ha, Nguyen Thi Hai Thanh, Fedor Lishchenko 145

Особенности размножения и раннего развития у самого высокогорного земноводного территории бывшего СССР – батурской жабы (*Bufotes baturae*, Amphibia, Bufonidae) (по результатам лабораторных исследований)
А. А. Кидов, Р. А. Иволга, Т. Э. Кондратова, Е. А. Кидова 153

Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц Кыргызстана
Ю. С. Равкин, Э. Давранов, И. П. Лебяжинская, Э. Ш. Касыбеков, А. Б. Курманкулов, Э. Э. Шукуров, Н. В. Тротченко, А. А. Жусупбаева, С. М. Цыбулин, М. И. Лялина 165

Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 4. “Парадокс хищничества” в городах и его вероятные причины
Н. С. Морозов 173

Применение модели эпигенетического ландшафта для изучения структуры морфотипической изменчивости (на примере М3 скальных полевок (*Alticola*, Rodentia, Arvicolinae))
А. А. Поздняков 202

Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов восточной полевки *Alexandromys fortis* (Büchner 1889) островных и ископаемых популяций юга Дальнего Востока России (Приморский край)
М. А. Винокурова, А. Е. Гусев, М. П. Тиунов 213

Сезонные изменения концентрации тестостерона и тироксина у самцов белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla)
М. В. Рутовская, М. Е. Диатроптов 228

Contents

Volume 101, No 2, 2022

Mollusks of the Aral Sea
N. V. Aladin, I. S. Plotnikov, A. O. Smurov 123

Epibiotic Pedunculate Barnacles on the Swimming Crab *Monomia haanii* (Decapoda, Portunidae) from the Nha Trang Bay, Vietnam
Le Thi Kieu Oanh, Nguyen Phuong Lien, Vo Thi Ha, Nguyen Thi Hai Thanh, Fedor Lishchenko 145

Features of Reproduction and Early Development in the Batura Toad (*Bufotes baturae*, Amphibia, Bufonidae), the Most High-montane Amphibian in the Former USSR, Based on the Results of a Laboratory Study
A. A. Kidov, R. A. Ivolga, T. E. Kondratova, E. A. Kidova 153

Spatio-Typological Structure and Organization of Summer Bird Populations in Kyrgyzstan
Yu. S. Ravkin, E. Davranov, I. P. Lebyazhinskaya, E. Sh. Kasybekov, A. B. Kurmankulov, E. E. Shukurov, N. V. Trotchenko, A. A. Zhusupbaeva, S. M. Tsybulin, M. I. Lyalina 165

The Role of Predators in Shaping Urban Bird Populations. 4. The Urban Predation Paradox And Its Probable Causes
N. S. Morozov 173

Application of the Epigenetic Landscape Model to Study the Structure of Morphotypic Variability, M3 Rock Voles (*Alticola*, Rodentia, Arvicolinae) Taken as an Eample
A. A. Pozdnyakov 202

A Comparative Morphotypic Analysis of the First Lower-Rooted Teeth of the Eastern Vole, *Alexandromys fortis* (Büchner 1889), of Island And Fossil Populations in the South of the Russian Far East (Primorsky Krai)
M. A. Vinokurova, A. E. Gusev, M. P. Tiunov 213

Seasonal Changes in Testosterone and Thyroxine Concentrations in White-Chested Hedgehog Males (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla)
M. V. Rutovskaya, M. E. Diatroptov 228

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 123–144

УДК 594.3:574.2(262.83)

МОЛЛЮСКИ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Н. В. Аладин[a], *, И. С. Плотников[a], А. О. Смуров[a]

[a] Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: nikolai.aladin@zin.ru

Поступила в редакцию 05.12.2020 г.
После доработки 01.05.2021 г.
Принята к публикации 14.05.2021 г.

На основании литературных данных и проведенных авторами на протяжении более 30 лет исследований выполнен анализ фауны моллюсков Аральского моря. Рассмотрен и уточнен видовой состав моллюсков, обитавших в море в течение голоцена. Показано, что главной причиной изменений видового состава этой группы является уменьшение или увеличение солености среды, связанное с изменением уровня моря. Долговременные изменения солености морской воды, по нашему мнению, стали основной причиной бедности фауны моллюсков Арала. Мы предполагаем, что в пополнении фауны новыми видами большую роль играл перенос молоди моллюсков птицами. Вероятно, это верно для моллюсков семейства Cardiidae и *Ecrobia grimmi*. Другим источником пополнения фауны Аральского моря были виды, обитающие во впадающих в Арал реках и окрестных озерах. В статье подробно рассмотрен процесс изменений фауны во время последней регрессии моря. Наличие данных по солености, при которой вымерли моллюски, позволило ретроспективно оценить валидность полученных разными методами оценок соленостных границ существования тех же видов. Рассмотрено будущее фауны моллюсков Арала при реализации разных сценариев реабилитации моря.

Ключевые слова: Аральское море, моллюски, соленость, фауна

DOI: 10.31857/S0044513421120023

Аральское море – большое бессточное соленое озеро в пустынной зоне Средней Азии на территории Казахстана и Узбекистана, терминальный водоем рек Сырдарьи на северо-востоке и Амударьи на юге (рис. 1). В Арале выделяются две главные его части: северная – Малое море, или Малый Арал, и южная – Большое море, или Большой Арал, разделявшиеся островом Кокарал. Большой Арал включает глубоководную западную впадину, обширную восточную часть и залив Тщебас (Бортник, Чистяева, 1990). Из-за этого Аральское море при снижении уровня распадается на остаточные водоемы.

До современной регрессии Арал был солоноватоводным со средней соленостью 10.3‰. На юге и юго-западе Большого моря соленость была снижена благодаря опресняющему влиянию Амударьи. В Малом Арале опресненная зона расположена перед устьем Сырдарьи (Бортник, Чистяева, 1990). Из-за интенсивного испарения и затрудненного водообмена соленость на мелководьях, в заливах восточного побережья и в акватории Акпеткинского (Карабайли) архипелага была повышена и достигала 50‰ и более (Деньгина, 1959; Хусаинова, 1960).

Аральское море в границах, наиболее близких к голоценовому времени, сформировалось в позднем плейстоцене (около 17.6 тысяч лет назад) на рубеже максимума последнего оледенения и раннего дриаса, скорее всего за счет талых вод ледниковых массивов Тянь-Шаня, Памира и менее крупных близких горных систем (Burr et al., 2019). Возникший крупный бессточный водоем уже тогда отличался выраженной соленостью, о чем свидетельствуют находки в донных позднеплейстоценовых отложениях фораминифер *Ammonia beccarii* и *Retroelphidium littorale*, а также морских остракод, главным образом *Cyprideis torosa*.

Нативная, т.е. без учета вселившихся видов, начиная с XX века, вследствие человеческой деятельности, фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря в сравнении с фауной самого крупного континентального соленого водоема – Каспийского моря – отличается своей бедностью. В позднеголоценовом Арале отсутствовал целый ряд таксонов беспозвоночных, представленных в нативной фауне Каспия. Отсутствовали губки (Porifera) при наличии в Каспии одного их вида и, представленные в Каспии пятью видами, многощетинковые черви (Polychaeta). Из высших ракообразных (Malacostraca) полностью отсутствовали представители таких отрядов, как мизиды (Mysida), кумовые (Cumacea), равноногие (Isopoda) и десятиногие (De-

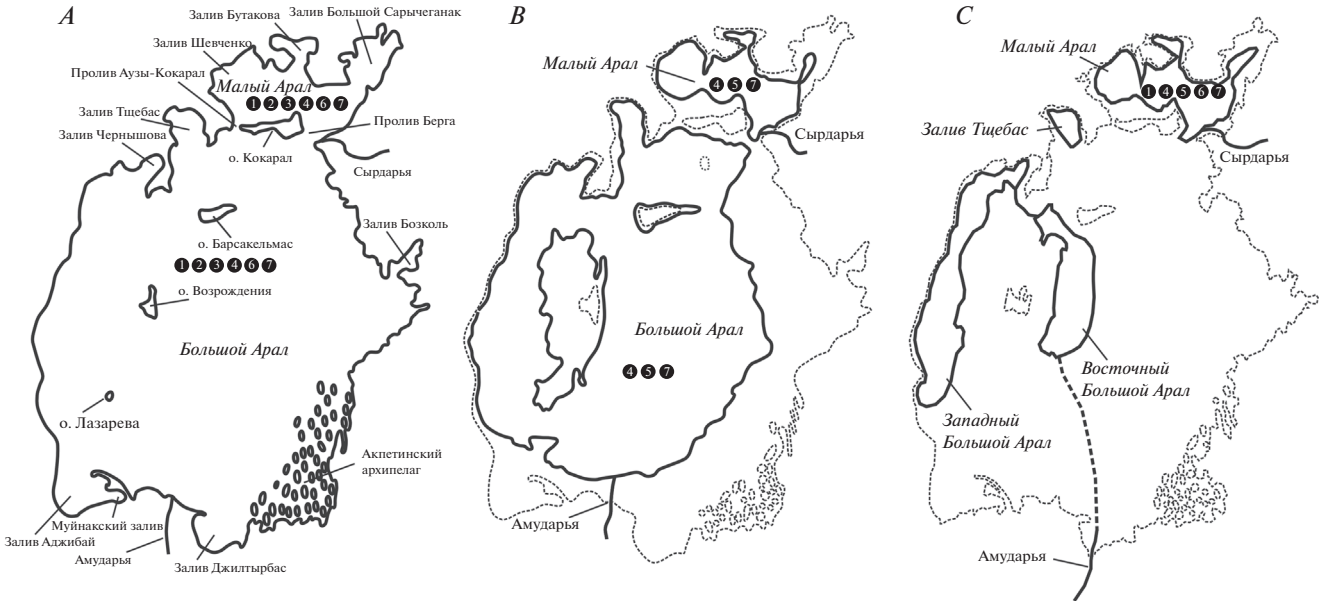

Рис. 1. Аральское море: *A* – до начала современной регрессии, *B* – после разделения, *C* – в настоящее время. Состав фауны моллюсков: 1 – *Dreissena polymorpha aralensis*, 2 – *D. p. obtusecarinata* и *D. caspia*, 3 – *Adacna* spp., 4 – *Cerastoderma* spp., 5 – *Abra segmentum*, 6 – *Theodoxus pallasi*, 7 – *Ecrobia grimmi*.

capoda) (Мордухай-Болтовской, 1974), тогда как в аборигенной фауне Каспия в этих группах соответственно насчитывается 5, 22, 18, 2 и 2 вида (Бирштейн и др., 1968; Кияшко, 2013).

В отношении малакофауны: из двустворчатых моллюсков (Bivalvia) семейства Cardiidae обитали только пять общих с Каспием видов, тогда как в Каспии их насчитывается 24. Среди брюхоногих моллюсков (Gastropoda) в Арале полностью отсутствовали такие рода, как *Pyrgula* (в Каспии 38 видов), *Caspia* (в Каспии 5 видов), *Andrusovia* (в Каспии 4 вида), *Pseudoamnicola* (в Каспии 4 вида) и *Tenellia* (в Каспии 1 вид) (Бирштейн и др., 1968; Мордухай-Болтовской, 1974; Кияшко, 2013).

Целью настоящей работы было выявить причины бедности фауны моллюсков Арала и проследить изменения в фауне за время его существования. В статье использованы как литературные данные, так и данные, полученные авторами при проведении исследований на Аральском море и в серии лабораторных экспериментов в период 1980–2011 гг.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Первые сведения по фауне моллюсков Арала были получены при обработке сборов экспедиции 1874 г., которую организовало Императорское русское географическое общество и Санкт-Петербургское Общество естествоиспытателей. Участвовавший в экспедиции зоолог В.Д. Аленицын собрал коллекции флоры и фауны из различных биотопов. Обработавший эти сборы О.А. Гримм в 1881 г. опубликовал заметку об истории Арала, основываясь на составе его фауны. Он обобщил имевшиеся к тому времени сведения о видовом составе фауны беспозвоночных Аральского моря и указал для нее 7 видов моллюсков (из них 5 видов – по находкам живых экземпляров и 2 вида – по пустым раковинам).

Позднее новые сведения о флоре и фауне (включая моллюсков) Аральского моря были получены в результате работ Л.С. Берга. Собранные им на рубеже XIX–XX веков малакологические материалы были обработаны Остроумовым (Берг, 1908). В результате в монографии Берга (1908) были приведены сведения о следующих видах и подвидах моллюсков[1]: *Dreissena polymorpha* Pallas 1771 [*D. polymorpha* var. *obtusecarinata* (Andrusov 1897), *D. polymorpha* var. *aralensis* (Andrusov 1897)], *D. caspia* Eichwald 1855, *D. caspia pallasi* (Andrusov 1897) [*D. pallasi*], *Adacna minima minima* Ostroumoff 1907 [*Adacna minima*], *Cerastoderma rhomboids* (Lamarck 1819) [*Cardium edule* var. *lamarcki* Reeve 1843], *Caspiohydrobia eichwaldiana* (Golikov et Starobogatov 1966) [*Hydrobia pusilla* (Eichwald 1838)], *Neritina liturata* (Eichwald 1855).

В 1920–1921 гг. была организована Аральская научно-промысловая экспедиция. Собранные на Арале в 1920–1921 гг. коллекции моллюсков были обработаны Сидоровым (1929), который указал для моря 37 видов. В состав фауны моря он вклю-

[1] Указанные Л.С. Бергом названия таксонов, отличающиеся от валидных, даны в квадратных скобках.

чил пресноводных моллюсков, встречавшихся только в наиболее опресненных районах. Среди морских и солоноватоводных моллюсков им указаны *Dreissensia caspia*, *D. caspia pallasi* [*D. pallasi*], *D. polymorpha* [*D. polymorpha* var. *aralensis*, *D. polymorpha* var. *obtusecarinata*], *D. rostriformis* (Deshayes in Verneuil et Deshayes 1838), *Adacna vitrea* (Eichwald 1829), *Adacna minima minima* Ostroumoff 1907 [*Adacna minima*], *Cerastoderma rhomboids* (Lamarck 1819) [*Cardium edule* Linnaeus 1758, *Cardium edule* var. *lamarcki*], *Theodoxus pallasi* Lindholm 1924 [*Neritina liturata* Eichwald 1838], *Turricaspia spica* (Eichwald 1855) [*Micromelania spica*], *Caspiohydrobia eichwaldiana* (Golikov et Starobogatov 1966) [*Hydrobia pusilla*][2]. Важным результатом исследования Сидорова (1929) представляется упоминание о достаточно богатой пресноводной фауне в приустьевых участках моря, где соленость Арала была особенно низка. Пресноводные виды моллюсков, упомянутые этим автором, довольно обычны для рек Сырдарья и Амударья и окружающих Аральское море озер. Однако ряд определений видов моллюсков, выполненных Сидоровым, вызывает сомнение. Так, беззубки в приустьевых районах Арала, определенные С.А. Сидоровым как *Anodonta piscinalis* Nilsson 1822, скорее всего, являются каким-то другим видом. Согласно данным Жадина (1952) *A. piscinalis* в Приаралье не встречается. Другим недостатком работы С.А. Сидорова является включение в фауну Аральского моря ряда видов по находкам пустых раковин. Так, отнесение к рецентным видам *Turricaspia spica* было основано на том, что в переданных С.А. Сидорову пробах раковины этого вида отличались прекрасной сохранностью. Между тем, как мы знаем из последующих работ и собственных сборов, этот вид не обитал в Арале в XX веке.

Для Аральского моря в книге Жадина (1952) в разделе “Экология” указаны двустворчатые: *Dreissena polymorpha* [*D. polymorpha* var. *aralensis*, *D. polymorpha* var. *obtusecarinata*], *D. caspia*, *D. caspia pallasi* [*D. pallasi*], *Adacna vitrea*, *Cerastoderma rhomboides* (Lamarck 1819) [*Cardium edule*] и 3 вида брюхоногих моллюсков – *Ecrobia grimmi* (Clessin in Dybowski, 1887) [*Hydrobia grimmi*], *Turricaspia spica* [*Micromelania spica*] и *Theodoxus pallasi*[3]. Однако указание *T. spica*, как характерного для Арала в XX веке вида, по-видимому, ошибочно, так как в части книги, относящейся к определителю, этот вид указан только для Каспийского моря. Интересно, что в определителе Жадина (1952) указано на периодическое исчезновение или существенное сокращение акватории, населяемой пресноводной фауной в приустьевых районах, в зависимости от изменения солености моря. Пресноводные виды моллюсков В.И. Жадин определенно не считал относящимися к фауне Арала.

В 1960-х гг. список моллюсков Аральского моря пополнился двустворчатым моллюском *Abra segmentum* (Recluz 1843). Этот вид завозили и вселяли в Арал из Таганрогского залива и Бердянских лиманов Азовского моря три раза – в 1960, 1961 и 1963 гг. Первая попытка (1960 г.) вселения *A. segmentum* в опресненный залив Джида Малого Арала оказалась неудачной. Очевидно, первая партия погибла, так как позднее в этом районе моллюски не были обнаружены. В 1961 и 1963 г. этих моллюсков выпускали тоже в Малом море в заливе Большой Сарычеганак с соленостью 10.2‰, причем на этот раз акклиматизация и натурализация прошли успешно. Впервые они были зарегистрированы в пробах зообентоса в 1967 г., в 1970 г. проникли в Большой Арал, и к 1973 г. уже расселились по всему Аральскому морю (рис. 2) (Кортунова, 1970; Карпевич, 1975; Андреева, 1978).

Имеющиеся к началу 1970-х годов данные по фауне моллюсков Аральского моря были обобщены Старобогатовым (1974). В “Атласе беспозвоночных Аральского моря” им было указано для Арала 9 видов и подвидов двухстворчатых и 3 вида брюхоногих моллюсков, “свойственных собственно Аралу”: *Dreissena polymorpha aralensis* (Andr.), *D. polymorpha obtusecarinata* (Andr.), *D. caspia pallasi* (Andr.), *Cerastoderma lamarcki* (Reeve), *C. unbonatum* (Wood), *Hypanis vitrea bergi* Starobogatov, *H. minima sidorovi* Starobogatov, *H. minima minima* (Ostr.), *Abra ovata* (Phil.), *Theodoxus pallasi* Lindholm, *Caspiohydronia conica* (Logv. et Star.) и *C. husainovae* Starobogatov.

После описания Я.И. Старобогатовым нового рода *Caspiohydrobia* (Starobogatov 1970) дальнейшие таксономические исследования привели к последующему значительному расширению списка видов брюхоногих моллюсков в составе фауны Аральского моря. Если сначала Старобогатов (1974) указал для Аральского моря два вида из этого рода, то впоследствии их число резко увеличилось. По мнению Андреевой (1989), этот род брюхоногих моллюсков представлен в Аральском море 23 видами: *Caspiohydrobia chrysopsis* (Kolesnikov 1947), *C. conica* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. convexa* (Logvinenko et Starobogatov in Golikov et Starobogatov, 1966), *C. curta* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. cylindrica* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. dubia* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. gemmata* (Kolesnikov 1947), C. *grimmi* (Clessin et W. Dybowski in W. Dybowski, 1888), *C. oviformis* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. parva* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. subconvexa* (Logvinenko et Starobogatov 1968), *C. aralensis* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. behningi* Star-

[2] Указанные С.А. Сидоровым названия таксонов, отличающиеся от валидных, даны в квадратных скобках.

[3] Указанные В.И. Жадиным названия таксонов, отличающиеся от валидных, даны в квадратных скобках.

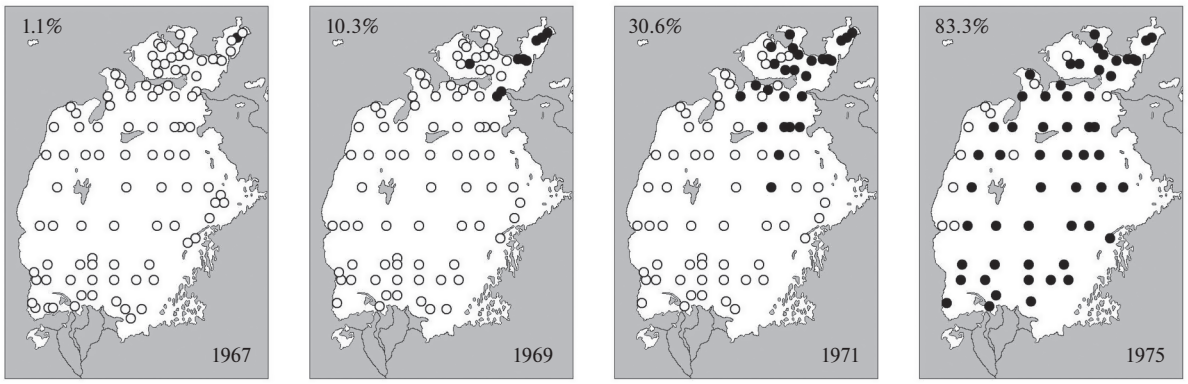

Рис. 2. Расселение *Abra segmentum*. ● – станции стандартной сетки, на которых моллюск был найден; ○ – станции, на которых объект не был найден. Указана встречаемость, %.

obogatov et Andreeva 1981, *C. bergi* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. husainovae* Starobogatov 1974, *C. kazakhstanica* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. nikitinskii* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. nikolskii* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. obrutchevi* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. pavlovskii* Starobogatov et Izzatullaev 1974, *C. sidorovi* Starobogatov et Andreeva 1981, *C. sogdiana* Starobogatov et Izzatullaev 1974, *C. tadzhikistanica* Starobogatov et Izzatullaev 1974.

Необходимо отметить, что в настоящее время многие авторы считают род *Caspiohydrobia* невалидным и считают реальным существование одного чрезвычайно морфологически изменчивого вида *Ecrobia grimmi* (Clessin in Dybowski 1887) (Filippov, Riedel, 2009; Haase et al., 2010; Wesselingh et al., 2019).

Начиная с конца 1970-х годов, вследствие прогрессирующего осолонения моря, началось выпадение отдельных видов из рецентной фауны.

ВИДОВОЙ СОСТАВ МОЛЛЮСКОВ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Класс Bivalvia

Отряд Veneroida

Семейство Cardiidae Lamarck 1809

Род *Cerastoderma* Poli 1795

В ископаемом состоянии известен с Олигоцена (Keen, 1969). Дивергенцию рода принято связывать с изоляцией Средиземного моря от Атлантического океана в конце миоцена (Hummel et al., 1994). В СССР во взглядах на систематику рода господствовала точка зрения, что существует пять видов: *Cerastoderma glaucum* Poiret 1789, *C. rhomboides* Lamarck 1819, *C. lamarcki* (Reeve 1845), *C. umbonatum* Wood 1850 и *C. clodiense* Brocchi 1814 (Скарлато, Старобогатов, 1972). Впоследствии Кафанов (1980) предложил уточненную систему из четырех видов: *C. glaucum*, *C. rhomboides*, *C. clodiense* и *C. isthmicum* Issel 1869 (= *C. umbonatum*). В настоящее время в род входит 3 валидных вида – *C. glaucum*, *C. edule* и *C. rhomboides* (http://mussel-project.uwsp.edu/fmuotwaolcb/validgen_1647.html) – и, по-видимому, еще один неописанный вид (Wesselingh et al., 2019).

В начале голоцена моллюсков рода *Cerastoderma* не было ни в Каспии, ни в Арале. Самые ранние отложения раковин *Cerastoderma* на Каспии датируются серединой голоцена, т.е. около 6000 лет до н.э., при этом считается, что колонизация была связана с Хвалынской трансгрессией, которая, возможно, совпадала с трансгрессией Черного моря и с самыми ранними послеледниковыми датировками *C. glaucum* из этого бассейна 9000–8500 лет до н. э. (Mamedov, 1997).

Виды рода *Cerastoderma* в Аральском море появились около 5000 тыс. лет назад, после того как проникли в Каспийское море из Черного моря. Если в Черное море они могли проникнуть самостоятельно, то в Каспийское и тем более в Аральское моря только путем инвазии. В настоящее время на то, как проходила инвазия, существуют две точки зрения. Согласно первой из них расселение церастодермы произошло при участии человека (Федоров, 1978; Янина, 2009). Недавно с этой точкой зрения согласились многочисленные авторы большого труда: “Mollusc species from the Pontocaspian region – an expert opinion list” (Wesselingh et al., 2019). Другая точка зрения приписывает главную роль в распространении *Cerastoderma* spp. птицам. То, что птицы участвуют в распространении этого вида, было показано многими авторами (Boyden, Russell, 1972; Rose, 1972; Spenser, Patchett, 1997). Взрослые моллюски могут прикрепляться к ногам птиц, спат может переноситься птицами в оперении, кроме того, спат и ювенильные особи могут переноситься птицами вместе с растениями.

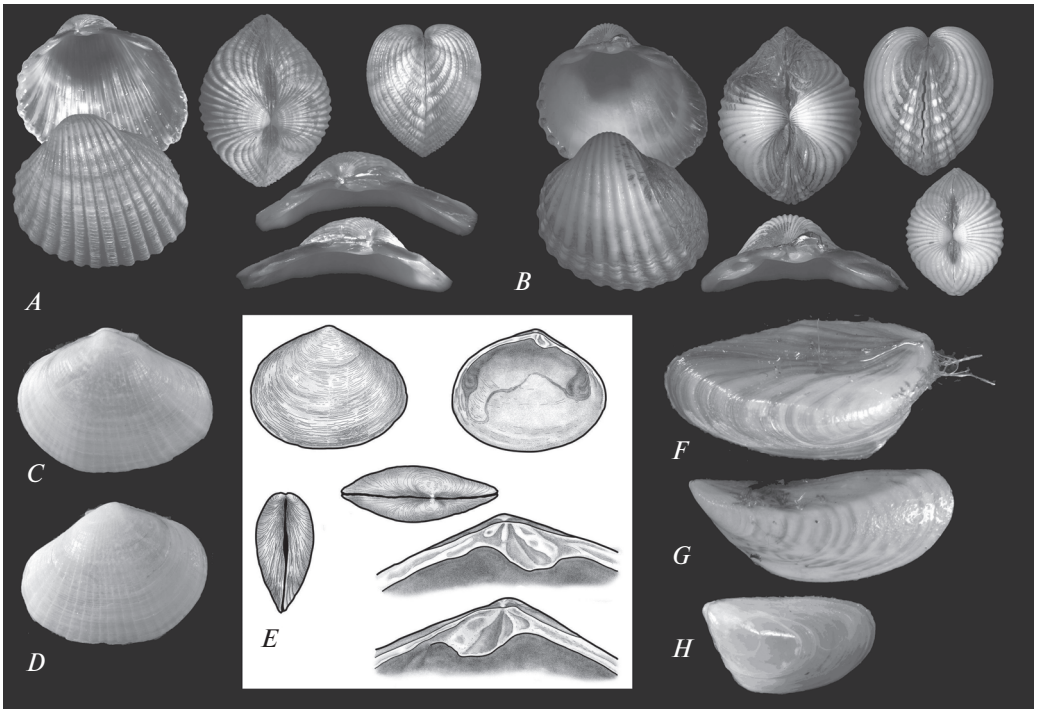

Рис. 3. Двустворчатые моллюски: *A* – *Cerastoderma* sp. A, *B* – *Cerastoderma glaucum* (фото П.В. Кияшко), *C* – *Adacna minima minima*, *D* – *Adacna (Adacna) vitrea bergi* (фото П.В. Кияшко, А.О. Смуров), *E* – *Abra segmentum* (рисунок П.В. Кияшко), *F* – *Dreissena polymorpha aralensis* (фото П.В. Кияшко), *G* – *Dreissena polymorpha obtusecarinata*, *H* – *Dreissena caspia pallasi* (фото П.В. Кияшко, А.О. Смуров).

Даже если согласиться с тем, что по соленым озерам вдоль Манычской депресии *Cerastoderma* распространялась на лодках древнего человека, которые перетаскивались по рекам из моря в озеро (Янина, 2009; Янина и др., 2011), то все равно остается неясным, как моллюски могли попасть из Каспия в Аральское море, так как существовавший в то время сток Амударьи по Узбою был недостаточно соленым для их выживания. Вероятно, в данном случае распространение *Cerastoderma* происходило с помощью птиц. Известно, что во времена с влажным климатом в прикаспийских пустынях существовали многочисленные бессточные озера (Мамедов, Трофимов, 1986). Они были как олигогалинными, так и полигалинными и гипергалиными. Для *C. glaucum* было показано, что медианное летальное время выживания молоди вне воды составляет от 80 до 43 час в зависимости от температуры среды (Tarnowska et al., 2012). Этого времени вполне достаточно для распространения по цепочке полигалинных озер вплоть до Аральского моря.

Образ жизни двустворчатых моллюсков рода *Cerastoderma* – донный; они являются эндобионтами, зарывающимися в поверхностный слой грунта. По способу питания это фильтраторы, подвижные сестонофаги. Взмучивая током воды из выводного сифона поверхностный слой грунта, они втягивают вводным сифоном используемые в пищу легкие частицы (Невесская, 1965). Размножение происходит в теплый сезон. Развитие происходит через планктонную личиночную стадию.

Благодаря осолонению Аральского моря, приведшему к вымиранию дрейссен, стал возможным выход *Cerastoderma* на поверхность грунта. В результате естественного отбора моллюски *C. glaucum* в конце 1980-х гг. оказались представлены в Арале тремя жизненными формами: 1) типичной, обитающей в песчаном грунте; 2) с уплощенной раковиной, обитающей в жидком илистом грунте (к 1989 г. она выпала из-за резкого изменение характера грунтов); 3) обитающей на поверхности песчано-илистого или илисто-ракушечного грунта и фильтрующей, как дрейссены, из толщи воды (Андреева, 2000; Андреева, Андреев, 2003).

Cerastoderma sp. A [non ***C. rhomboides*** (Lamarck 1819)] (рис. 3*A*)

Первоначально этих моллюсков из Аральского моря считали *Cardium edule* var. *lamarcki* Reeve 1843 (Берг, 1908). В дальнейшем они (Старобогатов, 1974) были отнесены к виду *C. lamarcki* (Reeve 1845) как подвид *C. l. lamarcki* (Reeve 1845), но затем их переопределили (Андреева, 1989, 2000) как

C. rhomboides rhomboides (Lamarck 1819). Согласно же Wesselingh et al. (2019) ни *C. lamarcki*, ни *C. rhomboids* в Арале нет.

Длина раковины обычно до 30 мм (Старобогатов, 1974).

До начала осолонения Аральского моря этот вид населял всю его акваторию, кроме сильно осолоненных районов. В настоящее время в Аральском море не встречается, так как вследствие осолонения выпал из фауны моря к 1976 г. (Андреева, 1989, 2000).

Cerastoderma glaucum Bruguière 1789 (рис. 3*B*)

Синонимы: *Cardium rusticum* Eichwald 1829; *Cardium rusticum* Eichwald 1829, non Linnaeus 1758; *Cardium edule* var. *umbonatum* Wood 1850; *Cardium glaucum* Poiret 1789; *Cerastoderma umbonatum* Wood 1850; *Cerastoderma isthmicum* Issel 1869.

Длина раковины обычно до 30 мм (Старобогатов, 1974).

Распространение – средиземноморско-атлантический морской вид; обитает также в Каспийском и Аральском морях (Старобогатов, 1970). В Арале исходно встречался только в его осолоненных районах (култуки восточного побережья), но с повышением солености основной акватории расселился по всему морю (Андреева, 1989, 2000).

В ходе осолонения Большого Арала вид выпал из его фауны во 2-й половине 1990-х гг. при солености превысившей 60‰, но еще не приблизившейся к верхней границе соленостного толерантного диапазона взрослых особей. При этой солености размножение этих моллюсков было уже невозможным, о чем свидетельствовало отсутствие их личинок в планктоне (Стуге, 2002), а остававшиеся двухстворки постепенно отмерли. В Малом Арале этот вид оставался в числе основных представителей донной фауны (Филиппов, 1994; Гришаева, 2010). Значительное снижение солености Малого Арала, по-видимому, стало неблагоприятным, что в настоящее время привело к существенному снижению его численности (Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016). При дальнейшем распреснении моря этот вид может выпасть из фауны Арала.

Род *Adacna* Eichwald 1838

Эндобионты, зарывающиеся в поверхностный слой грунта и выставляющие наружу длинные сросшиеся сифоны. По способу питания фильтраторы, подвижные сестонофаги. Используют в пищу одноклеточные водоросли и относительно крупные диатомовые, а также детрит. Размножаются в теплый период. Имеется стадия планктонной личинки.

В настоящее время все виды *Adacna* в Аральском море больше не встречаются. Вследствие осолонения они вымерли к концу 1970-х гг. (Андреева, 1989).

Adacna minima minima Ostroumov 1907 (рис. 3*C*)

Синоним: *Hypanis minima minima* Ostroumov 1907.

Длина раковины до 20 мм (Старобогатов, 1974).

Эндемичный аральский подвид представленного также и в Каспии вида *Adacna minima* Ostroumov 1907. Был распространен по всему Аральскому морю (Старобогатов, 1974).

Adacna minima sidorovi (Starobogatov 1974)

Синоним: *Hypanis minima sidorovi* Starobogatov 1974.

Длина раковины до 20 мм (Старобогатов, 1974).

Эндемичный аральский подвид представленного также и в Каспии вида *Adacna minima*. Обитал в прибрежье до глубины 10 м (Старобогатов, 1974). В настоящее время высказано сомнение (Wesselingh et al., 2019) в реальности существования этого подвида.

Adacna (Adacna) vitrea bergi (Starobogatov 1974) (рис. 3*D*)

Синоним: *Hypanis vitrea bergi* Starobogatov 1974.

Длина раковины до 20 мм (Старобогатов, 1974).

Эндемичный аральский подвид представленного и в Каспии вида *Adacna vitrea* (Eichwald 1829). Известен по единичным находкам (Старобогатов, 1974). В настоящее время есть сомнения (Wesselingh et al., 2019) в обоснованности выделения аральской *A. vitrea* в отдельный подвид.

Семейство Semelidae Stoliczka 1870

Род *Abra* Lamarck 1818

Abra segmentum Récluz 1843 (рис. 3*E*)

Синонимы: *Erycina ovata* Philippi 1836 non Gray 1825; *Amphidesma lactea* Krynicki 1837; *Syndosmya apelina* Récluz 1843; *Abra segmentina* H. et A. Adams 1856; *Scrobicularia fabula* Brusina 1865; *Syndesmya segmentum* var. *brevis* Fischer 1867; *Syndesmya segmentum* var. *incrassata* Fischer 1867; *Syndesmya segmentum* var. *subrostrata* Fischer 1867; *Syndesmya caillaudii* Fischer 1867.

Длина раковины до 25 мм (Старобогатов, 1974).

Распространение – Атлантическое побережье Европы (на север до Англии), Средиземное, Черное, Азовское моря, акклиматизирован в Каспийском море (Кияшко, 2013). В Аральское море вселен в 1960–1963 гг. Образ жизни – донный. Представитель инфауны; зарывается в грунт, вы-

ставляя наружу длинные сифоны. По способу питания – детритофаг (Карпевич, 1962; Невесская, 1965). Моллюски захватывают вводным сифоном со дна частицы детрита. Размножение происходит в теплое время года. В развитии имеет стадию пелагической личинки.

Отряд Myida

Семейство Dreissenidae J.E. Gray 1840

Род *Dreissena* Van Beneden 1835

Dreissena polymorpha aralensis (Andrusov 1897) (рис. 3*F*)

Распространение – бассейн Аральского моря, эндемичный аральский подвид *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771). Длина раковины до 25 мм. Моллюск обитал в низовьях Сырдарьи и Амударьи и в связанных с ними озерах; в море встречался только в опресненных акваториях у речных устьев (Старобогатов, 1974; Андреева, 1989).

Вследствие осолонения выпал из фауны моря в 1970-х гг. (Андреева, 1989), сохранившись в реках и связанных с ними озерах (Гришаева, 2010).

В настоящее время благодаря значительному снижению солености Малого Арала происходит возвращение этого моллюска (рис. 1*C*) из р. Сырдарьи в опресненную зону вблизи ее дельты (Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016).

Dreissena polymorpha obtusecarinata (Andrusov 1897) (рис. 3*G*)

Распространение – этот эндемичный аральский подвид *Dreissena polymorpha* обитал в открытом море в его прибрежной зоне в зарослях. Длина раковины до 17 мм (Старобогатов, 1974).

Из-за возросшей солености этот подвид выпал из фауны Аральского моря в 1970-х гг. (Андреева, 1989). По-видимому, его следует считать вымершим.

Dreissena caspia pallasi Andrusov 1897 (рис. 3*H*)

Известны два подвида *Dreissena caspia*: каспийский подвид *D. caspia caspia* Eichwald 1855 и аральский подвид *D. caspia pallasi* Andrusov 1897.

Длина раковины до 8–10 мм. Распространение – аральский подвид эндемичного для Каспийского и Аральского морей вида *Dreissena caspia* Eichwald 1855. Был распространен на мягких грунтах по всему Аралу (Старобогатов, 1974).

В Аральском море этот вид перестал встречаться к концу 1980-х гг. (Андреева, 1989). По-видимому, его следует считать вымершим вследствие осолонения. Следует заметить, что и в Каспийском море *D. caspia* в настоящее время были вытеснены вселившимися *Mytilaster lineatus* (Gmelin 1791) и считаются вымершими (Кияшко, 2013).

Класс Gastropoda

Подкласс Caenogastropoda

Отряд Littorinimorpha

Семейство Hydrobiidae Stimpson 1865

Ecrobia grimmi (Clessin in Dybowski 1887) (рис. 4*A*)

Синонимы: *Hydrobia grimmi* Clessin in W. Dybowski 1888; *Caspiohydrobia grimmi* (Clessin et W. Dybowski in W. Dybowski 1888).

Высота раковины до 4 мм (Старобогатов, 1974).

В прошлом аральских гидробий относили к различным видам рода *Hydrobia* W. Hartmann 1821 (Берг, 1908; Деньгина, 1959) – *H. stagnalis* Baster, *H. pusilla* Eichwald, *H. ventrosa* (Montagu). После работы Старобогатова и Логвиненко (1966) аральские и каспийские виды моллюсков, ранее относимые к роду *Hydrobia*, стали считаться представителями рода *Caspiohydrobia*. В настоящее время ряд исследователей считает, что все каспийские виды этого рода являются морфотипами одного вида (Filippov, Riedel, 2009; http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=575789; Neubauer et al., 2018) – *Ecrobia grimmi*. Однако остаются приверженцы прежней точки зрения: существует род *Caspiohydrobia*, представленный многочисленными видами (Андреева и др., 2020). Недавно, после появления молекулярно-генетических методов, стало ясно, что надежно идентифицировать этот вид можно только с помощью этих методов (Haase et al., 2010). Однако молекулярно-генетические исследования каспийских и аральских гидробий до настоящего момента не проводились. Тем не менее после публикации данных Филиппова и Риделя (Filippov, Riedel, 2009) мы считаем, что в Аральском море обитает именно *E. grimmi*.

Понтокаспийская *Ecrobia grimmi* широко распространена по всей Центральной Азии и встречается в солоноватых водоемах от гор Центрального Урала на севере до Персидского залива на юге и озера Иссык-Куль на востоке (Vandendorpe et al., 2019). Образ жизни – донный. Растительноядный вид.

Turricaspia spica (Eichwald 1855) (рис. 4*B*)

Синонимы: *Micromelania spica* (Eichwald 1855); *Hydrobia pusilla* (Eichwald 1838); *Paludina pusilla* Eichwald 1838.

В Атласе беспозвоночных Аральского моря (1974) в разделе, посвященном моллюскам, Старобогатов (1974) утверждал, что встречающиеся в озере пустые раковинки этого вида были вымыты из четвертичных или верхнеплиоценовых отложений. Однако существует иная точка зрения на то, когда *Turricaspia spica* обитала в Аральском море. Так, согласно Филиппову и Риделю (Filippov, Riedel, 2009), вероятно, вымерла в Аральском мо-

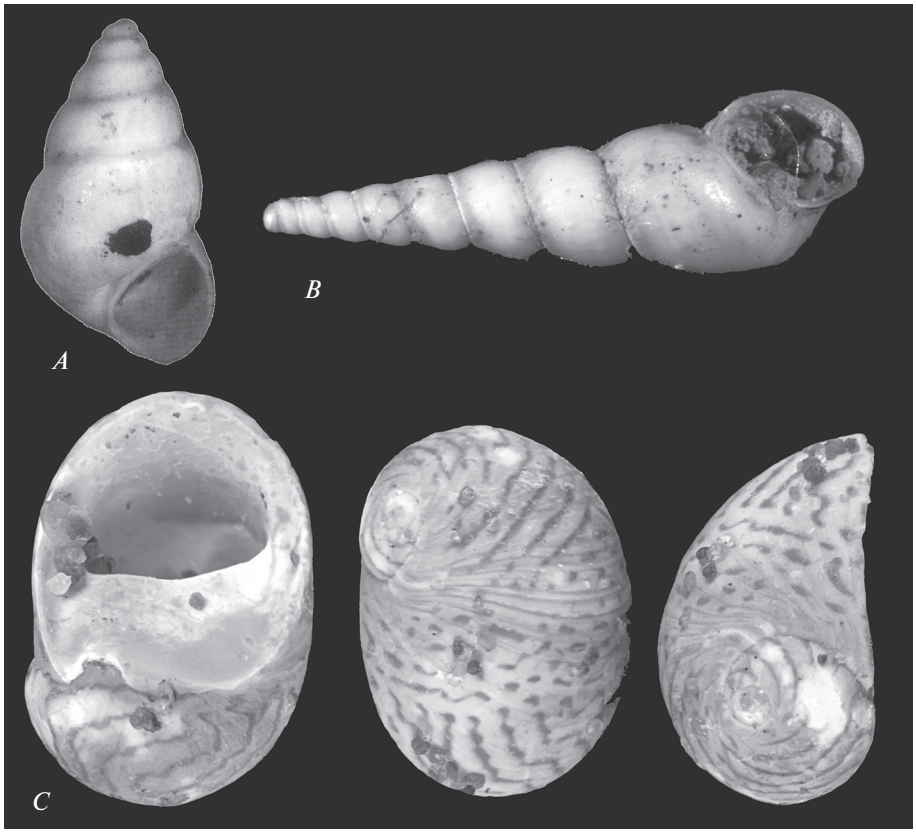

Рис. 4. Брюхоногие моллюски: *A* – *Ecrobia grimmi*, *B* – *Turricaspia spica*, *C* – *Theodoxus pallasi* (фото П.В. Кияшко).

ре примерно в 1300–1350 годах нашей эры. В этот период, согласно данным по изотопам углерода и кислорода в соответствующих участках керна, происходило значительное распреснение центральной акватории Аральского моря.

Turricaspia spica была найдена на глубине 0–30 м в Западной и Северной частях Центрального Каспия (Логвиненко, Старобогатов, 1968), что свидетельствует о приуроченности к солоноватой воде. В настоящее время является эндемиком Каспийского моря.

Подкласс Neritimorpha

Отряд Cycloneretida

Семейство Neritidae Rafinesque 1815

Theodoxus pallasi Lindholm 1924 (рис. 4*C*)

Neritina pallasi Lindholm, 1924c: 34 (nom. n. pro *Neritina liturata* Eichwald 1838 non Schultze 1826).

Синонимы: *Nerita pupa* Pallas 1771, non Linnaeus 1758; *Neritina liturata* Eichwald 1838, non Schultze 1826; *Neritina schirazensis* var. *major* Issel 1865; *Theodoxus pallasi* var. *aralensis* Sidorov 1929 *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov 1994.

Высота раковины до 8.5 мм, ширина до 7.5 мм (Старобогатов, 1974).

Распространение – Каспийское, Черное, Азовское и Аральское моря, приникает в реки. В Арале был обычным видом в прибрежной зоне до глубин 5–10 м (Старобогатов, 1974). Образ жизни – донный. Растительноядный вид. Моллюски раздельнополы, после оплодотворения самки откладывают яйца в форме небольших капсул, кладка прикрепляется к субстрату.

Из-за осолонения *Theodoxus pallasi* исчез из Аральского моря в 1980-е гг. (рис. 1*B*, 5). Так как моллюск обитает в нижнем течении р. Сырдарьи и связанных с ней озерах (Гришаева, 2010), то со снижением солености Малого Арала стало возможным возвращение его обратно в Малый Арал (рис. 1*C*). Он проник в опресненную зону этого остаточного водоема как минимум к 2001 г., где теперь встречается в небольшом количестве (Аладин, Плотников, 2008; Krupa et al., 2019; Krupa, Grishaeva, 2019).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОЛЕНОСТНЫХ ПРЕДЕЛОВ СУЩЕСТВОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ АРАЛА

Исследователей соленостных адаптаций гидробионтов Аральского моря прежде всего интересовал диапазон изменения данного показателя

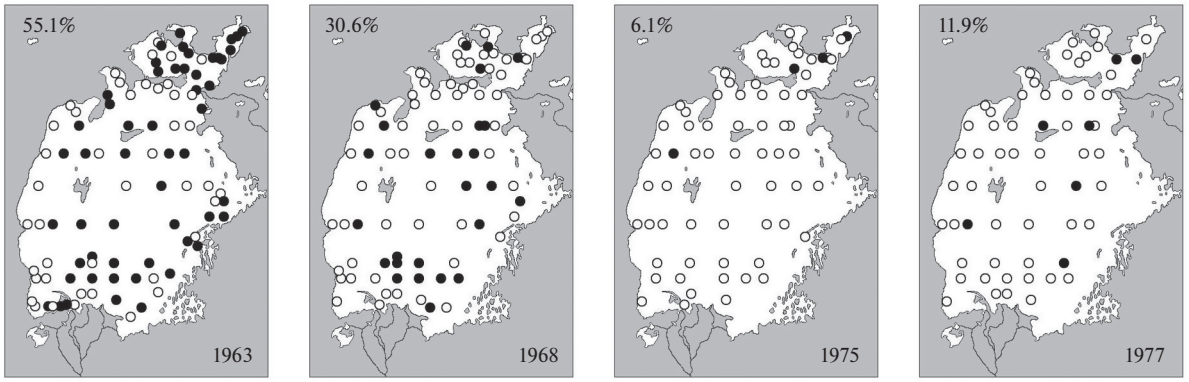

Рис. 5. Распространение *Theodoxus pallasi*. (Обозначения как на рис. 2).

морской воды, при котором возможно существование определенных видов. Такой диапазон, который ограничивается "пределами фенотипической адаптации, очерчивающими генотипически определенную норму реакции", согласно Хлебовичу (1981), было предложено называть потенциальным толерантным диапазоном (Филиппов, 1995).

Оценка потенциальной соленостной толерантности у разных видов водных организмов и ее сопоставление затруднены тем, что в настоящее время не существует общепринятых методов определения этого показателя. За последние 30 лет вышло большое количество статей, посвященных определению соленостной потенциальной толерантности многоклеточных организмов. Согласно Филиппову (Filippov, 1998), который провел критический анализ методики этих исследований, можно выделить несколько основных приемов: прямой перенос, физиологическая адаптация, ступенчатая акклимация, экспресс-метод, основанный на изучении солеустойчивости изолированных тканей. Можно указать еще один метод, широко применяющийся зарубежными исследователями при изучении температурных адаптаций, – построение полигона толерантности, который представляет собой график зависимости границ толерантности от соленостных условий обитания. Этот метод при исследовании соленостных пределов существования моллюсков Арала не применялся.

Особенность всех методов, кроме последнего – исследователя в итоге интересуют только две величины: значения верхней и нижней потенциальной границы, по достижении которых организмы исследуемой популяции погибают. Изменение толерантных границ в процессе эксперимента не учитывается.

Метод прямого переноса состоит в резком изменении солености в экспериментальных аквариумах с подопытными организмами. Состояние животных в различных соленостных условиях оценивается по проценту смертности, функциональной активности и иным показателям. Способы обработки полученных таким образом данных и конечный результат не отличаются от данных, полученных при использовании аналогичных методов оценки толерантности. Соответственно, указанный метод плохо пригоден для оценки потенциальной толерантности, однако имеет достоинства. В полевых условиях он позволяет быстро понять, что исследуемый вид может жить в условиях с определенным показателем солености воды.

Методом прямого переноса было показано, что *Dreissena polymorpha aralensis*, *D. polymorpha obtusecarinata* могут выживать до 14–15‰, *D. caspia*, *Adacna* spp. и *Theodoxus pallasi* при солености более 20‰ (табл. 1). *Cerastoderma glaucum*, *Abra segmentum* и *Ecrobia grimmi* с помощью этого метода показали солеустойчивость не более 45‰ (Андреев, 1999).

Другое достоинство метода прямого переноса – он оказывается единственным пригодным для оценки соленостных границ, при которых происходит вымет половых продуктов и метаморфоз. Согласно нашим наблюдениям, даже незначительное изменение солености (порядка 5–7‰ в пределах толерантного диапазона) воды, в которой содержатся взрослые особи беломорских моллюсков, способно существенно сдвинуть сроки нереста и повлиять на жизнеспособность гамет. Оценка соленостных границ, при которых возможен нерест, выполнена для *Dreissena polymorpha aralensis* и *Adacna* spp. Значения солености, при которой был возможен нерест, оказались существенно ниже, чем значение солености, при которой выживали взрослые особи. Впоследствии, в процессе осолонения Арала, данные опытов были подтверждены природой: дрейссены и адакны прекратили размножаться раньше, чем исчезли из моря.

Метод **физиологической адаптации** базируется на наблюдении, что многие физиологические

Таблица 1. Солеустойчивость моллюсков Аральского моря

Вид	Метод	Автор	Тестирование	Оптимальный соленостный диапазон, г/л	Летальные соленостные границы, г/л	Соленость, при которой исчезли, г/л	Год исчезновения в Арале (Большом Арале)
Dreissena polymorpha aralensis	Физиологическая адаптация	Карпевич, 1947	Взрослые	0–14		?	1978 (Андреева, Андреев, 1989)
	Прямой перенос из 4 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Жабры	3.6–5.8	3.1–10.6		
	Прямой перенос из 4 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Взрослые		0–9.3		
Dreissena polymorpha obtusecarinata	Прямой перенос из 11 г/л	Карпевич, 1953	Взрослые		12.5–15	~15.5 (Андреев, 1999)	1980 (Андреева, Андреев, 1989)
	Прямой перенос из 11 г/л	Хусаинова, 1958	Взрослые		12.5–15		
		Хусаинова, 1958	Нерест	5–12.3	13–16		
Dreissena caspia	Прямой перенос из 11 г/л	Карпевич, 1947	Взрослые	5–15		17–20	1983–1989 (Андреева, Андреев, 1989)
	Физиологическая адаптация	Карпевич, 1947	Взрослые	2–20	0–27		
	Прямой перенос из 11 г/л	Карпевич, 1953а	Взрослые	8–15	5–20>		
	Прямой перенос из 11 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Жабры	5–15	7.1–16.6		
Adacna spp.	Прямой перенос из 11 г/л	Карпевич, 1947 Карпевич, 1953а	Взрослые	6–16	2–20	22 (Аладин, 1991)	*A. vitrea bergi* (1980) *A. minima minima* (1978) *A. sidorovi* (1978) (Андреева, Андреев, 1989)
	Физиологическая адаптация	Карпевич, 1947	Взрослые	5–17	2–22		
	Физиологическая адаптация	Хусаинова, 1958	Взрослые	4.8–14	2.5–21.9		
	Прямой перенос из 11 г/л	Хусаинова, 1958	Нерест, оплодотворение, метаморфоз	4.8–14	4.8–14		
Cerastoderma glaucum	Прямой перенос из 11 г/л	Карпевич, 1947	Взрослые	9–20	6–27	67	Конец 1990-х (Большой Арал) (Аладин, Плотников, 2008)
	Физиологическая адаптация	Карпевич, 1947	Взрослые	5–40	5–45		
	Прямой перенос 11 г/л	Хусаинова, 1958	Нерест	8.1–27.3	6.1–32.2		

Таблица 1. Окончание

Вид	Метод	Автор	Тестирование	Оптимальный соленостный диапазон, г/л	Летальные соленостные границы, г/л	Соленость, при которой исчезли, г/л	Год исчезновения в Арале (Большом Арале)
	Прямой перенос 11 г/л	Хусаинова, 1958	Метаморфоз		?–32.2		
	Прямой перенос 11 г/л	Хусаинова, 1958	Оплодотворение		?–44		
	Прямой перенос из 20 г/л	Андреев, Андреева, 1990			7–38		
	Прямой перенос из 20 г/л	Андреев, Андреева, 1990			7–39		
	Прямой перенос из 35 г/л	Филиппов, 1995			?–90		
	Ступенчатая акклимация	Филиппов, 1995			?–80–90		
Abra segmentum	Физиологическая адаптация	Бекмурзаев, 1971	Взрослые		8–30	>85 (Завьялов и др., 2004; Завьялов, 2012)	2003 Западная котловина Большого Арала
	Прямой перенос из 17 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Жабры	7–32	5–42		
	Прямой перенос из 17 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Нерест	7–40	5–35		
	Прямой перенос из 17 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Взрослые		5–43		
	Ступенчатая акклимация	Андреев, Андреева, 1990	Взрослые		?–52.5>		
	Ступенчатая акклимация	Филиппов, 1995	Взрослые		?–80–85		
	Прямой перенос из 35 г/л	Филиппов, 1994	Жабры		20<–90>		
Ecrobia grimmi	Физиологическая адаптация	Карпевич, 1953а	Взрослые	8–30		>60 (Аладин, Плотников, 2008)	Конец 1990-х
	Физиологическая адаптация	Бекмурзаев, 1971	Взрослые		?–30		
	Прямой перенос из 20 г/л	Андреев, Андреева, 1990	Взрослые		6–42		
	Ступенчатая акклимация	Филиппов, 1995	Взрослые		?–110		
Theodoxus pallasi	Физиологическая адаптация	Бекмурзаев, 1970	Взрослые	5–20	4–25	22 (Аладин, 1991)	1984
	Прямой перенос	Андреев, Андреева, 1990	Взрослые		4–30		

Примечания. Значение солености 0 соответствует минерализации пресной воды. Пустые клетки – соответствующие опыты авторами исследования не проводились.

процессы организма стабилизируются при небольших изменениях солености в течение двух суток. Было предложено изменять соленость на 2‰ каждые двое суток (Карпевич, 1947). Полученные таким образом результаты показали, что диапазон солености оказывается существенно шире, чем полученный по методу прямого переноса (Карпевич, 1953, 1958; Бекмурзаев, 1970, 1971). Этим методом были получены потенциальные соленостные границы, как для двухстворчатых моллюсков, так и для брюхоногих моллюсков. Были исследованы *Dreissena polymorpha aralensis*, *D. caspia*, *Cerastoderma glaucum*, *Abra segmentum*, *Adacna* spp., *Ecrobia grimmi* и *Theodoxus pallasi* (табл. 1). При этом метод физиологической адаптации дал значительно более точные результаты в оценке солености, при которой вышеуказанные виды должны были исчезнуть из Арала. Так, мы можем констатировать "попадание в яблочко" результатов экспериментов для *Dreissena* spp. и *Adacna* spp. В то же время, оценки границ, документированные для *A. segmentum*, *T. pallasi* и *E. grimmi*, имели мало общего с реальностью.

Существенным недостатком этого метода является утверждение о том, что для завершения акклимации необходимо именно 2 суток. Проведенными позднее исследованиями неоднократно было показано, что необходимый срок, как правило, больше (Хлебович, Кондратенков, 1971; Хлебович, 1981; Филиппов, 1995 и др.).

Наиболее современным методом оценки потенциальной толерантности является разработанная в начале 70-х годов **ступенчатая акклимация** (Хлебович, Кондратенков, 1971; Khlebovich, Kondratenkov, 1973). В ходе ступенчатой акклимации продолжительность акклимации к каждой последующей солености составляет не менее двух недель, а при определении шага солености на каждой ступени учитывается величина толерантного диапазона на предыдущей стадии эксперимента. Исследования последующих лет подтвердили, что этот метод наиболее пригоден для изучения потенциальной соленостной толерантности организмов (Филиппов, 1995). В основе метода лежат факты, полученные на значительном экспериментальном материале на различных таксонах Metazoa и Protista. Этот метод дает надежные оценки потенциальной толерантности организмов и на настоящий момент является одним из лучших инструментов оценки последствия вселения организмов в новые условия. Главным его недостатком является значительное время (иногда до 2–3 мес), требующееся для завершения лабораторных экспериментов.

Методом ступенчатой акклимации были оценены летальные соленостные границы для 3 видов: *Ecrobia grimmi*, *Abra segmentum* и *Cerastoderma glaucum*.

Вызывает сомнения полученная А.А. Филипповым для *E. grimmi* верхняя соленостная граница 100–110 г/л (табл. 1). Нами проводились исследования соленостной толерантности беломорской *E. ventrosa* (неопубликованные данные), близкого к *E. grimmi* вида. Согласно недавно опубликованному исследованию, эти виды разошлись около 2.7 млн лет назад (Vandendorpe et al., 2019). По нашим данным, потенциальный толерантный диапазон *E. ventrosa* составил 2–62‰, но при солености среды выше 62‰ моллюски закрывают оперкулюм и в таком состоянии способны выживать до трех недель. На сходный с *E. ventrosa* потенциальный толерантный диапазон указывает гораздо более низкая соленость исчезновения этого вида в Большом Арале (табл. 1). Интересен и другой факт – способность *E. ventrosa* существовать в очень распресненной воде (2‰). В условиях Белого моря представители этого вида в ходе конкуренции с *Peringia ulvae* оттесняются в более опреснённые местообитания (Бергер, Горбушин, 2001). Если соленостные реакции *E. grimmi* и *E. ventrosa* сходны, то можно предположить, что при дальнейшем распреснении Малого Арала этот вид здесь не исчезнет, так как по краям моря из-за испарения воды останутся сколько-нибудь соленые места.

Оценка потенциальной соленостной границы для *Abra segmentum* в 80–85‰ (Филиппов, 1994) практически совпала с соленостью, при которой этот вид исчез из фауны Большого Арала.

Ступенчатую акклимацию *Cerastoderma glaucum* проводили как Андреев и Андреева (1990), так и Филиппов (1995а). В первом случае было показано, что моллюски могут выживать при не менее чем 52.5‰ (выживаемость в более высоких соленостях не тестировалась). Во втором случае в экспериментах моллюски начинали гибнуть при 80–90‰. В действительности этот вид исчез из Большого Арала при солености, немного превышающей 60‰. Несовпадение результатов экспериментов и выживания *C. glaucum* в Арале может быть связано с тем, что моллюск потерял способность размножаться при меньшей солености среды, подобно тому, как было показано для *Dreissena* spp. и *Adacna* spp.

Метод оценки потенциальной толерантности на основе **исследования солеустойчивости изолированных тканей** применим только для многоклеточных животных, находящихся на тканевом уровне организации. Исследователями изучалась соленостная устойчивость жаберных препаратов, согласно методу, разработанному Ярославцевой (1976).

Оценка летальных соленостных границ по жаберным препаратам была выполнена для *Dreissena polymorpha aralensis*, *D. caspia*, *Cerastoderma glaucum* и *Abra segmentum* (табл. 1). Во всех случаях полу-

ченные этим методом границы были меньше, чем полученные методами физиологической адаптации и ступенчатой акклимации. Как видно из таблицы, достигнутые на изолированном эпителии соленостные границы зависят от того, при какой солености жили организмы. Впоследствии было показано в экспериментах на беломорских моллюсках и аральской *A. segmentum*, что границы клеточной устойчивости во всех случаях были линейно связаны с условиями акклимации (Филиппов, Филиппова, 2006). Кроме того, характер этой зависимости существенно отличался от такового, выявленного для интактных организмов. Очевидно, что показатели клеточной активности, по крайне мере в том виде, в каком они определялись в ходе обсуждаемых здесь экспериментов, не могут быть использованы для корректной оценки возможностей адаптации на уровне организма (Филиппов, Филиппова, 2006).

В Сырдарье живут 9 видов двухстворчатых моллюсков, относящихся к четырем семействам и двум отрядам (Baymurodov, 2015), и 19 брюхоногих гребнежаберных моллюсков из трех семейств (Андреева и др., 2016), которые, однако, практически не встречаются в Аральском море даже при невысокой солености воды. Причиной этого является, с одной стороны, история регрессий и трансгрессий самого Аральского моря, а, с другой стороны, – рапический фактор действия солей. Понятие рапического фактора попало в настоящее время в учебники по гидробиологии благодаря усилиям румынского исследователя Поры, который обратил внимание, что определенные соотношения ионов в солоноватой воде могут резко обеднять фауну (Pora, 1969). В частности, им было показано, что Черное море, при тех же соленостях, что и Балтийское море, более бедно в отношении видового состава из-за нарушения определенных соотношений ионов.

Все соли, растворенные в воде современного Аральского моря, имеют речное происхождение. Они появились в результате испарения речной воды, о чем свидетельствует химический состав солевых отложений. Этот состав значительно отличается от химического состава вод океана и Каспия. Ранее, на примере ракушковых и жаброногих ракообразных было показано, что барьер критической солености (5–8‰) в континентальных водах смещен в большую сторону, нежели таковой для океана (Аладин, 1983, 1988, 1989). Недавно подобный результат был получен для инфузорий (Smurov et al., 2017). Это явление связано с изменением пропорций натрия и хлора. Однако и при низких значениях солености, не сильно отличающихся от значений солености пресной воды, соотношения ионов нарушены. Прежде всего это касается двухвалентных ионов, и эти соотношения для пресноводных организмов неблагоприятны.

При этом минерализация вод Сырдарьи в 1981–1985 гг., по сравнению с периодом 1911–1960 гг., увеличилась в 3.4 раза. Рост минерализации речных вод сопровождался резким изменением их ионного состава. Так, относительное содержание карбонатов в воде Сырдарьи снизилось в 4 раза. Относительное уменьшение карбонатов в речном стоке было компенсировано увеличением абсолютного и относительного содержания хлоридов и значительным возрастанием абсолютного и относительного содержания сульфатов (Андреева, Андреев, 2003). Соответственно, это привело к изменению соотношений ионов в приустьевых участках моря.

В настоящее время факт негативного действия низко минерализованных вод Аральского моря на различных животных почти не изучен. Однако даже в очень опресненных водах Арала мы редко встретим Valvatidae, Unionidae и Lymneidae, которые населяют прилегающие к Аралу водоемы.

СОВРЕМЕННАЯ РЕГРЕССИЯ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Главной причиной изменений в фауне моллюсков Аральского моря, произошедших с начала 1960-х гг., является его современная антропогенная регрессия (рис. 1*B*, 1*C*), в результате которой произошло изменение гидрологического режима водоема и солености воды.

На протяжении нескольких веков состояние Аральского моря оставалось условно стабильным. С 1961 г., главным образом из-за начавшегося увеличения безвозвратного изъятия стока рек, в первую очередь на орошение, а также наступившего периода естественного маловодья, речной сток стал сокращаться, что стало причиной регрессии. Уровень Арала начал снижаться, а соленость начала расти (Бортник, Чистяева, 1990). В течение 1961–1970 гг. высыхание Арала и сопровождавший его рост солености шли медленно, и к 1971 г. средняя соленость повысилась незначительно – только на 1.5‰, т.е. до 11.5‰. Аральское море все еще оставалось солоноватоводным.

В рассматриваемый период произошло быстрое снижение суммарной численности и биомассы всех видов и подвидов обитавших в Арале солоноватоводных двустворчатых моллюсков рода *Dreissena*. С 1963 г. эти показатели сократились к 1970 г. примерно в 10 раз. Снизилась и встречаемость (рис. 6) дрейссен (Плотников, 2016). К сожалению, из-за отсутствия данных по отдельным их формам осталось неизвестным, в какой степени это коснулось каждой из них. Повышение солености и сокращение площади опресненных зон перед дельтами рек должны были в первую очередь сказаться на менее резистентной к солености

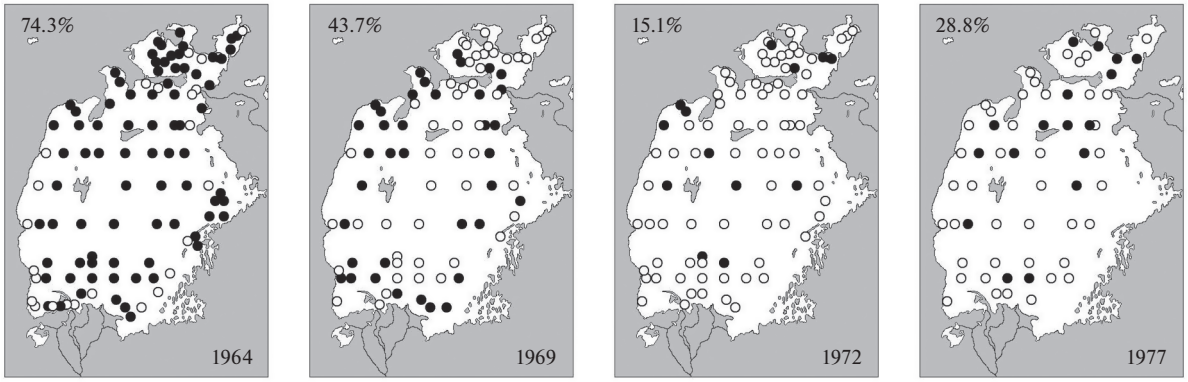

Рис. 6. Распространение *Dreissena* spp. (Обозначения как на рис. 2).

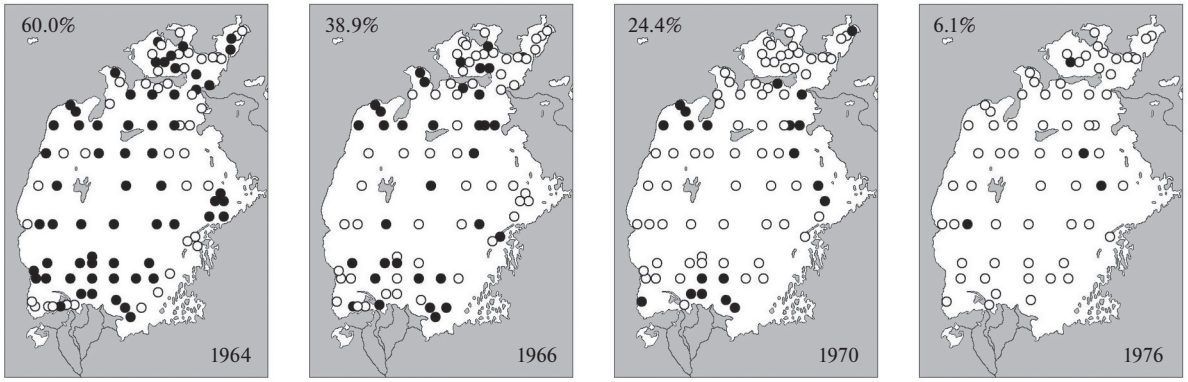

Рис. 7. Распространение *Adacna* spp. (Обозначения как на рис. 2).

D. polymorpha aralensis, но вряд ли так существенно повлияли на более резистентные к солености (Деньгина, 1959; Андреева, 1989) *D. p. obtusecarinata* и *D. caspia pallasi*.

Аналогичная ситуация наблюдалась и с двустворчатыми моллюсками рода *Adacna*, представленными в Арале тремя формами. Их суммарные численность и биомасса быстро уменьшились (Андреева, Андреев, 1987; Андреева, 1989) с 1963 г. к 1970 г. также на порядок. Снизилась и их встречаемость (рис. 7). Как и в случае с *Dreissena*, остается неизвестным, в какой степени это затронуло каждый из видов и подвидов этих двустворок (Плотников, 2016).

Сокращение численности *Dreissena* spp. и *Adacna* spp. в зообентосе Арала нашло свое отражение в снижении общей численности личинок двустворчатых моллюсков в планктоне, которое наблюдалось в 1967–1969 гг. (Андреева, 1989), т.е. до того, как вселенная *Abra segmentum* распространилась по всему морю.

В Аральском море двустворчатые моллюски *Cerastoderma* sp. A, ранее считавшийся *C. rhomboides*, и *C. glaucum* исходно были малочисленными по сравнению с *Dreissena* spp. и *Adacna* spp. Эти два вида рода *Cerastoderma* имели различные соленостные оптимумы и встречались в разных районах моря. Основную часть акватории Арала населяла *Cerastoderma* sp. A. Распространение *C. glaucum* было ограничено осолоненными районами моря (култуки Акпеткинского архипелага и заливы восточного побережья Большого моря). С продвижением в эти осолоненные районы и по мере роста солености численность *Cerastoderma* снижалась вплоть до исчезновения этих моллюсков, но при дальнейшем увеличении солености в этом градиенте вновь появлялась *Cerastoderma*. Ее численность росла, достигая своего максимума при 24–28‰. Таким образом, первый вид сменялся вторым (Деньгина, 1959; Старобогатов, 1974; Андреева, 1989). В 1964–1970 гг. рост солености моря вызвал только сокращение ареала *Cerastoderma* sp. A (рис. 8), но не привел к выпадению этого вида из состава фауны (Андреева, 1989).

После 1965 г. произошло резкое и быстрое сокращение к 1967 г. численности и биомассы брюхоногого моллюска *Theodoxus pallasi*, снизилась и его встречаемость (рис. 5) (Плотников, 2016).

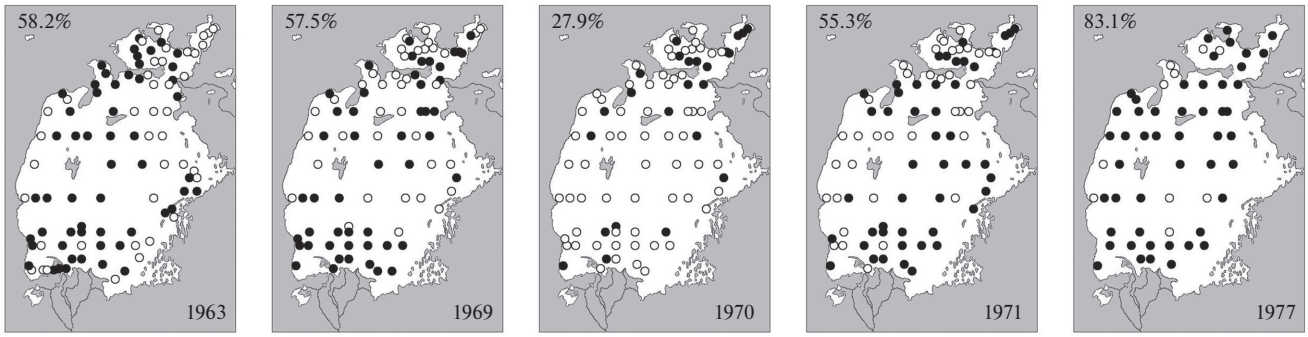

Рис. 8. Распространение *Cerastoderma* spp. (Обозначения как на рис. 2).

В 1970-е гг. началось резкое сокращение стока Амударьи и Сырдарьи, уже существующий дефицит водного баланса Аральского моря увеличивается, ускоряя процесс его высыхания и осолонения. Усиливается влияние непрекращающегося роста солености его вод на фауну Арала. С достижением до 12–13‰ – верхней границы первой барьерной солености – и последующим переходом через нее Аральское море перестало быть солоноватоводным водоемом.

На 1971–1976 гг. приходится первый кризисный период, и начинается сокращение видового разнообразия (Плотников и др., 1991). Дальнейший рост солености в этот кризисный период поразному повлиял на обитавшие в Аральском море виды и подвиды двустворчатых моллюсков рода *Dreissena*. С одной стороны, этот период был неблагоприятным уже не только для *Dreissena polymorpha aralensis*, но становится таковым и для *D. p. obtusecarinata*, и численность этого вида тоже снижается. Оба моллюска выпадают из фауны в 1978–1979 гг. С другой стороны, благодаря угнетению и последующему исчезновению этих двух видов, создались условия для повышения численности более галофильной *D. caspia pallasi*, выдерживающей соленость до 17–20‰ (Деньгина, 1959; Андреева, 1989). В результате вышеупомянутых процессов, а также из-за снижения численности других двустворчатых моллюсков, в 1974–1976 гг. наблюдались некоторая стабилизация общего ареала и даже рост суммарной численности дрейссен (Плотников, 2016).

Численность обитавших в море двустворчатых моллюсков рода *Adacna*, уже уменьшившаяся в 1960-е гг., продолжила свое снижение под влиянием увеличивающейся солености (Андреева, Андреев, 1987; Андреева, 1989), сокращался и их ареал (рис. 7). Все 3 подвида этих моллюсков – *Adacna vitrea bergi*, *A. minima minima* и *A. m. sidorovi* – окончательно выпали из фауны Арала в 1978–1979 гг. (Андреев, Андреева, 1981; Андреева, 1989).

Продолжавшийся рост солености Аральского моря способствовал дальнейшему сокращению ареала и снижению численности двустворчатого моллюска *Cerastoderma* sp. A, начавшимся в 1960-е гг., и, наоборот, был благоприятным для *C. glaucum*. С 1971 г., благодаря продолжающемуся росту солености, более галотолерантный *C. glaucum* начинает активно расселяться из осолоненных районов на востоке Арала по всей акватории моря, быстро увеличивая свою численность (рис. 8). С 1978 г., когда соленость достигла 15‰, *Cerastoderma* sp. A в Арале уже не встречается, а *C. glaucum* не только занимает ее место, но даже становится видом более многочисленным, чем его предшественник (Андреева, Андреев, 1987; Андреева, 1989).

Повышение солености выше 12–14‰ также благоприятствовало и недавно вселенному эвригалинному двустворчатому моллюску *Abra segmentum*, расселение которого по всему Аральскому морю в основном завершилось к 1976 г. Рост солености благоприятствовал также галофильному брюхоногому моллюску *Ecrobia grimmi*, и его численность увеличивалась (Андреева, 1989).

После первого кризиса в малакофауне Арала сохранялись только *Dreissena caspia pallasi*, *Cerastoderma glaucum*, *Abra segmentum*, *Ecrobia grimmi* и *Theodoxus pallasi* (Плотников, 2016).

При продолжавшемся росте солености первый кризисный период сменился периодом относительной стабилизации. Следует отметить, что эта стабилизация не означала абсолютной неизменности фауны моллюсков Арала: в 1980-х гг. исчезли последний сохранившийся и наиболее солеустойчивый вид дрейссен – *Dreissena caspia pallasi* и брюхоногий моллюск *Theodoxus pallasi* (рис. 1*B*) (Андреева, 1989; Андреева, Андреев, 2003; Плотников, 2016).

К 1987 г. соленость Аральского моря повысилась до 27‰, что соответствует нижней границе второй барьерной солености (27–32‰) (Plotnikov, Aladin, 2011). Перейдя ее, фауна моллюсков этого водоема в конце 1980-х гг. вступила во второй кризисный период (Плотников и др., 1991),

во время которого вновь произошло быстрое сокращение ее видового разнообразия.

К концу 1980-х гг., в результате продолжавшегося снижения уровня Аральского моря и пересыхания проливов между Малым и Большим Аралом, они превратились в два остаточных водоема с разным гидрологическим режимом (рис. 1*B*). Т.к. сток Сырдарьи в Малый Арал превышал испарение с его поверхности, падение уровня воды прекратилось и его состояние стабилизировалось, а избыток воды стал перетекать в Большой Арал. Испарение с поверхности Большого Арала превышало сток Амударьи и поступление воды из Малого Арала, и водоем продолжил высыхать и осолоняться (Аладин, Плотников, 1995). С этого времени все изменения в Малом и Большом Арале протекают разнонаправлено.

В 1992 г. для того чтобы удержать стекающую в Большой Арал воду, а также поднять уровень Малого Арала и снизить его соленость, бывший пролив Берга был перекрыт дамбой. В 2004–2005 гг. на замену ей была построена новая капитальная Кокаральская плотина. Это создало все условия не только для сохранения Малого Арала, но и для восстановления его биологического разнообразия (Плотников, 2016). К настоящему времени эта часть Арала вновь стала солоноватоводной.

Уровень Малого Аральского моря после зарегулирования плотиной в проливе Берга повысился и стабилизировался. Соленость вод этого остаточного водоема, благодаря его положительному водному балансу и сезонной проточности (в зимне-весеннее время), постепенно снизилась, и к настоящему времени средний показатель стал даже ниже, чем до начала современной регрессии и вызванного ею осолонения. При этом, если вблизи устья Сырдарьи, благодаря опреснению речным стоком, соленость снижена, то в заливах Большой Сарычеганак и Бутакова она все еще выше, чем на основной акватории Малого Арала.

Сейчас наиболее многочисленным видом среди моллюсков является *Abra segmentum*, которая относится и к видам-доминантам зообентоса. По сравнению с первой половиной 1990-х гг. (Филиппов, 1995а) численность всех моллюсков сократилась значительно. В случае *Cerastoderma glaucum* и *Ecrobia grimmi* это можно объяснить неблагоприятным для этих моллюсков снижением солености (Plotnikov et al., 2016). Другой причиной сокращения численности моллюсков, в первую очередь *A. segmentum*, стало возвращение в Малый Арал генеративно-пресноводных видов рыб, в большинстве своем бентофагов, исходно составлявших основу его ихтиофауны и исчезнувших в конце 1970-х гг. из-за осолонения моря (Ermakhanov et al., 2012).

Снижение средней солености Малого Арала и образование обширной опресненной зоны перед дельтой Сырдарьи сделало возможной естественную реинтродукцию многих видов беспозвоночных, в том числе и моллюсков, выпавших из фауны Аральского моря при его осолонении, но обитающих в рефугиумах – Сырдарье и пойменных озерах ее низовий (Гришаева, 2010). Из числа моллюсков это *Dreissena polymorpha aralensis* и *Theodoxus pallasi*. К 2000-м годам *T. pallasi* вновь появился в Малом Арале. В настоящее время сюда вернулась и *D. polymorpha aralensis* (рис. 1*C*). Однако распространение этих моллюсков ограничено приустьевой опресненной зоной, и встречаются они здесь редко (Krupa et al., 2019; Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016).

После отделения Большого Аральского моря рост его солености продолжился и ускорился, и в конце 1990-х гг. эта обособившаяся часть Арала превратилась в гипергалинный водоем, что вызвало резкое сокращение биоразнообразия. Полностью исчезают последние сохранившиеся 3 вида моллюсков (рис. 1*C*). К 2001 г. из фауны выпадает двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum*, а с 2004 г. больше не встречается *Abra segmentum*. В 2000-х гг. брюхоногий моллюск *Ecrobia grimmi* в Большом Арале уже не встречался (Аладин, Плотников, 2008; Завьялов и др., 2012; Плотников, 2013), он исчез во 2-й половине 1990-х гг., но, когда конкретно это произошло, остается неизвестным.

БУДУЩЕЕ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Моллюски в настоящее время населяют из всех остаточных водоемов Арала только Малое море. Будущее его малакофауны будет определяться в первую очередь тем, как далее изменится соленость воды.

При существующем сейчас гидрологическом режиме Малого Арала его соленость, благодаря сезонной проточности, может продолжать снижение до тех пор, пока не установится равновесие между поступлением солей с речным стоком и их выносом с водой, уходящей через Кокаральскую плотину. Какой в итоге станет соленость, будет зависеть от объемов достигающего моря стока Сырдарьи.

Дальнейшее снижение солености Малого Арала может вызвать новые изменения в составе фауны моллюсков – исчезнут те их виды, которые будут неспособны выжить в новых условиях. Сильное распреснение моря негативно отразится на морских видах и выходцах из осолоненных водоемов аридной зоны, которым осолонение Арала благоприятствовало, а также на солоноватоводных видах, вплоть до того, что приведет к их выпадению из фауны. Распреснение основной акватории Малого Арала ниже 7‰ приведет к ис-

чезновению из нее аборигенного морского двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum*; при солености ниже 6‰ (Андреев, Андреева, 1990) из основной акватории моря могут исчезнуть брюхоногие моллюски *Ecrobia grimmi* – выходцы из осолоненных водоемов аридной зоны. Эти виды уже стали малочисленными и близки к исчезновению. Если соленость станет меньше 5‰, то может исчезнуть вселенец – морской двустворчатый моллюск *Abra segmentum*, все еще входящий в число доминирующих видов (Plotnikov et al., 2016) донной фауны Малого моря. Но это не должно затронуть обособленные заливы Бутакова и Большой Сарычеганак, где соленость из-за ограниченного водообмена с основной частью Малого Арала повышена. Моллюски, сохранившись в этих заливах, не выпадут из фауны моря.

Существует возможность дальнейшего увеличения объема и площади Малого Аральского моря за счет той воды, которая сейчас сбрасывается через Кокаральскую плотину в бывшем проливе Берга.

Если будет реализован проект, предполагающий создание в горле залива Большой Сарычеганак плотины с водосбросом в основную акваторию Малого Арала и прокладку канала от гидроузла Аклак на Сырдарье для перенаправления части стока в этот залив, то Малое море станет каскадом из двух водоемов, которые будут различаться гидрологическим и соленостным режимом. На месте обводненного залива сформируется проточный слабоминерализованный водоем, а основная часть Малого моря останется солоноватоводной. В заливе Большой Сарыченагак, вода которого в возможном будущем времени будет иметь очень низкую соленость, за счет гидробионтов из Сырдарьи сформируется фауна пресноводного типа, которая сменит существующую. Обитающие сейчас здесь *Cerstoderma glaucum*, *Abra segmentum* и *Ecrobia grimmi* не сохранятся, но в залив проникнут *Dreissena polymorpha aralensis* и *Theodoxus pallasi*.

Если будет реализован альтернативный проект, предполагающий только реконструкцию плотины в проливе Берга с увеличением ее высоты, то повысится уровень и увеличится площадь всего Малого Арала. В этом случае все Малое море будет солоноватоводным с соленостью не ниже современной и с опресненной зоной перед дельтой Сырдарьи.

Реализация любого из этих двух вариантов позволит предотвратить дальнейшее распреснение Малого Арала (и даже несколько повысить его соленость по сравнению с современной) и новые изменения его фауны.

Представляется целесообразным вселить в Малый Арал из Каспия вымерших при осолонении моря солоноватоводных моллюсков *Adacna minima* и *A. vitrea*, которые могут служить хорошей пищей для населяющих в настоящее время водоем бентосоядных рыб.

ПРЕДЫДУЩИЕ РЕГРЕССИИ АРАЛА

История Аральского моря – это история его неоднократных регрессий и трансгрессий, происходивших на протяжении всего времени его существования. На уровень и, соответственно, соленость Арала влияли только природные факторы, определявшие объем стока рек Амударьи и Сырдарьи, который достигал этого бессточного озера. Во-первых, объем стока зависел климата, более сухого или более влажного в области формирования этих рек (Памир и Тянь-Шань). Во-вторых, если воды Сырдарьи всегда текли в Арал, то Амударья могла поворачивать в Сарыкамыш и далее по своему древнему руслу – Узбою – в Каспий (как это было в плиоцене) и даже могла течь одновременно в оба водоема. И только в античное время к этим двум природным факторам добавился антропогенный – появление и развитие орошаемого земледелия в бассейне Аральского моря. В древнем Хорезме люди могли направить реку не в Арал, а в Каспий, или наоборот. Контроль над Амударьей можно было поддерживать только в периоды относительной социальной стабильности. Социальные потрясения и войны в регионе могли привести при разрушении защитных дамб и оросительных систем к утрате контроля над рекой, и тогда она по воле случая поворачивала в том или ином направлении (Аладин, Плотников, 1995). Недостаток объемов стока впадающих в Арал рек приводил к регрессии моря. С падением уровня единое тело водоема распадалось на отдельные, заполненные высокоминерализованной водой, озера, а в местах впадения рек – на опресненные мелководья – плавни (Свиточ, 2009).

Так как регрессии Аральского моря сопровождались повышением солености, а сменявшие их трансгрессии – ее снижением, то это отражалось на фауне. Ее изменения возможно проследить по остаткам таких гидробионтов, как моллюски, обладающие хорошо сохраняющимися в донных отложениях раковинами. Если известен диапазон соленостей, в котором может существовать конкретный вид, то можно примерно определить, какая была соленость в то время, когда жила данная особь. Если при этом можно установить и возраст этих остатков, то возможна привязка изменений солености к временно́й шкале.

В начале своей истории последнее Аральское море, по-видимому, первоначально наполнялось ледниковой талой водой и, соответственно, было малосоленым. Об этом свидетельствуют как характер осадконакопления, так и состав фауны остракод (Burr et al., 2019). В период 15.3–13.8 тыс.

лет назад характер осадконакопления в Арале изменился и в озерном бентосе стали доминировать солелюбивый вид остракод *Cyprideis torosa* и фораминиферы *Retroelphidium littorale* и *Ammonia beccarii*. Этот период можно отнести к морской стадии развития Арала (Burr et al., 2019).

К началу голоцена озеро перешло в озерно-солончаковую стадию, которая характеризуется тем, что в понижениях рельефа существовали озера разной степени засоления, которые при пересыхании превращались в солончаки. Для осадков этого времени характерны наличие гипса и раковин ультраэвригалинных и пресноводных моллюсков (Свиточ, 2009). Эта стадия закончилась в момент вселения в Аральское море *C. glaucum* около 5000 лет назад. Следующую стадию развития Арала предложено называть морской (Свиточ, 2009). Этот этап начался с трансгрессии Аральского моря. В период 4.9–3.6 тыс. лет назад уровень моря достигал отметок 56–57 м над уровнем океана. В отложениях были встречены пресноводные виды моллюсков *Limnaea auricularia*, *Planorbis sieversi*, солоноватоводные *Dreissena polymorpha obtusicarinata* и *D. caspia pallasi*, а также морские *Cerastoderma glaucum*.

Следующая трансгрессия Арала пришлась на период 3.0–1.6 тыс. лет назад (Хрусталев и др., 1977; Маев и др., 1983). В это время уровень моря достигал отметки 54.5 м, а соленость составляла 8–9‰. Для фауны моллюсков этого времени характерно обилие каспийских видов *Adana minima* и *Theodoxus pallasi* (Свиточ, 2009).

Последние 2000 лет истории озера изучены гораздо лучше предшествуюших периодов его существования. Еще до современной антропогенной регрессии Арал пережил две регрессии, которые можно сравнить с антропогенной по масштабам (уровень моря опускался до отметки +29 м абс.) и которые сменялись трансгрессиями. Датировка регрессий основывается на геолого-геоморфологических, археологических данных и на результатах исследования фоссилизированных остатков гидробионтов в донных отложениях. Первая датируется примерно временем I век до н.э.–IV век до н.э. Вторая, средневековая, регрессия, пришедшаяся на XII–XV века, датируется точнее, и о ней имеются документальные свидетельства ее современников (Krivonogov et al., 2010, 2014).

Филипповым и Риделем (Filippov, Riedel, 2009) были проанализированы изменения в фауне моллюсков по их распределению и встречаемости во взятых со дна Арала колонках донных отложений, охватывающих последнюю тысячу лет.

Наиболее постоянным элементом в этих отложениях является широко эвригалинная *Ecrobia grimmi*. В нижних частях колонок донных отложений присутствуют раковины солоноватоводного брюхоногого моллюска *Turricaspia spica*, на основании чего авторами было высказано предположение, что этот вид обитал в Арале до середины XIV века. По мнению Филиппова и Риделя (Filippov, Riedel, 2009), эти раковины были не переотложены из обнажений древних пород, а принадлежат реально жившим в это время в Арале моллюскам. Эти раковины присутствуют в кернах, начиная с самых древних слоев и до слоя, соответствующего, по их датировке, ~1300–1350 гг. По мнению этих авторов, можно сделать вывод о вымирании *T. spica* из-за сильного снижения солености до почти пресноводных условий в ~1250–1400 гг. после направления всего стока Амударьи в Арал и увеличения водности Сырдарьи. Тогда же из-за низкой солености, как они полагают, исчез и двустворчатый моллюск *Adacna minima*. Эти авторы считают, что в дальнейшем, около 1350–1400 гг. по их датировке, соленость вновь начала расти в результате снижения притока пресной воды, продолжавшегося до 1500–1550 гг. Об этом свидетельствует распространение предпочитающих более высокую соленость моллюсков *E. grimmi* и *Ceractoderma glaucum* при снижении численности *Dreissena* spp., предпочитающей пониженную соленость. По мнению этих авторов, около 1500 г. в Арале вновь появляется *A. minima*, возможно, вселившаяся при участии человека (Filippov, Riedel, 2009). Следует отметить, что есть сильные сомнения в правильности данных датировок (Krivonogov et al., 2014).

О ПРИЧИНАХ БЕДНОСТИ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Вопрос о причинах бедности фауны Арала одним из первых был озвучен Бергом (1908). Им было указано, что причина бедности заключается не в физических условиях современного бассейна водоема. Он заметил, что из общего состава арало-каспийской фауны в озере сохранились “только такие элементы, которые могли вынести совершенное опреснение”. Эта его цитата относится не только к моллюскам, а ко всей фауне Аральского моря. Таким образом, причину бедности видового разнообразия моллюсков надо искать в причине бедности всей фауны Арала.

Главной такой причиной, на наш взгляд, следует считать небольшой возраст моря, который едва превышает 17 тысяч лет. Этого времени оказалось недостаточно, чтобы сформировать свою эндемичную фауну (Плотников, 2016). Известно, что в Каспийском море, которое несколько миллионов лет назад потеряло связь с океаном, существует многочисленная собственная эндемичная фауна (Богуцкая и др., 2013). Регрессии и трансгрессии Каспия, по-видимому, привели к ускорению процесса эволюции моллюсков. Ранее на примере *Cerastoderma glaucum* и *Abra segmentum* было показано значительное возрастание морфо-

логической изменчивости в процессе регрессии Арала, которое в перспективе может привести к появлению новых видов (Андреева, Андреев, 2003).

Вновь образованное озеро должно было, в первую очередь, заселиться моллюсками из близлежащих водоемов. В первую очередь *Dreissena* spp., *Theodoxus pallasi* и *Ecrobia grimmi*. Эти виды могли как исчезать в море во время регрессий, так и сохраняться в остаточных водоемах с подходящей для них соленостью. Недавнее вселение в море после вымирания *D. polymorpha aralensis* и *T. pallasi* показывает, что препятствий для пополнения фауны моллюсков из соседних водоемов не существует и в настоящее время.

Мы предполагаем, что в пополнении фауны новыми видами большую роль играл перенос молоди моллюсков птицами. Вероятно, это верно для моллюсков семейства Cardiidae – *Ecrobia grimmi* и *Turricaspia spica*. В Арал смогли проникнуть только наиболее эврибионтные виды моллюсков. Можно предположить, что, если бы соленость Арала стабилизировалась на длительное время, число видов-вселенцев из Каспия было бы значительно больше. Однако долговременные изменения солености воды, по своему размаху превышающие таковые в Каспийском море, стали причиной плохой представленности каспийских видов в фауне моллюсков Арала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке ФБГУН Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), тема государственного задания на 2019–2021 гг. АААА-А19-119020690091-0 “Исследования биологического разнообразия и механизмов воздействия антропогенных и естественных факторов на структурно-функциональную организацию экосистем континентальных водоемов. Систематизация биоразнообразия соленых озер и неполносоленых внутренних морей в зоне критической солености, изучение роли солоноватоводных видов в экосистемах”.

Авторы выражают благодарность анонимному рецензенту за подробный отзыв и замечания, а также ведущему научному сотруднику ЗИН РАН П.В. Кияшко за советы при подготовке рукописи статьи, за предоставленные фотографии и рисунки моллюсков, а также помощь при их фотографировании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аладин Н.В., 1983. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоологический журнал. Т. 62. № 5. С. 689–694.

Аладин Н.В., 1988. Концепция относительности и множественности зон барьерных солеността // Журнал общей биологии. Т. 49. № 6. С. 825–833.

Аладин Н.В., 1989. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11‰ и аральской воды соленостью 8–13‰ // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 12–21.

Аладин Н.В., 1991. Танатоценозы исчезающих и отчленяющихся заливов Аральского моря // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 237. С. 60–63.

Аладин Н.В., Плотников И.С., 1995. Изменения уровня Аральского моря: палеолимнологические и археологические доказательства // // Труды Зоологического института РАН. Т. 262. С. 17–46.

Аладин Н.В., Плотников И.С., 2008. Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего Аральского моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 312. № 1/2. С. 145–154.

Андреев Н.И., 1999. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд. ОмГУ. 455 с.

Андреев Н.И., Андреева С.И., 1981. Некоторые закономерности изменения фауны беспозвоночных Аральского моря // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Тезисы докладов XVII научной конференции (г. Балхаш, 22–26 сентября 1981 г.). Фрунзе: Илим. С. 219–220.

Андреев Н.И., Андреева С.И., 1990. Соленостная резистентность некоторых массовых беспозвоночных Аральского моря // Труды Зоол. института АН СССР. Т. 223. С. 85–104.

Андреева С.И., 1978. Зообентос Аральского моря // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Материалы XVI конференции. Фрунзе: Илим. С. 13–14.

Андреева С.И., 1989. Макрозообентос Аральского моря в начальный период его осолонения // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 199. С. 53–82.

Андреева С.И., 2000. Современные *Cerastoderma* (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря: Систематика, изменчивость, эволюция. Омск: ОГПУ. 240 с.

Андреева С.И., Андреев Н.И., 1987. Донные биоценозы Аральского моря при изменении его режима // Гидробиологический журнал. Т. 23. № 5. С. 81–86.

Андреева С.И., Андреев Н.И., 2003. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: ОГПУ. 382 с.

Андреева С.И., Андреев Н.И., Гребенников М.Е., 2016. К фауне гребнежаберных моллюсков Северного Приаралья // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 7–16.

Андреева С.И., Андреев Н.И., Михайлов Р.А., 2020. Находки моллюсков рода *Caspiohydrobia* Starobogatov 1970 (Gastropoda, Hydrobiidae) в соленых реках Прикаспийской низменности // Зоологический журнал. Т. 99. № 3. С. 253–260.

Бекмурзаев Б., 1970. Распространение, выживание и дыхание некоторых беспозвоночных юга Арала в воде различной солености // Труды ВНИРО. Т. 76. Вып. 3. С. 185–191.

Бекмурзаев Б., 1971. Донные беспозвоночные прибрежной части юга Арала и влияние на них среды обитания. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.

Берг Л.С., 1908. Аральское море. Опыт физико-химической монографии // Известия Туркестанского отд. Русского географического общества. Т. 5. Вып. 9. 580 с.

Бергер В.Я., Горбушин А.М., 2001. Толерантность и резистентность брюхоногих моллюсков *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* из Белого моря к абиотическим факторам среды // Биология моря. Т. 27. № 5. С. 357–362.

Бирштейн Я.А., Винградов Л.Г., Кондаков Н.Н., Кун М.С., Астахова Т.В., Романова Н.Н. (ред.), 1968. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. 416 с.

Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И., 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.– М.: Товарищество научных изданий КМК. 543 с.

Бортник В.И., Чистяева С.П. (ред.), 1990. Аральское море. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 7. Л.: Гидрометеоиздат. 196 с.

Гришаева О.В., 2010. Современное состояние макрозообентоса Малого Аральского моря и водоемов нижнего течения реки Сырдарья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алматы: Институт зоологии КН МОН РК. 41 с.

Деньгина Р.С., 1959. Бентос архипелага Карабайли Аральского моря // Труды лаборатории озероведения АН СССР. Т. 8. С. 23–83.

Завьялов П.О. Гинзбург А.И., Сапожников Ф.В. и др., 2004. Комплексные экспедиционные исследования в западной части Аральского моря в 2003 г. // Океанология. Т. 44. № 1. С. 632–635.

Завьялов П.О., Арашкевич А.Г., Бастида И. и др., 2012. Большое Аральское море в начале XXI века: физика, биология, химия. М.: Наука. 229 с.

Жадин В.И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.–Л.: Изд-во акад. наук СССР. 376 с.

Карпевич А.Ф., 1947. Предпосылки к акклиматизации новых форм в Аральском море // Доклады ВНИРО. № 6. С.13–17.

Карпевич А.Ф., 1953. Отношение двустворчатых моллюсков Северного Каспия и Арала к изменению солености среды. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 20 с.

Карпевич А.Ф., 1953а. Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока рек // Труды совещания ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 1. С. 124–150.

Карпевич А.Ф., 1958. Выживание, размножение и дыхание мизиды *Mesomysis kowalevskyi* (*Paramysis lacustris kowalevskyi* Czern.) в водах солоноватых водоемов СССР // Зоологический журнал. Т. 37. Вып. 8. С. 1121–1135.

Карпевич А.Ф., 1962. Влияние вод с увеличенным количеством Са на азовских моллюсков (материалы к акклиматизации *Syndesmia ovata* и *Corbulomya maeotica* в Аральском море) // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 12. С. 42–54.

Карпевич А.Ф., 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность. 432 с.

Кафанов А.И., 1980. К номенклатуре азово-черноморских Cardiidae (Bivalvia) // Зоологический журнал. Т. 59. Вып. 4. С. 623–626.

Кортунова Т.А., 1970. Некоторые данные по акклиматизированным морским беспозвоночным Аральского моря // Труды ВНИРО. Т. 76. Вып. 3. С. 178–184.

Кияшко П.В., 2013. Моллюски Каспийского моря // Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Том 1. Рыбы и моллюски. СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 298–425.

Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И., 1968. Тип моллюски, Mollusca // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. С. 308–385.

Маев Е.Г., Маева С.А., Николаев С.Д., 1983. Новые данные по голоценовой истории Аральского моря // Палеогеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. Т. 2. С. 119–133.

Мамедов Э.Д., Трофимов Г.Н., 1986. Голоценовые плювиальные озера Закаспия // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. № 55. М.: Наука. С. 102–107.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. (ред.), 1974. Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность. 272 с.

Невесская Л.А., 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология // Труды Палентологического института АН СССР. Т. 105. 391 с.

Плотников И.С., 2013. Изменение видового состава фауны свободноживущих беспозвоночных (Metazoa) Аральского моря // Пятьдесят лет концепции критической солености. Труды ЗИН РАН. Приложение № 3. С. 41–54.

Плотников И.С., 2016. Многолетние изменения фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря. СПб.: ЗИН РАН. 168 с.

Плотников И.С., Аладин Н.В., Филиппов А.А., 1991. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоологический журнал. Т. 70. № 4. С. 5–15.

Свиточ А.А., 2009. История последнего Аральского моря // Аридные экосистемы. Т. 15. № 2. С. 5–17.

Сидоров С.А., 1929. Моллюски Арала и его ближайших окрестностей // Русский гидробиологический журнал. Т. 8. № 1–3. С. 13–37.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., 1972. Класс двустворчатые моллюски // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные. Т. 3. Киев: Наукова думка. С. 178–250.

Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. М.: Наука. 372 с.

Старобогатов Я.И., 1974. Тип моллюски, Mollusca // Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность. С. 237–257.

Стуге Т.С., 2002. История исследования зоопланктона Аральского моря гидробиологами Казахстана // Tethys Aqua Zoological Research. V. 1. С. 137–142.

Федоров П.В., 1978. Плейстоцен Понто-Каспия. М.: Наука. 165 с.

Филиппов А.А., 1994. Макрозообентос прибрежных вод северной части Аральского моря в современных полигалинных условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН. 24 с.

Филиппов А.А., 1995. К вопросу о солеустойчивости донных организмов Аральского моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 262. Ч. 1. С. 65–102.

Филиппов А.А., 1995а. Макрозообентос прибрежных вод северной части Аральского моря в современных полигалинных условиях: численность, биомасса, пространственное распределение // Труды Зоологического института РАН. Т. 262. Ч. 1. С. 103–166.

Филиппов А.А., Филиппова Н.А., 2006. Зависимость соленостной толерантности от условий акклимации и определение потенциальной соленостной толерантности водных беспозвоночных // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 25–32.

Хлебович В.В., 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 136 с.

Хлебович В.В., Кондратенков А.П., 1971. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. С. 37–38.

Хрусталев Ю.П., Резников С.А., Туровский Д.С., 1977. Литология и геохимия донных осадков Аральского моря. Ростов-на-Дону: изд. Ростовского гос. ун-та. 134 с.

Хусаинова Н.З., 1958. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. Алма-Ата. 116 с.

Хусаинова Н.З., 1960. Култуки восточного побережья Аральского моря и их жизнь // Вестник АН Казахской ССР. № 6. С. 34–42.

Янина Т.А., 2009. Формирование и эволюция малакофауны каспийских бассейнов в раннем и среднем неоплейстоцене // Древнейшие миграции человека в Евразии. Новосибирск: Институт археологии и этнографии СО РАН. С. 207–214.

Янина Т.А., Свиточ А.А., Весселинг Ф.П., 2011. Биоразнообразие малакофауны Каспийского моря в голоцене // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. № 2. С. 38–48.

Ярославцева Л.М., 1976. Устойчивость к опреснению клеток некоторых моллюсков и влияние на нее тоничности солевого раствора // Биология моря. № 1. С. 36–40.

Baymurodov K.T., 2015. The development and extension of bivalves in the basin of the Amudarya and Syrdarya rivers // Научно-исследовательские публикации: природа, экология и народное хозяйство. Т. 1. № 7 (27). С. 35–42.

Boyden C.R., Russell P.J.C., 1972. Distribution and habitat range of brackish water cockle (*Cardium* (*Cerastoderma*) *glaucum*) in British Isles // The Journal of Animal Ecology. V. 41. P. 719–734.

Burr G.S., Krivonogov S.K., Gusskov S.A., Cruz R.J., 2019. A history of the modern Aral Sea (Central Asia) since the Late Pleistocene // Quaternary Science Reviews. V. 206. P. 141–149.

Ermakhanov Z.K., Plotnikov I.S., Aladin N.V., Micklin P., 2012. Changes in the Aral Sea ichthyofauna and fishery during the period of ecological crisis // Lakes and Reservoirs: Research and Management. № 17. P. 3–9.

Filippov A.A., 1998. On the Methods for Estimating the Salinity Tolerance of Water Invertebrates // Russian Journal of Ecology. V. 29. № 4. P. 253–257.

Filippov A., Riedel F., 2009. The late Holocene mollusc fauna of the Aral Sea and its biogeographical and ecological interpretation // Limnologica. V. 39. P. 67–85.

Haase M., Naser M.D., Wilke T., 2010. *Ecrobia grimmi* in brackish Lake Sawa, Iraq: indirect evidence for long-distance dispersal of hydrobiid gastropods (Caenogastropoda: Rissooidea) by birds // Journal of Molluscan Studies. V. 76. P. 101–105.

Hummel H., Wolowicz M., Bogaards R.H., 1994. Genetic variability and relationships for populations of *Cerastoderma edule* and of the *C. glaucum* complex // Netherlands Journal of Sea Research. V. 33. № 1. P. 81–89.

Keen A.M., 1969. Superfamily Cardiacea Lamarck, 1809 // Treatise on invertebrate paleontology, part № 6. Mollusca, Bivalvia. University of Kansas Press, Lawrence. P. 583–594.

Khlebovich V.V., Kondratenkov A.P., 1973. Stepwise acclimation – a method for estimating the potential eurychalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae* // Marine Biology. V. 18. P. 6–8.

Krivonogov S.K., Kuzmin Y.V., Burr G.S. et al., 2010. Environmental changes of the Aral Sea (Central Asia) in the Holocene: major trends // Radiocarbon. V. 52. № 2–3. P. 555–568.

Krivonogov, S.K., Burr, G.S., Kuzmin, Y.V. et al., 2014. The fluctuating Aral Sea: a multidisciplinary-based history of the last two thousand years // Gondwana Research. V. 26. P. 284–300.

Krupa E.G., Grishaeva O., 2019. Impact of water salinity on long-term dynamics and spatial distribution of benthic invertebrates in the Small Aral Sea // International Journal of Oceanography and Hydrobiology. V. 48. № 4. P. 355–367.

Krupa E.G., Grishaeva O.V., Balymbetov K.S., 2019. Structural variables of macrozoobenthos during stabilization and increase of the Small Aral Sea's level (1996–2008) // Journal of Fisheries Research. V. 3. I. 1. P. 1–6.

Mamedov A.V., 1997. The Late Pleistocene-Holocene history of the Caspian Sea // Quaternary International. V. 41. P. 161–166.

Neubauer T.A., S. van de Velde., Yanina T., Wesselingh F.P., 2018. A late Pleistocene gastropod fauna from the northern Caspian Sea with implications for Pontocaspian gastropod taxonomy // Zoo keys. V. 770. P. 43–103.

Plotnikov I.S., Aladin N.V., 2011. An overview of hybrid marine and lacustrine seas and saline lakes of the world // Lakes & Reservoirs: Research and Management. V. 16. P. 97–108.

Plotnikov I.S., Ermakhanov Z.K., Aladin N.V., Micklin P., 2016. Modern state of the Small (Northern) Aral Sea fauna // Lakes and Reservoirs: Research and Management. № 21. P. 315–328.

Pora E.A., 1969. L'importance du facteur rhopique (equilibre ionique) pour la vie aquatique // Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie. № 17. P. 970–986.

Rose K.D., 1972. A mollusc new to Lake Birket Qarun, Egypt // Nautilus. V. 85. № 4. P. 141–143.

Smurov A.O., Aladin N.V., Keyser D., 2017. The effect of marine and Aral Sea water on the salinity tolerance of three *Paramecium* species (Ciliophora) // Lakes and reservoirs: Research and Management. V. 22. № 3. P. 241–246.

Spencer J.E., Patchett P.J., 1997. Sr isotope evidence for a lacustrine origin for the upper Miocene to Pliocene Bouse Formation, lower Colorado River trough, and implications for timing of Colorado Plateau uplift // Geological Society of America Bulletin. V. 109. P. 767–778.

Tarnowska K., Verney A., Wolowicz M., Féral. J.P., Chenuil A., 2012. Survival of male and female *Cerastoderma glaucum* (Bivalvia) during aerial exposure // Vie et milieu – life and environment. V. 62. № 1. P. 23–28.

Toman M.J., Plotnikov I., Aladin N., Micklin P., Ermakhanov Z., 2015. Biodiversity, the present ecological state of the Aral Sea and its impact on future development // Acta Biologica Slovenica. V. 58. № 1. P. 45–59.

Vandendorpe J., Baak C., Stelbrink B., Delicada D., Wilk T., 2019. Historical faunal exchange between the Pontocaspian Basin and North America // Ecology and Evolution. V. 9. № 18. P. 10816–10827.

Wesselingh F.P., Neubauer T.A., Anistratenko V.V., Vinarski M.V., Yanina T. et al., 2019. Mollusc species from the Pontocaspian region – an expert opinion list // ZooKeys. V. 827. P. 31–124.

MOLLUSKS OF THE ARAL SEA

N. V. Aladin[1, *], I. S. Plotnikov[1], A. O. Smurov[1]

[1]Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, 199034 Russia

**e-mail: nikolai.aladin@zin.ru*

Based on literature data and studies carried out by the authors for more than 30 years, an analysis of the mollusk fauna of the Aral Sea is made. The paper considers and clarifies the species composition of mollusks that lived in the sea during the Holocene. The main reason for changes in the species composition of this group is shown to have been a decrease or increase in the salinity of the environment associated with changes in sea level. Long-term changes in the salinity of water, in our opinion, could have become the main reason for the poverty of the mollusk fauna of the Aral Sea. We assume that the transfer of juvenile mollusks by birds might have played important roles in the replenishment of the fauna with new species. This is probably true for mollusks of the family Cardiidae and *Ecrobia grimmi*. Another source of replenishment of the fauna of the Aral Sea must have been due to species inhabiting the rivers flowing into the Aral and the surrounding lakes. The article discusses in detail the process of faunal changes during the last regression of the sea. The availability of data on the salinity at which the mollusks became extinct makes possible a retrospective evaluation of the estimates of salinity boundaries for the existence of the same species obtained by different methods. The future of the fauna of the mollusks of the Aral Sea is considered in the implementation of different scenarios of sea rehabilitation.

Keywords: Aral Sea, mollusks, salinity, fauna

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 145–152

EPIBIOTIC PEDUNCULATE BARNACLES ON THE SWIMMING CRAB *MONOMIA HAANII* (DECAPODA, PORTUNIDAE) FROM THE NHA TRANG BAY, VIETNAM

© 2022 г. Le Thi Kieu Oanh[a, *], Nguyen Phuong Lien[a], Vo Thi Ha[a], Nguyen Thi Hai Thanh[a], Fedor Lishchenko[a, b]

[a] *Coastal Branch of the Vietnam–Russia Tropical Center, № 30, Nguyen Thien Thuat rd, Nha Trang, Khanh Hoa, Vietnam*

[b] *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

*****e-mail: filiusferro@gmail.com*

Received December 11, 2020
Revised March 11, 2021
Accepted March 13, 2021

The crab, *Monomia haanii* is a portunid species common in Vietnam. However, the symbiotic fauna of this crab is still not well known. The study on the infestation rate of epibiotic pedunculate barnacles on *M. haanii* was conducted in 2019. Individuals of *M. haanii*, including 428 males and 266 females, were randomly selected from the catches of fishing boats operating in the Nha Trang Bay. More than 50% crabs were infested by barnacles belonging to four species: *Octolasmis angulata*, *O. neptuni*, *O. warwicki*, and *Dianajonesia tridens*. Among these, *O. angulata* was the dominant species with the highest prevalence (49.6%) and a relatively high median intensity (6 barnacle individuals per host) of infestation. The infestation by barnacles did not differ significantly between male and female crabs, nor did it vary between ovigerous and non-ovigerous individuals. A strongly positive correlation between the infestation and host size was found. The infestation was not observed in crabs less than 40 mm in carapace width. Two species, *O. angulata* and *O. neptuni*, colonized only host branchial chambers, *O. warwicki* occupied exclusively external integuments, while *D. tridens* was found in both gill chambers and at the margin of the crab carapace. In host branchial chambers, barnacles were the most abundant on gills, especially on gill number 4. The crab's exoskeleton was inhabited only by *O. warwicki*. This species preferred to settle on the carapace rather than on the appendages.

Ключевые слова: Monomia haanii, *Octolasmis angulata*, *O. neptuni*, *O. warwicki*, *Dianajonesia tridens*, infestation, prevalence, intensity

DOI: 10.31857/S0044513422020052

While life forms of stalked barnacles vary from free-living to sessile, barnacles of genera of *Octolasmis* Gray 1825 and *Dianajonesia* Koçak et Kemal 2008 are epibionts on crustaceans, especially decapod species (Jeffries et al., 1982). The life cycle of these barnacles is determined by the ecdysis of their host. The cyprid larvae approach and permanently attach to an appropriate site on the outer surface of the carapace or in the branchial chambers of recently molted decapods. At the attached site, epibiotic larvae experience metamorphic processes into juvenile and adult barnacles. When the host experiences ecdysis, the barnacle's life cycle ends (Jeffries et al., 1989; Voris et al., 2000; Santos, Bueno, 2002).

Vast majority of epibiotic barnacles do not feed on host's tissue. They use host integument as substrate, for protection and exploit the host's movements for accessing the wider resource base and for larval dispersal (Gannon, Wheatly, 1992; Voris et al., 2000). However, massive infestation by these barnacles may lead to a reduction of host movement and respiration, weakening or even killing the host (Gannon, Wheatly, 1992; Hudson, Lester, 1994).

The composition of pedunculate barnacle species fauna, especially octolasmids, dianajonesids and the relationship between them and the decapod host was studied rather intensively (Jeffries et al., 1982; Jeffries et al., 2005; Hassan et al., 2019; Jeffries, Voris, 2005; Kumaravel et al., 2009; Rasheed, Mustaquim, 2017). In the Vietnamese waters, barnacle infestation status and species composition were studied in 2 crab species, *Portunus pelagicus* and *P. sanguinolentus* (Oanh et al., 2018, 2018a). The molecular phylogenetics based on the mitochondrial cytochrome oxidase gene subunit I (COI) of pedunculate barnacles infesting these species was analyzed (Binh et al., 2018).

Swimming crab *Monomia haanii* Stimpson 1858 is a common and commercially exploited species dis-

tributed in the Indo-Pacific region (Chertoprud et al., 2012). This species has high-quality meat and is exported to highly regulated markets, such as the American one. The biological characteristics and molecular phylogenetics of this crab were addressed in several studies (Windsor et al., 2019; Chertoprud et al., 2012), however, the symbiotic was not studied yet. This study aims to determine species composition, distribution of epibiotic pedunculate barnacles on *M. haanii*, and analyze the impact of host sex and size on the prevalence and intensity of infestation by these barnacles.

MATERIALS AND METHODS

Sample collection and treatment

Specimens of *Monomia haanii* Stimpson 1858 were randomly collected from the fishing boats, operating in Nha Trang Bay from January to December of 2019. The specimens were transported to the laboratory, kept in the fridge at the temperature of 4°C and dissected within two days after collecting. The sex of each crab was determined and its size (carapace width, the distance between the tips of two longest epibranchial spines, ±0.1 mm) was measured. After examining the dorsal and ventral surface of crabs, carapace and abdomen were dissected. The dissecting was performed under the Olympus SZ61 stereomicroscope. Epibiont barnacles were collected and identified on the basis of morphological features as described by Jefferies et al. (2005).

The size of the studied crabs ranged from 36 to 93 mm. For the purpose of examining the infestation state by crab size, the sample was divided into 6 groups by crab's carapace width (<40 mm, 40–49, 40–59, 60–69, 70–79 mm and ≥80 mm) (Li et al., 2014).

The data collected did not allow us to assess the impact of sampling time (by months) on infestation by barnacles.

The state of infestation by epibiont barnacles was expressed in prevalence and intensity. **Prevalence of infestation** (%) is the number of hosts infected by epibiont barnacles divided by the number of examined crabs. **Intensity of infestation** (median (minimum-maximum)) is the number of barnacles in a single infested crab (Bush et al., 1997).

Order in which barnacle species were arranged in the results and discussion sections was determined by location of their settlement – from the branchial chamber to the external surface of the carapace.

Statistical analyses

Statistical Product and Service Solutions (SPSS) software ver. 24.0 was used for statistical analyses.

As the distribution of epibiont barnacles was non-normal distribution, statistical analysis of infection state was performed by utilizing non-parametric tests, the data of **median** intensity was used instead of **mean** intensity. Differences in all tests were considered significant at $p < 0.05$ (Li et al., 2014).

The difference in the prevalence of infestation between male and female crabs was studied with the Chi-square test.

Mann–Whitney test was used to test the difference in median intensity of infestation for males and females, ovigerous and non-ovigerous female crabs.

Non-parametric tests of Kruskal-Wallis was applied to test whether the median intensities were the same among different gills from 1 to 8 of the crabs.

Spearman's correlation test was used to assess the relationships between infestation by barnacles and host size.

RESULTS

Among 694 individuals of *Monomia haanii* examined, including 428 males and 266 females, 366 crabs (52.7%) were infested by epibiotic pedunculate barnacles. These barnacles belong to 4 species: *Octolasmis angulata*, *O. neptuni*, *O. warwicki* and *Dianajonesia tridens* (Fig. 1).

Each host was infested by 1 to 4 epibiont species. There is a clear negative correlation between the number of barnacle species infesting the crabs and the percentage of such crabs among infested crabs. The percentage of crabs hosting only 1 barnacle species was the highest (58.2% of infested crabs), while the percentage of crabs hosting all 4 barnacle species reached only 3.6% (Fig. 2).

The prevalence of infestation by *O. angulata* on *M. haanii* was 49.6%, which was markedly higher than this of other barnacles. *O. angulata* and *O. warwicki* had the highest level of infestation intensity, 6 (1–97) and 6 (1–186) barnacles per host, respectively (Table 1).

Comparison of infestation state showed that the prevalence of infestation by each barnacle species was not significantly different between male and female crabs. Similarly, host sex had no impact on the median intensities of infestation by *O. angulata* and *O. warwicki*. On another hand, the median intensities of infestation by *O. neptuni* and *D. tridens* were determined by the host sex (Table 1).

Examined sample of female crabs included 74 ovigerous and 192 non-ovigerous individuals (Table 2). Prevalences of infestation by each of barnacle species of non-ovigerous crabs seemed to be higher than these of ovigerous crabs, but statistical analyses did not confirm these differences. Similarly, the median intensities of infestation did not differ significantly between these two host groups.

The impact of the crab size on the infestation state is presented in Table 3. Crabs of less than 40 mm carapace width were not infested. The smallest *M. haanii* bearing stalked barnacles was the male with the carapace width of 41 mm. Crabs of the size group 40–

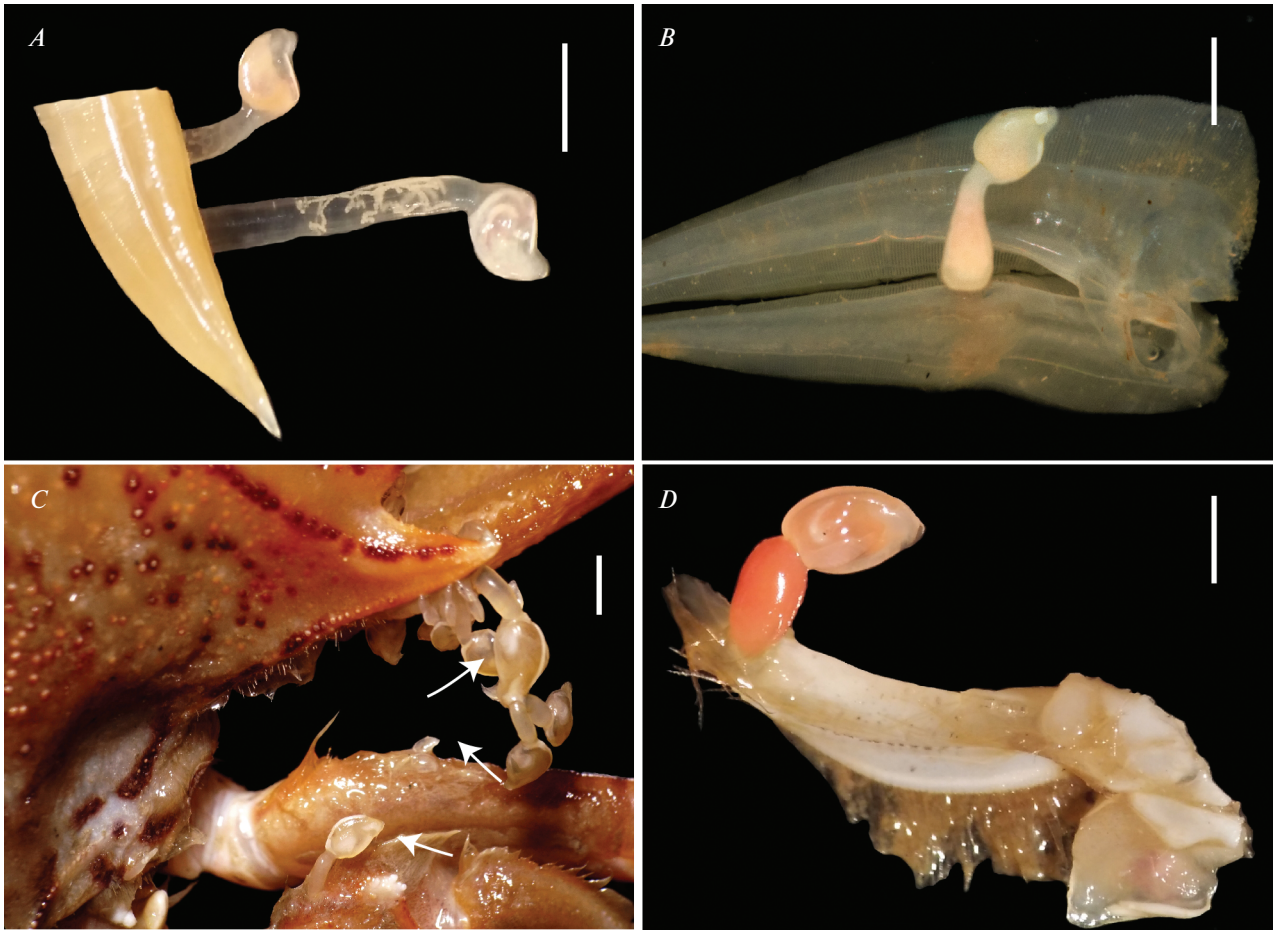

Fig. 1. The epibiotic pedunculate barnacle infested portunid crab *Momomia haanii*: *A* – *Octolasmis angulata* on gill, *B* – *O. neptuni* on gill, *C* – *O. warwicki* on carapace, *D* – *Dianajonesia tridens* on maxilliped. Scale bars: 3 mm.

49 mm were infested by 2 epibionts: *O. angulata* and *O. warwicki*. The smallest crabs infested by *O. neptuni* and *D. tridens* were found in the group 50–59 mm. Prevalence of infestation strongly positively correlated with crabs' size (Table 4). Similarly, the positive correlations between carapace width of hosts and median intensities of infestation by distinct species were observed.

Two species, *O. angulata* and *O. neptuni* colonized inner host branchial chambers at 4 different positions including: gills, maxillipeds, dorsal and ventral surfaces of the branchial chamber. *O. warwicki* attached to the external integument of the crab in the areas of the external surface of carapace, swimming legs, walking legs, chelipeds and abdomen. *D. tridens* were found on gills, the surface of the branchial chambers under the gills, maxillipeds and the carapace margin (the boundary between the branchial chamber and the external integument) (Table 5).

O. angulata: 4135 individuals of *O. angulata* were found on studied crabs with the majority attached on the surface of gills (64.8% of total) and the dorsal surface of the branchial chamber (34.8% of total) (Table 5). The median intensity of infestation differed significantly

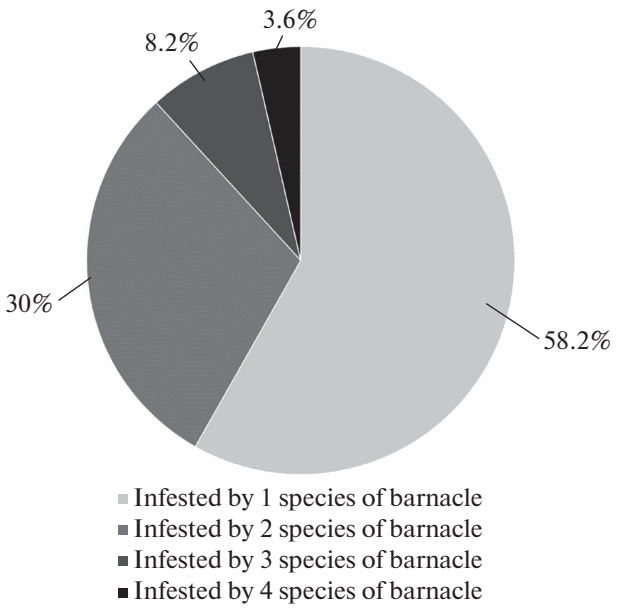

Fig. 2. Percentage of host infested by one to four epibiont barnacle species.

Table 1. The species composition of epibiotic pedunculate barnacles, prevalence (Prev, %), median and min, max of intensity (Md inten (Min–Max), barnacle individuals per host) of infestation by these barnacles in general and by sexes of *Monomia haanii* crabs

Epibiont barnacles	Total crabs ($N = 694$)		Male crabs ($N = 428$)		Female crabs ($N = 266$)	
	Prev, %	Md inten (Min–Max)	Prev, %	Md inten (Min–Max)	Prev, %	Md inten (Min–Max)
O. angulata	49.6	6 (1–97)	48.4	6 (1–97)	51.5	6 (1–92)
O. neptuni	9.9	2 (1–36)	11.5	**3 (1–36)**	7.5	**2 (1–11)**
O. warwicki	17.4	6 (1–186)	18	6 (1–186)	16.5	7 (1–55)
D. tridens	5.9	1 (1–7)	7	**1 (1–7)**	4.1	**1.5 (1–3)**

The bold on the same row present the significant difference in median intensity of infestation between male and female crabs.

Table 2. Prevalence (Prev, %), median and min, max of intensity (Md inten (Min–Max), barnacle individuals per host) of infestation by epibiotic barnacles for ovigerous and non-ovigerous *Monomia haanii* crabs

Epibiont barnacles	Ovigerous crabs ($N = 74$)		Non-ovigerous crabs ($N = 192$)	
	Prev, %	Md inten (Min–Max)	Prev, %	Md inten (Min–Max)
O. angulata	43.2	4 (1–62)	54.7	6 (1–92)
O. neptuni	5.4	1 (1–2)	8.3	2 (1–11)
O. warwicki	13.5	17 (1–55)	17.7	4 (1–24)
D. tridens	2.7	2.5 (2–3)	4.7	2 (1–3)

Table 3. Prevalence (Prev, %), median and min, max of intensity (Md inten (Min–Max), barnacle individuals per host) of infestation by pedunculate barnacles on various-sized *Monomia haanii*

Carapace width of crabs, mm	Number of crabs	*O. angulata*		*O. neptuni*		*O. warwicki*		*D. tridens*	
		Prev, %	Md inten (Min–Max)	Prev, %	Md inten (Min–Max)	Prev, %	Md inten (Min–Max)	Prev, %	Md inten (Min–Max)
<40	9	0	0	0	0	0	0	0	0
40–49	41	34.2	3.5 (1–48)	0	0	4.9	1 (1–1)	0	0
50–59	108	36.1	2 (1–26)	5.6	1 (1–2)	9.3	7 (1–9)	0.9	1 (1–1)
60–69	229	44.1	3 (1–52)	3.5	2 (1–3)	8.3	2 (1–21)	2.6	1.5 (1–2)
70–79	233	62.2	9 (1–97)	18.5	3 (1–36)	27.9	6 (1–186)	9.9	1 (1–7)
≥80	74	60.8	12 (1–96)	16.2	5.5 (1–32)	33.8	9.5 (1–57)	14.9	2 (1–2)

between gills 1 to 8. Most of *O. angulata* were concentrated on the surface of gills 4, 5 and 6. Among them, gill 4 was the most preferred site for the attachment with the largest number (1050 barnacles), the highest prevalence (30.4%) and the highest median intensity (3 (1–41)) of infestation. The infestation state parameters by each barnacle species on different gills are presented in Table 6.

O. neptuni: Similarly to *O. angulata*, *O. neptuni* was found exclusively in the branchial chamber of the host, mostly on the gills (73.1% of the total, Table 5). Majority of these barnacles were found on the gills from 4 to 6 (82.8% of the total on gills, Table 6). The median intensities of infestation did not differ significantly between gills.

D. tridens: The surface of gills hosted 85.3% of the total number of *D. tridens* (58 individuals, Table 5). Only 3 individuals were found at the margin of the carapace of a single host. This species preferred to attach to gills from 3 to 7, gill 4 was found to bear up to 38 individuals of *D. tridens* (65.5% of the total on gills, Table 6). The statistical analysis did not show a significant difference in the intensity of infestation among gills.

O. warwicki: The vast majority of *O. warwicki* was recorded on the external surface of hosts' carapaces (Table 5). The number of barnacles attached to swimming legs was higher than these on walking legs and chelipeds. A single large female crab was recorded bearing 3 individuals of this barnacle on its abdomen.

Table 4. Results of Spearman correlation test on the correlation between prevalence/median intensity of infestation by each barnacle species and the host size

Barnacle species	Prevalence		Median intensity	
	pearson correlation	sig.	pearson correlation	sig.
O. angulata	0.930	0.007	0.903	0.014
O. neptuni	0.886	0.019	0.951	0.004
O. warwicki	0.935	0.006	0.811	0.050
D. tridens	0.908	0.012	0.901	0.014

The number of host size groups analyzed is 6.

Table 5. Distribution of pedunculate barnacles on *Monomia haanii* crabs

Infested sites	Number of barnacles			
	O. angulata	*O. neptuni*	*D. tridens*	*O. warwicki*
Gills	2680	244	58	0
Maxillipeds	9	43	7	0
Dorsal surface of the branchial chamber	1438	6	0	0
Ventral surface of the branchial chamber	8	41	0	0
Margin of carapace	0	0	3	0
External surface of carapace	0	0	0	1399
Swimming legs	0	0	0	83
Walking legs	0	0	0	21
Chelipeds	0	0	0	10
Abdomen	0	0	0	3
Total	**4135**	**334**	**68**	**1516**

DISCUSSION

In the present study, the infestation of *Monomia haanii* crabs by epibiont pedunculate barnacles was reported for the first time. Three of these barnacles belong to genus *Octolasmis*, the remaining species is *Dianajonesia tridens* (previously treated as *Temnaspis* or *Octolasmis tridens* (Koçak, Kemal, 2008)). The studies on infestation by epibiotic barnacles conducted on 2 other common portunid crabs (*Portunus pelagicus* and *P. sanguinolentus*) in the same area showed that all 4 species infesting *M. haanii* infest these hosts as well (Oanh et al., 2018, 2018a). The wide distribution of *O. angulata* among hosts is acknowledged in other studies as well (Jeffries et al., 1982; Kumaravel et al., 2009; Li et al., 2014; Rasheed, Mustaquim, 2017). Also, in the study performed in the waters off Singapore the lack of host specialization was observed in *O. warwicki* and *D. tridens*, from 12 portunid crab species studied, they infested 10 and 7 species, respectively. However, only in Vietnamese waters all pedunculate barnacles infested all studied hosts without exception. Waters of Central Vietnam represent a region characterized by relatively low pedunculate barnacle species diversity, i.e. only 4 barnacle species were found settling on all 3 portunid crab hosts studied (Oanh et al., 2018, 2018a). In comparison, in the waters off Singapore 10 barnacle species infested portunid crabs (Jeffries et al., 1982), in Indian waters portunid crabs were observed hosting 6 species of barnacles (Kumaravel et al., 2009), in the waters off Karachi 5 barnacle species were infesting portunid crabs (Rasheed, Mustaquim, 2017). On another hand, prevalence of infestation in Vietnam, where it ranges from 50.8 to 84.5%, depending on the host is markedly higher than this parameter in Indian (11.1–35.3%) and Pakistan (2.9–10.8%) waters and is on par with the region off Singapore (12–100%, only the hosts where the studied sample size was more than 19 individuals were considered). Summing up, we tend to conclude that Vietnamese waters represent a region with a relatively low pedunculate species diversity, absence of host preference and a relatively high level of prevalence of infestation.

With the impact of the environmental conditions, the morphology or biology of the host itself could significantly influence on the barnacle infestation. In particular, in the waters adjacent to Singapore 56 decapod species were examined in order to assess the infestation by octolasmis barnacles (Jeffries et al., 1982). Twenty seven species (including 12 portunid crabs) of them were observed bearing barnacles. Infestation

Table 6. Numer of barnacles (№), prevalence (Prev, %), median and min, max of intensity (Md inten (Min–Max), barnacle individuals per host) of infestation by epibiont barnacles on various gills of *Monomia haanii* crabs

Gill number	*O. angulata*			*O. neptuni*			*D. tridens*		
	№	Prev, %	Md inten (Min–Max)	№	Prev, %	Md inten (Min–Max)	№	Prev, %	Md inten (Min–Max)
1	2	0.3	1 (1–1)	0	0	0	0	0	0
2	1	0.1	1	1	0.1	1	0	0	0
3	80	6.5	1 (1–5)	19	1.6	1 (1: 5)	1	0.1	1
4	1050	30.4	3 (1–41)	87	5.8	2 (1–8)	38	3.9	1 (1–4)
5	724	32	2 (1–22)	64	3.5	2 (1–8)	9	1.3	1 (1–1)
6	575	25.2	2 (1–18)	51	2.8	2 (1–11)	8	0.9	1 (1–3)
7	217	16.3	1 (1–8)	22	1.7	1 (1–7)	2	0.3	1 (1–1)
8	31	3.0	1 (1–3)	0	0	0	0	0	0
Total	**2680**			**244**			**58**		

Values of minimum (Min) and maximum (Max) intensity are not presented when there was no or only one infested crab.

prevalence varied from 12 to 100% among these carbs. Similarly, in the waters off central Vietnam, prevalence of infestation of *P. sanguinolentus* (Oanh et al., 2018a) was quite high (84.5%), while this parameter reached 50.8% in *P. pelagicus* (Oanh et al., 2018) and 58.7% in *M. haanii* (present study). Thus, *Monomia haanii* falls into the group of crabs highly subjected for infestation but is still less infested than the most infested species such as *P. sanguinolentus* or *Scylla serrata* (Jeffries et al., 1982; Oanh et al., 2018a).

With the exception of *O. neptuni* and *D. tridens*, the infestation status expressed in both prevalence and intensity did not depend on the sex of *M. haanii*. The same pattern of host sex dependent distribution was observed in barnacles infesting *P. sanguinolentus* in the waters off Vietnam (Oanh et al., 2018a). On the contrary, study on *P. pelagicus* in the same area revealed that host's sex impact the abundance of all pedunculate barnacles, except *O. neptuni* (Binh et al., 2018). This observation leads us to conclusion that impact of the host's sex is random and does not impact the infestation by pedunculate barnacles by itself. Similarly, studies in other regions do not reveal any clear pattern in impact of the host's sex on infestation. Some studies show that there is no connection between these parameters (Santos, Bueno, 2002; Li et al., 2014), while in other prevalence, intensity or both parameters were significantly different between male and female hosts, even if the same species of the host or barnacle were studied (Rasheed and Mustaquim, 2017; Machado et al., 2013; Sheilds, 1992).

Infestation by stalked barnacles strongly positively correlated with the carapace width of the host. The similar relationship was reported before on some other host species such as *O. angulata* on *Scylla serrata* (Jeffries et al., 1992), *O. lowei* on *Callinectes ornatus* (Santos, Bueno, 2002), *O. bullata* on *Portunus sanguinolentus* (Li et al., 2014), *O. angulata* and *D. tridens* on *P. sanguinolentus* (Oanh et al., 2018a). The previous studies demonstrated that the larger crabs have the longer duration of the intermolt phrase (Jeffries et al., 1992; Josileen, Menon, 2005). This explains the correlation between infestation state and size of host crab because the longer interval between two ecdyses of host allows a greater amount of epibionts to settle.

Epibiotic barnacles did not distribute on the host's body randomly. *O. angulata* and *O. neptuni* were observed only in branchial chambers, *O. warwicki* was the only species which settled on the external integument of *M. haanii*, while *D. tridens* occurred both in the branchial chambers and at the host carapace's margin. These records are consistent with previous reports on distribution sites of these barnacles infesting other hosts, such as *P. pelagicus* (Oanh et al., 2018), *P. sanguinolentus* (Oanh et al., 2018a), *Scylla serrata* and *Thalamita danae* (Jeffries et al., 2005). Voris and Jeffries (1997) hypothesized that the barnacles living inside the branchial chambers of decapods, where they covered and protected by host stabilized carapace (such as *O. bullata*, *O. angulata*, *O. neptuni*, *O. lowei*...) possess small, delicate capitular plates. Others with strong, large capitular plates tend to attach themselves to the external surface of the host (Voris, Jeffries, 1997). Our results generally match with these hypotheses, in particular, *O. warwicki* and *D. tridens* having the largest capitular plates among studied species tend to settle on the external integument of the crab or the carapace margin, while *O. angulata* and *O. neptuni*, which have small capitular plates, settle exclusively in the branchial chambers. However, this general trend is broken in *D. tridens*, which tends to settle on the gills. According to Voris and Jeffries (1997) this observation may be explained by the tendency of this barnacle to settle in the areas where they are more exposed to the pressure of respiratory currents, but our observation does not support this hypothesis. The explanation for

the concentration of barnacles in the branchial chambers was given in the articles published earlier (Jeffries, Voris, 1983; Gannon, Wheatly, 1992; Voris et al., 2000; Li et al., 2014). In particular, the host's respiratory currents, supplying food and oxygen for permanently fixed epibionts, may determine their settlement positions. Our findings completely correspond to this theory, in particular, gills were the most occupied part of the branchial chamber (Table 5). In turn, gill 4, which is exposed to the strongest respiratory currents (Arudpragasam, Naylor, 1964) was the most preferred attachment site.

CONCLUSIONS

The present study confirms some trends observed in preceding research. Vietnamese waters appear to be a region characterised by relatively low diversity of pedunculate barnacles and relatively high intensity of infestation. None of the barnacle species inhabiting the area of research was host specific, which also can be considered the specific trait of this area.

Portunid crab *Monomia haanii* seems to be highly subjected to barnacle infestation, additionally the crab's size has a significant impact on the prevalence of infestation. On another hand no relationship between crab's sex and infestation state was observed.

Finally the distribution of the pedunculate barnacles on the host's body generally followed the basic distributional patterns of this group of epibionts.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was financially supported by the Vietnam-Russia Tropical Center, under the research title E3.1-14.

Authors thank Dr Christopher J. Barrett for the spell-check of the manuscript.

REFERENCES

Arudpragasam K.D., Naylor E., 1964. Gill ventilation and the role of resersed respiratory currents in *Carcinus maenas* (L.) // Journal of Experimental Biology. V. 41. P. 299–307.

Binh D.T., Oanh L.T.K., Sang T.Q., Oanh T.T., Glenner H., 2018. Species diversity and phylogenetic relationships of symbiotic crustaceans on *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) in Vietnam. Available from: https://www.researchgate.net/publication/329962971_SPECIES_DIVERSITY_AND_PHYLOGENETIC_RELATIONSHIPS_OF_SYMBIOTIC_CRUSTACEANS_ON_PORTUNUS_PELAGICUS_LINNAEUS_1758_IN_VIETNAM (accessed 15 August 2020)

Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. V. 83. P. 575583. https://doi.org/10.2307/3284227

Chertoprud E.S., Spiridinov V.A., Ponomarev S.A., Mokievsky V.C., 2012. Commercial crabs (Crustacea Decapoda Brachyura) from Nhatrang Bay (Vietnam) // Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam. *Britayev T.A. and Pavlov D.S.* (Eds). Moscow: KMK Scientific Press Ltd. V. 2. P. 296–345.

Gannon A.T., Wheatly M.G., 1992. Physiological effects of an ectocommensal gill barnacle, *Octolasmis muelleri*, on gas exchange in the blue crab *Callinectes sapidus* // Journal of Crustacean Biology. V. 12. P. 11–18. https://doi.org/10.2307/1548714

Hassan M., Aziz M.F.H.A., Kismiyati K., Subekti S., Zakariah M.I., 2019. Occurrence of pedunculate barnacle, *Octolasmis* spp. in blue swimming crab, *Portunus pelagicus* // Scientific Journal of Fisheries and Marine Sciences. V. 11. P. 1–8. https://doi.org/10.20473/jipk.v11i1.10635

Hudson D.A., Lester R.J.G., 1994. Parasites and symbionts of wild mud crabs *Scylla serrata* (Forskal) of potential significance in aquaculture // Aquaculture. V. 120. P. 183–199. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90077-9

Jeffries W.B., Voris H.K., Yang C.M., 1982. Diversity and distribution of the pedunculate barnacle *Octolasmis* in the seas adjacent to Singapore // Journal of Crustacean Biology. V. 2. P. 562–569. https://doi.org/10.2307/1548096

Jeffries W.B., Voris H.K., 1983. The distribution, size, and reproduction of the pedunculate barnacle, *Octolasmis muelleri* (Coker, 1902), on the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) // Fieldiana Zoology. V. 16. P. 1–10. https://doi.org/10.5962/bhl.title.3097

Jeffries W.B., Voris H.K., Yang C.M., 1989. A new mechanism of host colonization: Pedunculate barnacles of the genus *Octolasmis* on the mangrove crab *Scylla serrata* // Ophelia. V. 31. P. 51–58. https://doi.org/10.1080/00785326.1989.10430850

Jeffries W.B., Voris H.K., Poocachiranon S., 1992. Age of the mangrove crab *Scylla serrata* at colonization by stalked barnacles of the genus *Octolasmis* // The Biological Bulletin. V. 182. P. 188–194. https://doi.org/10.2307/1542112

Jeffries W.B., Voris H.K., Naiyanetr P., Panha S., 2005. Pedunculate barnacles of the symbiotic genus *Octolasmis* (Cirripedia: Thoracica: Poecilasmatidae) from the Northern Gulf of Thailand // Natural History Journal of Chulalongkorn University. V. 5. P. 9–13.

Jeffries W.B., Voris H.K., 2005. Crustacean hosts of the pedunculate barnacle genus *Octolasmis* in the northern Gulf of Mexico // Gulf of Mexico Science. V. 22. P. 173–188. https://doi.org/10.18785/goms.2202.05

Josileen J., Menon N.G., 2005. Growth of the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* in captivity // The Natural History Journal of Chulalongkorn University. V. 78. P. 1–18. https://doi.org/10.1163/1568540054024556

Koçak A., Kemal M., 2008. Notes on the nomenclature of some genus group names in Arthropoda // Miscellaneous Papers, Centre for Entomological Studies, Ankara. P. 138.

Kumaravel K., Ravichandran S., Rameshkumar G., 2009. Distribution of barnacle *Octolasmis* on the gill region of some edible crabs // Academic Journal of Entomology. V. 2. P. 36–39.

Li H.X., Ma L.S., Yan Y., Yang C.P., Lin C.X., 2014. First records of the epizoic barnacle *Octolasmis bullata* (Cirripedia: Thoracia: Poecilasmatidae) on the swimming crab *Portunus sanguinolentus* (Decapoda: Portunidae) // Journal of Crustacean Biology. V. 34. P. 76–81. https://doi.org/10.1163/1937240X-00002209

Machado G.B.O, Sanches F.H.C., Fortuna M.D., Costa T.M., 2013. Epibiosis in decapod crustaceans by stalked barnacle *Octolasmis lowei* (Cirripedia: Poecilasmatidae) // Zoologia. V. 30. P. 307–311. https://doi.org/10.1590/S1984-46702013000300007

Oanh L.T.K., Sang T.Q., Binh D.T., 2018. Infestation status of pedunculate barnacle (*Octolsamis* spp.) in blue swimming crab (*Portunus pelagicus*, Linnaeus 1758) in Khanh Hoa // Journal of Malaria and Parasite Diseases Control. V. 104. P. 60–66.

Oanh L.T.K., Ha V.T., Thanh N.T.H., 2018a. Some ectoparasites on three-spot swimming crab *Portunus sanguinolentus*, Herbst 1783) in Khanh Hoa province // Journal of Tropical Science and Technology. V. 17. P. 28–38.

Rasheed S., Mustaquim H., 2017. Occurrence of pedunculate barnacles of the symbiotic genus *Octolasmis* (Cirripedia: Crustacea) in two species of edible crabs // Pakistan Journal of Zoology. V. 49. P. 1879–1888. https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2017.49.5.1879.1888

Santos C., Bueno S.L.S., 2002. Infestation by *Octolasmis lowei* (Cirripedia: Poecilasmatidae) in *Callinectes danae* and *Callinectes ornatus* (Decapoda: Portunidae) from São Sebastião // Journal of Crustacean Biology. V. 22. P. 241–248. https://doi.org/10.1163/20021975-99990231

Shields J.D., 1992. Parasites and symbionts of the crab *Portunus pelagicus* from Moreton Bay, Eastern Australia // Journal of Crustacean Biology. V. 12. P. 94–100. https://doi.org/10.2307/1548723

Voris H.K., Jeffries W.B., 1997. Size, distribution, and significance of capitular plates in *Octolasmis* (Cirripedia: Poecilasmatidae) // Journal of Crustacean Biology. V. 17. P. 217–226. https://doi.org/10.2307/1549272

Voris H.K., Jeffries W.B., Poovachiranon S., 2000. Size and location of stalked barnacles of the genus *Octolasmis* on the mangrove crab *Scylla serrata* // Journal of Crustacean Biology. V. 20. P. 483–494. https://doi.org/10.1163/20021975-99990064

Windsor A.M., Mendoza J.C.E., Deeds J.R., 2019. Resolution of the *Portunus gladiator* species complex: taxonomic status and identity of *Monomia gladiator* (Fabricius, 1798) and *Monomia haanii* (Stimpson, 1858) (Brachyura, Decapoda, Portunidae) // ZooKeys. V. 858. P. 11–43. https://doi.org/10.3897/zookeys.858.33826

ЗАРАЖЕННОСТЬ КРАБА-ПЛАВУНЦА *MONOMIA HAANII* (DECAPODA, PORTUNIDAE) СИМБИОТИЧЕСКИМИ УСОНОГИМИ РАКООБРАЗНЫМИ НА АКВАТОРИИ ЗАЛИВА НЯЧАНГ, ВЬЕТНАМ

Ле Тхи Кьеу Оань[1, *], Нгуен Фыонг Льен[1], Во Тхи Ха[1], Нгуен Тхи Хай Тхань[1], Федор Лищенко[1, 2]

[1] Приморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Научно-Исследовательского и Технологического Центра, Нячанг 57154, Кханьхоа, Вьетнам

[2] Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Москва, 119071 Россия

**e-mail: filiusferro@gmail.com*

Краб *Monomia haanii* – широко распространенный во Вьетнаме вид крабов-плавунцов. Несмотря на высокое коммерческое значение, особенности экологии, в частности фауна симбионтов этого краба, изучены недостаточно. Исследование зараженности *Monomia haanii* эпибиотическими усоногими раками было проведено в 2019 г. 694 особи *M. haanii*, в том числе 428 самцов и 266 самок, были отобраны случайным образом из уловов рыболовных судов, работающих в заливе Нячанг. 52.7% крабов были заражены усоногими раками, относящимися к 4 видам: *Octolasmis angulata*, *O. neptuni*, *O. warwicki* и *Dianajonesia tridens*. *O. angulata* был доминирующим видом с самой высокой распространенностью (49.6%) и относительно высокой средней интенсивностью заражения (6 особей на хозяина). Нами не было обнаружено различий в зараженности между самцами и самками крабов, а также между самками с икрой и самками без нее. Была выявлена выраженная положительная корреляция между степенью зараженности хозяина и его размерами. При этом у крабов с шириной карапакса менее 40 мм заражение не отмечалось. Два вида, *O. angulata* и *O. neptuni*, заселяли только жаберные полости хозяина, *O. warwicki* прикреплялись только на внешних покровах, а *D. tridens* были обнаружены и в жаберных полостях, и на границе панциря крабов. В жаберных полостях хозяина усоногие были наиболее многочисленны на жабрах, особенно на четвёртой жабре. Внешние покровы крабов заселяли только *O. warwicki*. Этот вид предпочитал селиться на карапаксе, а не на конечностях.

Keywords: Octolasmis angulata, *O. neptuni*, *O. warwicki*, *Dianajonesia tridens*, распространенность, интенсивность, Вьетнам

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 153–164

УДК 591.16:597.8

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАННЕГО РАЗВИТИЯ У САМОГО ВЫСОКОГОРНОГО ЗЕМНОВОДНОГО ТЕРРИТОРИИ БЫВШЕГО СССР – БАТУРСКОЙ ЖАБЫ (*BUFOTES BATURAE*, AMPHIBIA, BUFONIDAE) (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЛАБОРАТОРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ)

© 2022 г. А. А. Кидов[a], *, Р. А. Иволга[a], Т. Э. Кондратова[a], Е. А. Кидова[a]

[a]*Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия*

**e-mail: kidov_a@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.11.2020 г.
После доработки 31.12.2020 г.
Принята к публикации 31.01.2021 г.

Батурская жаба (*Bufotes baturae*) – триплоидный вид, населяющий высокогорья Афганистана, Пакистана и Таджикистана. На Восточном Памире (окрестности оз. Яшилькуль, Мургабский район, Республика Таджикистан) эти животные поднимаются до высоты 3800 м над ур. м., что является самой высокой находкой земноводных на территории бывшего СССР. На верхнем пределе своего распространения *B. baturae* круглый год придерживаются выходов геотермальных ручьев, где они размножаются и зимуют. Представляется интересным, какие особенности размножения и раннего развития развились у этого вида в условиях высокогорий. Нами в августе 2018 г. в геотермальном источнике урочища Сасык-Булак на южном берегу оз. Яшилькуль были отловлены 8 пар взрослых *B. baturae*, от которых весной 2019 г. было получено потомство. Длина тела взрослых самок перед икрометанием составляла 58.28–64.17 мм, а масса 25.90–32.93 г, у самцов 53.69–58.75 мм и 17.73–23.92 г. Плодовитость самок 882–1850 яиц. Диаметр зародыша 1.18–2.19 мм. При температуре 16.0–20.5°C длительность инкубации яиц от откладки до выхода предличинок 2–4 сут, а общая продолжительность эмбриогенеза до начала экзогенного питания 8–11 сут. Общая длина тела с хвостом у предличинки при отделении от икряного шнура 2.26–4.31 мм, а у личинки в начале питания 8.73–12.64 мм. Личиночное развитие при 17.5–22.5°C длилось 42–94 сут. Личинки батурской жабы характеризовались относительно других видов рода (*B. sitibundus* и *B. viridis*) очень длинным хвостом и черной окраской тела вплоть до начала метаморфоза. Молодые жабы выходили на сушу при длине тела 12.98–18.85 мм. Наблюдалась зависимость между длиной тела молодых жаб и длительностью личиночного развития ($r = 0.52$, $p \leq 0.05$). Таким образом, большинство показателей размножения и раннего развития у батурской жабы не имеет отличий от аналогичных показателей других представителей рода *Bufotes*. Низкая плодовитость самок *B. baturae* может объясняться их мелкими размерами. В то же время, авторы считают темную окраску и длинный хвост у личинок этого вида адаптивными признаками для обитания в высокогорных проточных водоемах.

Ключевые слова: полиплоидные зеленые жабы, репродуктивная биология, личиночное развитие, Таджикистан, Памир, Центральная Азия

DOI: 10.31857/S0044513421120060

Батурская жаба (*Bufotes baturae* (Stöck, Schmid, Steinlein et Grosse 1999)), изначально описанная как внутривидовая форма пуштунской жабы (*B. pseudoraddei* (Mertens 1971)), в настоящее время признается самостоятельным видом (Литвинчук и др., 2012, 2016; Litvinchuk et al., 2011) с облигатной бисексуальной триплоидией (3*n*) (Боркин и др., 2012). Считается (Литвинчук и др., 2019; Dufresnes et al., 2019), что *B. baturae* возникла в результате гибридизации предков двух центральноазиатских диплоидных (2*n*) видов – жабы Латаста (*B. latastii* (Boulenger 1882)) и жабы Перрена (*B. perrini* Mazepa, Litvinchuk, Jablonski et Dufresnes 2019). Долгое время распространение вида исследователи ограничивали только территорией северного Пакистана и прилегающими районами Афганистана (Stöck et al., 1999, 2001), однако впоследствии было установлено, что к *B. baturae* следует относить и триплоидных жаб из Восточного Памира в Таджикистане (Litvinchuk et al., 2011). В таджикской части ареала обитание вида достоверно установлено цитогенетическими методами для трех локалитетов в Горно-Бадахшанской автономной области – кишлаков Ишкашим (Иш-

кашимский р-н), Лянгар и Булункуль (Мургабский р-н) (Litvinchuk et al., 2011). В окрестностях Булункуля, являющегося одним из наиболее высоко расположенных постоянных населенных пунктов Памира и самой холодной точкой Центральной Азии, батурская жаба известна только из впадающих в оз. Яшилькуль ручьев с геотермальным питанием в урочищах Сасык-Булак и Иссык-Булак (или Суман). Теплая вода источников позволяет повысить выживаемость жаб в период зимовки и ускорить эмбриональное и личиночное развитие в условиях короткого лета в высокогорьях.

Обитающие вокруг Яшилькуля зеленые жабы долгое время привлекали внимание исследователей, так как эта популяция является самой высокогорной у земноводных на территории бывшего СССР (Кузьмин, 2012). Стоит отметить, что Тоймастов (1989) и Писанец (1992) ранее считали их тетраплоидными (4*n*) данатинскими жабами "*Bufo danatensis*" (сейчас конспецифична с *B. oblongus* (Nikolskii 1896) (Dubois, Bour, 2010)). По сведениям Литвинчука с соавторами (Litvinchuk et al., 2011), *B. baturae* в этом локалитете из-за низких ночных температур даже летом ведут дневной полуводный образ жизни и способны сохранять жизнеспособность после вмерзания в лед. Также взрослые особи из термальных источников Яшилькуля характеризуются очень темной окраской (Тоймастов, 1989) и мелкими размерами, что, вероятно, связано с низкой продолжительностью жизни (Кондратова и др., 2020).

О репродуктивной биологии батурской жабы известно мало, что обусловлено труднодоступностью местообитаний этого вида и сложными для длительной стационарной работы климатическими условиями. Многочисленные проведенные ранее исследования (Матушкина, Кидов, 2013; Кидов, Матушкина, 2015; Кидов и др., 2017; Kidov et al., 2014; Matushkina et al., 2020) показали, что для слабоизученных, узкоареальных и малочисленных видов Bufonidae одним из перспективных путей выявления особенностей размножения и раннего развития является изучение в лабораторных условиях. Накопленный к настоящему времени опыт позволяет утверждать, что отловленные в природе взрослые особи при дальнейшем воспроизводстве в лаборатории обычно имеют репродуктивные показатели, схожие с таковыми в природных условиях.

Уже были описаны случай первого размножения в лаборатории одной пары *B. baturae*, выращенной из пойманных в природе сеголетков (Матушкина и др., 2017), а также особенности последующего выращивания их личинок (Матушкина и др., 2017а, 2020) и молоди после метаморфоза (Матушкина и др., 2020а). При гибридизации самца батурской жабы с самкой североафриканского диплоидного вида *B. boulengeri* (Lataste 1879) было получено жизнеспособное фертильное потомство (Матушкина и др., 2019). Наши новые сборы *B. baturae*, осуществленные в Сасык-Булаке, позволили получить необходимое по числу поголовье для более полного изучения особенностей размножения у этого вида.

Цель настоящей работы – характеристика репродуктивных показателей и раннего развития батурской жабы из высокогорной популяции Восточного Памира по результатам наблюдений в лабораторных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Взрослых жаб отлавливали в I декаде августа 2018 г. в Иссык-Булаке (37.731° с.ш., 72.890° в.д.) – урочище с двумя рядом расположенными геотермальными источниками в 3 км к северо-западу от Булункуля. Один из источников, Восточный, или Банный ручей, выходит на поверхность в крытом помещении на высоте 3734 м над ур. м. и через 230 м впадает в оз. Яшилькуль (3724 м над ур. м.). При выходе из источника вода имеет температуру 28.8°C, а в месте впадения температура снижается до 10.6°C (наблюдение 14 августа 2018 г.). Всех жаб отловили в первой четверти течения Банного ручья, так как ниже они уже не встречались.

Животных перевозили в лабораторный кабинет зоокультуры кафедры зоологии РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева, где рассаживали группами по 10–12 особей в полиуретановые контейнеры размером 56 × 39 × 28 см с плотно закрывающейся крышкой с прорезанными и затянутыми металлической сеткой вентиляционными отверстиями. В качестве субстрата использовали вискозные полотенца, которые промывали под проточной водой через день. Из-за длительной перевозки в лабораторию без кормления (более двух недель) жабы были истощены, поэтому в первый год после поимки их усиленно кормили и зимовку не проводили, ограничившись лишь двухнедельным снижением температуры до 12–16°C перед икрометанием.

Основным кормом для жаб служили двупятнистые сверчки (*Gryllus bimaculatus* De Geer 1773) и туркестанские тараканы (*Blatta lateralis* Walker 1868) лабораторного разведения, которых предлагали трижды в неделю в избытке. Нерегулярно жабам задавали также личинок большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus 1758). Перед каждым кормлением жаб насекомых присыпали порошком из кормового мела. Источником воды служили пластиковые поилки с погруженными в них кусками поролона, которые препятствовали гибели попадающих туда кормовых насекомых.

Размножение жаб осуществляли в III декаде мая 2019 г. По нашему предположению, в этот пе-

риод начинается икрометание у батурских жаб в Сасык-Булаке. У отобранных для разведения восьми пар животных по стандартным методикам (Банников и др., 1977) измеряли длину тела (L) и массу. Жаб попарно рассаживали в полиуретановые контейнеры размером 28 × 19 × 14, наполненные 2 л воды с уровнем 6 см. Чтобы добиться постепенного, равного для всех сформированных пар повышения температуры воды, имитирующего весеннее потепление, контейнеры с животными единовременно ставили в наполненный водой бассейн, снабженный аквариумными обогревателями марки “Aquael Platinium Heater” (производитель Aquael, Польша) мощностью 200 Вт. В течение первого дня после высадки в контейнеры температуру воды повышали с 16 до 25°C, а далее, до окончания икрометания, удерживали на этом уровне.

Как и в других подобных исследованиях (Кидов, Матушкина, 2015; Кидов и др., 2017; Kidov et al., 2014; Matushkina et al., 2020), для синхронизации созревания половых продуктов у самцов и самок, а также для дополнительной стимуляции икрометания применяли гормональные инъекции сурфагона (синтетического аналога рилизинг-гормона люлиберина) в подмышечные или паховые лимфатические мешки. Вечером в день помещения взрослых жаб в нерестовые контейнеры инъекции осуществляли только самцам, по 12.5 мкг на одно животное вне зависимости от размера. Если на утро формировался амплексус, то инъекцию в той же дозировке делали только самке, если же нет – опять только самцу до образования амплексуса. В дальнейшем гормональную стимуляцию проводили каждые 12 ч каждой паре в амплексусе до наступления икрометания. Таким образом, до откладки яиц на одного самца приходилось 1–3 инъекции (2.0 ± 0.76) сурфагона, а на одну самку – 2–4 инъекции (2.8 ± 0.71).

После откладки всех яиц и распада амплексуса взрослых животных высаживали из контейнера и взвешивали. В каждой кладке еще в момент икрометания определяли толщину икряного шнура (по 5 измерений) и диаметр зародыша без оболочки (по 10 измерений). Плодовитость самки устанавливали полным поштучным пересчетом всех яиц в кладке. Обогрев контейнеров с кладками отключали, и температура в период эмбриогенеза (от откладки яиц до начала внешнего питания личинками) составляла 16.0–20.5°C, а во время личиночного развития – 17.5–22.5°C (рис. 1). Близкие значения температуры наблюдались нами в центральной части Банного ручья в урочище Иссык-Булак в августе 2018 г. При отделении предличинок от икряного шнура (18–20 стадии по шкале Госнера (Gosner, 1960)) и при переходе личинок к экзогенному питанию (20–24 стадии по шкале Госнера) у них измеряли общую длину тела с хвостом (L + Lcd).

Из потомства каждой пары случайным образом отбирали по 27 личинок, которых рассаживали в контейнеры размером 39 × 28 × 14 см, наполненные 9 л воды. При этом начальная плотность посадки составляла 3 личинки на 1 л воды.

Кормление личинок осуществляли вволю сухим хлопьевидным комбикормом для аквариумных рыб марки “TetraMin” (производитель Tetra GmbH, Германия). Также еженедельно молоди предлагали свежие листья шпината, ошпаренные крутым кипятком листья крапивы, желток сваренного вкрутую куриного яйца. Учитывая, что личинки этого вида в Иссык-Булаке обитают в ручьях, подмену 4/5 объема воды на отстоянную того же состава в контейнерах с личинками проводили ежедневно.

У личинок на 39–41 стадиях по шкале Госнера, когда их размеры для жаб семейства Bufonidae максимальны (Ткаченко и др., 2015; Gosner, 1960), измеряли длину тела (L), длину хвоста (Lcd), общую длину тела с хвостом (L + Lcd), а также наибольшую ширину тела (LtCr). При прорыве передних конечностей (42–44 стадии) измеряли L и Lcd, а при выходе на сушу и полной резорбции хвоста (47 стадия по шкале Госнера) – L.

Для сравнения привлекали литературные данные по размножению и раннему развитию других зеленых жаб рода *Bufotes* Rafinesque 1815, а также собственные неопубликованные результаты. Так, при сопоставлении размерных показателей личинок и жаб сразу после метаморфоза использовали рожденную в лаборатории молодь двух диплоидных видов: западной (*B. viridis* (Laurenti 1768)) (Шараповские карьеры, Одинцовский городской округ, Московская обл.) и восточной (*B. sitibundus* (Pallas 1771)) (село Джаба, Ахтынский р-н, Республика Дагестан) зеленых жаб. Потомство от этих видов получали единовременно с *B. baturae* и выращивали по аналогичной методике.

Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ Microsoft Excel и STATISTICA for Windows 8.0. Рассчитывали среднюю арифметическую и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах признаков (min–max). Так как гипотеза о нормальности распределения выборки во всех случаях была отклонена, статистическую значимость наблюдаемых различий оценивали при помощи непараметрического U-критерия Манна–Уитни (Uэмп), а взаимосвязь между признаками определяли расчетом коэффициента корреляции Спирмена (r). Для изучения морфометрической изменчивости личинок батурской жабы в сравнении с другими представителями рода применяли многофакторный дискриминантный анализ.

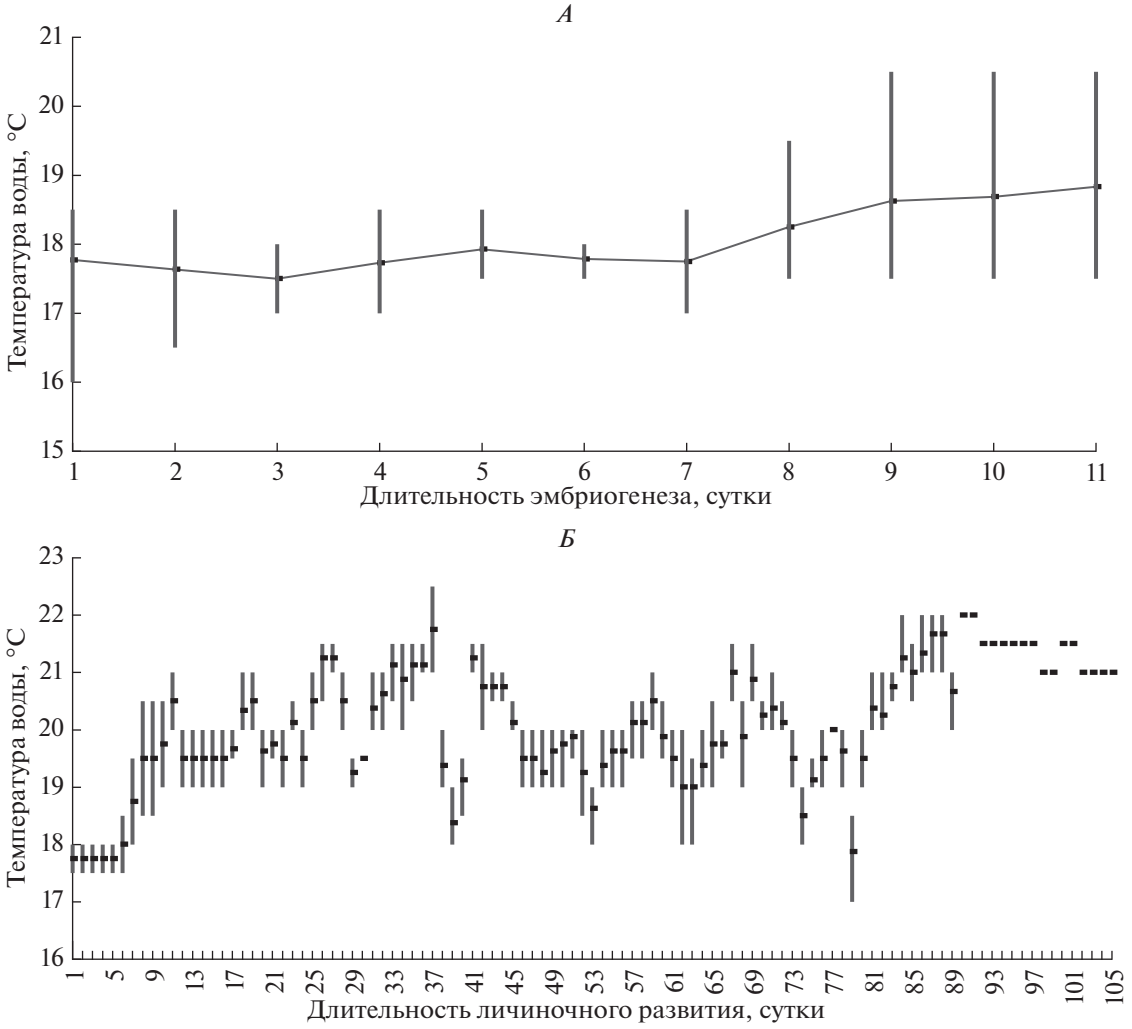

Рис. 1. Температурный режим (среднее по восьми повторностям) в период: *А* – эмбриогенеза и *Б* – личиночного развития *Bufotes baturae* в лабораторных условиях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные для лабораторного размножения самки и самцы *B. baturae* по длине тела находились у верхнего предела изменчивости, приводимой для данного вида. Так, Тоймастов (1989) указывал, что взрослые самки батурской жабы из ближайшего к Сасык-Булаку локалитета – термального источника в урочище Суман на южном берегу оз. Яшилькуль, имели длину тела 50.0–68.3 мм (M = 57.96), а самцы – 45.6–57.4 мм (M = = 50.31). У измеренных Кондратовой с соавторами (2020) взрослых батурских жаб из Сасык-Булака длина тела составляла 41.9–70.0 мм (M = 57.44) для самок и 49.1–59.3 мм (M = 54.81) для самцов.

За период икрометания масса некоторых животных зачастую не только не уменьшалась, но даже увеличивалась (табл. 1), что многократно наблюдалось и у других Bufonidae (Кидов, Матушкина, 2015; Кидов и др., 2017; Kidov et al., 2014; Matushkina et al., 2020).

Сравнение плодовитости батурской жабы из Сасык-Булака с другими видами зеленых жаб представляет определенные трудности из-за непрерывно изменяющихся представлений об объеме рода *Bufotes* (Dufresnes et al., 2019). Большинство сведений по репродуктивной биологии, приводимых в прошлом для *B. viridis* и некоторых других признаваемых на тот момент таксонов (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999, 2012), могли относиться к другим самостоятельным видам разной плоидности. Однако из некоторых работ, в которых приводится детализация региона исследований, можно почерпнуть информацию о плодовитости самок конкретных видов (табл. 2).

В сравнении с другими представителями рода плодовитость самок *B. baturae* из Сасык-Булака

Таблица 1. Размерные и репродуктивные показатели *Bufotes baturae* (среднее по восьми повторностям)

Показатель			$\frac{M \pm SD}{\text{min–max}}$
Длина тела взрослых особей, мм	Самки		$\frac{62.01 \pm 2.063}{58.28–64.17}$
	Самцы		$\frac{56.29 \pm 1.936}{53.69–58.75}$
Масса тела взрослых особей, г	Самки	перед икрометанием	$\frac{29.76 \pm 2.492}{25.90–32.93}$
		после икрометания	$\frac{29.57 \pm 2.429}{26.10–33.00}$
	Самцы	перед икрометанием	$\frac{20.70 \pm 2.379}{17.73–23.92}$
		после икрометания	$\frac{20.74 \pm 2.509}{16.40–24.00}$
Количество яиц в кладке, шт.			$\frac{1421.0 \pm 322.10}{882–1850}$
Толщина икряного шнура, мм			$\frac{3.17 \pm 0.380}{2.55–4.09}$
Диаметр зародыша, мм			$\frac{1.69 \pm 0.201}{1.18–2.19}$

можно считать относительно низкой, схожей лишь с другим мелким представителем рода – диплоидной *B. surdus* (Boulenger 1891). Учитывая, что в наших исследованиях мы использовали самых крупных самок из этого локалитета, нельзя исключать, что минимальная и средняя плодовитость у батурской жабы в природе еще ниже.

Изменчивость диаметра зародышей у *B. baturae* широко перекрывается с этим показателем у других изученных представителей рода (табл. 2). Ранее Писанец (1987) утверждал, что размеры зародыша полиплоидных видов существенно больше, чем у диплоидов, и эти различия видны даже невооруженным взглядом. Согласно приведенному выше сравнению, такое утверждение безосновательно.

Поскольку длительность стадий раннего развития у бесхвостых амфибий обусловлена многими факторами (температура, освещение, изначальная плотность генерации, условия питания и др.), то сопоставить значения этого показателя у разных видов возможно только в лаборатории при схожих условиях содержания (табл. 2). *B. baturae* в сравнении с другими изученными представителями рода характеризуется схожей продолжительностью эмбрионального и личиночного развития (табл. 3).

Визуально личинки батурской жабы на 39–41 стадиях развития по шкале Госнера были более крупными, при этом обладали относительно узким, коротким телом и длинным хвостом, по сравнению с другими изученными нами представителями рода, например *B. sitibundus* и *B. viridis* (рис. 2). Проведенные измерения морфометрических показателей подтвердили это наблюдение (табл. 4, рис. 3): личинки *B. baturae* статистически значимо превосходили личинок этих видов по значениям L (Uэмп = 10 ($p \le 0.01$) и Uэмп = 3 ($p \le 0.01$) соответственно), Lcd (Uэмп = 0 ($p \le 0.01$) и Uэмп = 0 ($p \le 0.01$)), и Lcd/(L + Lcd) (Uэмп = 96 ($p \le 0.01$) и Uэмп = 33 ($p \le 0.01$)), но уступали по L/(L + Lcd) (Uэмп = 96 ($p \le 0.01$) и Uэмп = 33 ($p \le 0.01$)) и LtCr/(L + Lcd) (Uэмп = 49 ($p \le 0.01$) и Uэмп = 5 ($p \le 0.01$)).

Вероятно, удлинение тела и хвоста у личинок батурской жабы является следствием адаптации к обитанию в проточных водоемах, в отличие от лимнофильных личинок диплоидных *B. sitibundus* и *B. viridis*. Также мы регулярно отмечали, что личинки *B. baturae* в условиях лаборатории выпрыгивают на высоту до 1.0–1.5 см над поверхностью воды, особенно при включении освещения или при резком движении у контейнера. Для личинок других видов зеленых жаб этой поведенческой ре-

Таблица 2. Сравнительная характеристика некоторых показателей размножения и развития у зеленых жаб рода *Bufotes*

Вид	Условия	Показатель						Источник
		плодовитость самок, яиц	диаметр зародыша, мм	длительность эмбриогенеза, сут	длина тела с хвостом у предличинок при выходе из яйца, мм	длительность личиночного развития, сут	длина тела молоди после метаморфоза, мм	
Диплоиды (2*n*)								
Bufotes balearicus	Природа	5687–17602	–	–	–	–	–	Castellano et al., 2004
Bufotes boulengeri	Природа	2960	1.08–1.45	–	–	–	13.35–18.29	Hussein, Darwish, 2000; Akef, 2013
	Лаборатория	3069–4378	1.00–1.60	8–9	2.8–3.7	40–218	10.70–19.00	Матушкина и др., 2019, 2020
Bufotes latastii	Лаборатория	31–10149	0.80–1.90	4–8	2.0–4.3	68–178	12.30–15.80	Кидов и др., 2016; Матушкина и др., 2020; Matushkina et al., 2020
Bufotes perrini	Лаборатория	–	–	–	–	48–111	10.90–15.50	Матушкина и др., 2020
Bufotes sitibundus	Природа	6600–36950	1.33–1.80	–	–	–	22.80–23.00	Алекперов, 1978; Başkale et al., 2011; Yaghobi et al., 2018
	Лаборатория	–	–	8–10	–	51–92	12.03–16.05	Наши данные
Bufotes surdus	Природа	338–2019	1.40	–	–	–	–	Parvaresh, 2016
Bufotes viridis	Природа	5000–30000	2.34–2.35	–	3.0–4.0	–	–	Писанец, 2007
	Лаборатория	–	–	–	–	–	13.16–14.98	Наши данные
Триплоиды (3*n*)								
Bufotes baturae	Лаборатория	882–1850	1.18–2.19	8–11	2.26–4.31	–	12.98–18.85	Наши данные
Тетраплоиды (4*n*)								
Bufotes oblongus	Лаборатория	1904–2560	–	–	–	–	–	Писанец, 1987
Bufotes pewzowi	Природа	2182–2623	1.40–1.75	3.0–4.0	2.25–2.55	–	10.50–18.00	Боркин, Кузьмин, 1988; Dujseba-yeva et al., 2004; Кузьмин и др., 2017
	Лаборатория	2000–2500	–	–	–	–	18.0–23.0	Орлова, Утешев, 1986

Таблица 3. Длительность раннего развития у *Bufotes baturae* (среднее по восьми потомствам)

Показатель		$\frac{M \pm SD}{\text{min–max}}$
Длительность инкубации яиц, сут	До выхода первых предличинок	$\frac{2.2 \pm 0.46}{2–3}$
	До выхода всех предличинок	$\frac{3.1 \pm 0.35}{3–4}$
Длительность развития от выхода из шнура, сут	До начала экзогенного питания первых личинок	$\frac{5.5 \pm 0.52}{5–6}$
	До начала экзогенного питания всех личинок	$\frac{7.3 \pm 0.71}{6–8}$
Общая длительность эмбриогенеза от откладки яиц, сут	До начала экзогенного питания первых личинок	$\frac{8.5 \pm 0.53}{8–9}$
	До начала экзогенного питания всех личинок	$\frac{10.4 \pm 0.74}{9–11}$
Длительность личиночного развития, сут	До выхода на сушу первой жабы после метаморфоза	$\frac{48.8 \pm 5.50}{42–57}$
	До выхода на сушу последней жабы после метаморфоза	$\frac{88.4 \pm 4.57}{84–94}$
Общая длительность раннего развития от откладки яиц, сут	До выхода на сушу первой жабы после метаморфоза	$\frac{58.3 \pm 3.99}{53–64}$
	До выхода на сушу последней жабы после метаморфоза	$\frac{98.8 \pm 4.62}{94–105}$

Таблица 4. Морфометрические показатели ($M \pm SD$/min–max) личинок трех видов *Bufotes* на 39–41 стадиях развития по шкале Госнера (Gosner, 1960)

Показатель, мм	*Bufotes baturae* (Памир) ($n = 25$)	*Bufotes sitibundus* (Дагестан) ($n = 25$)	*Bufotes viridis* (Московская обл.) ($n = 25$)
L	$\frac{18.18 \pm 1.225}{16.17–20.26}$	$\frac{15.05 \pm 1.029}{12.88–16.87}$	$\frac{14.58 \pm 1.06}{12.60–16.31}$
Lcd	$\frac{26.80 \pm 1.568}{23.72–30.57}$	$\frac{19.66 \pm 1.565}{14.26–22.06}$	$\frac{17.29 \pm 1.959}{12.6–21.6}$
LtCr	$\frac{7.63 \pm 0.837}{6.37–9.71}$	$\frac{7.37 \pm 0.860}{5.74–9.03}$	$\frac{7.12 \pm 0.556}{6.08–8.18}$
L + Lcd	$\frac{44.99 \pm 2.077}{40.26–49.00}$	$\frac{34.71 \pm 1.992}{29.11–37.75}$	$\frac{31.87 \pm 2.344}{27.81–36.41}$
L/(L + Lcd)	$\frac{0.40 \pm 0.018}{0.37–0.44}$	$\frac{0.43 \pm 0.025}{0.39–0.51}$	$\frac{0.46 \pm 0.032}{0.38–0.44}$
Lcd/(L + Lcd)	$\frac{0.59 \pm 0.018}{0.56–0.63}$	$\frac{0.57 \pm 0.025}{0.49–0.61}$	$\frac{0.54 \pm 0.032}{0.44–0.62}$
LtCr/(L + Lcd)	$\frac{0.17 \pm 0.019}{0.14–0.21}$	$\frac{0.21 \pm 0.022}{0.16–0.25}$	$\frac{0.22 \pm 0.012}{0.19–0.25}$

Рис. 2. Личинки трех видов *Bufotes* (слева направо: *B. sitibundus*, *B. viridis* и *B. baturae*) на 39–41 стадиях развития.

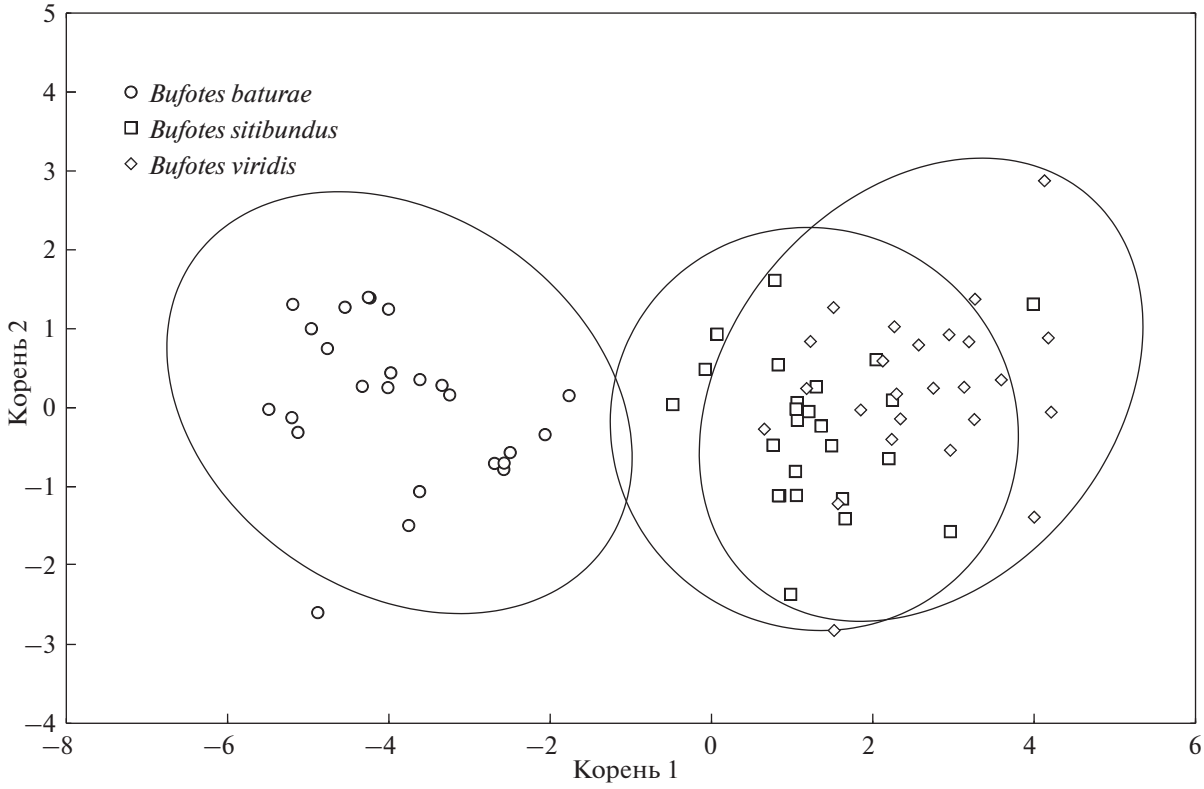

Рис. 3. Распределение выборок личинок трех видов *Bufotes* по комплексу морфометрических признаков (L, Lcd, LtCr) в пространстве дискриминантных функций.

Таблица 5. Размерные показатели предличинок, личинок и молоди после метаморфоза у *Bufotes baturae*

Показатель		*n*	$\frac{M \pm SD}{\text{min–max}}$
Общая длина (L + Lcd) предличинки при отделении от икряного шнура, мм		190	$\frac{2.99 \pm 0.419}{2.26–4.31}$
Общая длина (L + Lcd) личинки в начале экзогенного питания, мм		200	$\frac{10.98 \pm 0.630}{8.73–12.64}$
Размеры личинки при прорыве передних конечностей, мм	L + Lcd	206	$\frac{46.00 \pm 2.361}{36.6–52.87}$
	Lcd	204	$\frac{29.67 \pm 2.171}{16.96–34.92}$
	L	208	$\frac{16.28 \pm 0.882}{9.85–19.31}$
Длина тела (L) молоди при выходе на сушу, мм		205	$\frac{15.58 \pm 0.842}{12.98–18.85}$

акции мы никогда не наблюдали. Возможно, эта особенность поведения позволяет личинкам уходить от преследования хищных рыб (*Diptychus* Steindachner 1866, *Schizopygopsis* Steindachner 1866 и *Schizothorax* Heckel 1838), которые встречаются в нижнем течении населяемых ими ручьев на Памире.

До момента выхода на сушу молодые *B. baturae* сохраняли темный, почти черный цвет, тогда как личинки других изученных нами видов (*B. bou-*

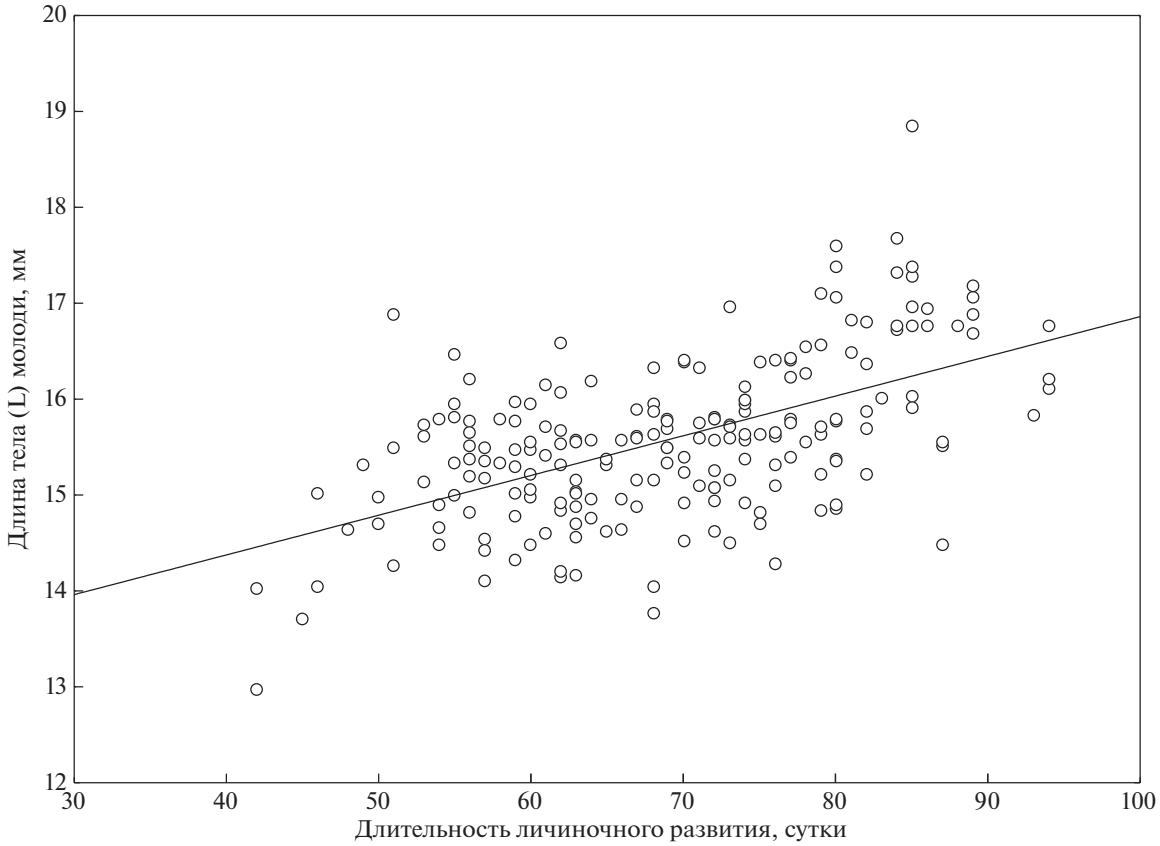

Рис. 4. Длина тела (L) молоди *Bufotes baturae* при выходе на сушу в зависимости от длительности личиночного развития.

lengeri, *B. latastii*, *B. sitibundus*, *B. viridis*) уже после 39–41 стадий начинали светлеть вплоть до болотно-зеленого с хорошо заметными темными пятнами. Вероятно, темная окраска личинок и взрослых батурских жаб позволяет им интенсивнее прогреваться в условиях высокогорий. Увеличение числа меланистических особей у горных видов земноводных и пресмыкающихся отмечалось и ранее (Туниев, 1990).

Длина тела полученных в лаборатории сеголетков сразу после метаморфоза (12.98–18.85 мм) (табл. 5) в среднем была несколько меньше, чем у восьми особей, отловленных в урочище Сасык-Булак в августе 2018 г. (15.10–19.95 мм, 17.21 ± 1.653). Позднее личинки в природном водоеме уже не наблюдались, поэтому можно заключить, что отловленные сеголетки выходили на сушу последними. В лаборатории нами была отмечена статистически значимая зависимость длины тела при выходе на сушу ($r = 0.52$, $p \leq 0.05$) от длительности личиночного развития, т.е. самые последние выходящие на сушу молодые жабы в среднем являлись и самыми крупными (рис. 4). В связи с этим можно предположить, что средняя длина тела сеголетков в природе сопоставима со средними размерами полученных в лаборатории животных.

В целом, батурские жабы по многим анализируемым признакам (размерные характеристики предличинок, личинок и сеголетков после метаморфоза, длительность раннего развития) схожи с другими представителями рода. Низкая плодовитость у этого вида, по всей видимости, обусловлена мелкими размерами взрослых самок. Это может объясняться ограниченными пищевыми ресурсами высокогорной пустыни и небольшой продолжительностью жизни.

Для личинок батурской жабы отмечен ряд адаптивных особенностей (темная окраска и удлиненный хвост), которые, по всей видимости, позволяют им более успешно развиваться в ручьях высокогорий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность Л.Я. Боркину (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) за ценные замечания при работе над рукописью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алекперов А.М., 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм. 264 с.

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: ABF. 576 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.

Боркин Л.Я., Кузьмин С.Л., 1988. Земноводные Монголии: видовые очерки // Земноводные и пресмыкающиеся Монгольской Народной Республики. Общие вопросы. Земноводные. М.: Наука. С. 30–197.

Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В., 2012. Западные Гималаи как арена необычного триплоидного видообразования у зеленых жаб группы *Bufo viridis* // Отчетная научная сессия по итогам работ 2011 г. СПб: Зоологический институт РАН. С. 10–12.

Кидов А.А., Матушкина К.А., 2015. Плодовитость самок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) в искусственных условиях // Вестник Бурятского государственного университета. № 4 (1). С. 75–80.

Кидов А.А., Матушкина К.А., Блинова С.А., Африн К.А., 2017. Лабораторное размножение кубинской жабы, *Peltophryne empusa* Cope, 1862 // Современная герпетология. Т. 17. № 1–2. С. 36–43. https://doi.org/10.18500/1814-6090-2017-17-1-2-36-43

Кидов А.А., Матушкина К.А., Литвинчук С.Н., Блинова С.А., Африн К.А., Коврина Е.Г., 2016. Первый случай размножения жабы Латаста *Bufotes latastii* (Boulenger, 1882) в лабораторных условиях // Современная герпетология. Т. 16. № 1–2. С. 20–26. https://doi.org/10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-20-26

Кондратова Т.Э., Иволга Р.А., Иванов А.А., Кидова Е.А., Литвинчук С.Н., Кидов А.А., 2020. К вопросу о видовой идентификации азиатских полиплоидных зеленых жаб рода *Bufotes* по стандартным морфометрическим признакам // Актуальные вопросы зоологии, экологии и охраны природы: Материалы научно-практической конференции. М.: ЗооВетКнига. С. 65–70.

Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.

Кузьмин С.Л., 2012. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.

Кузьмин С.Л., Дунаев Е.А., Мунхбаяр Х., Мунхбаатар М., Оюунчимэг Ж., Тэрбиш Х., 2017. Земноводные Монголии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 302 с.

Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А. и др., 2012. Необычное триплоидное видообразование у зеленых жаб комплекса *Bufo viridis* высокогорной Азии // Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского. Минск: ИООО “Право и экономика”. С. 160–165.

Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Пасынкова Р.А., Розанов Ю.М., 2016. Природная полиплоидия у амфибий // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 3, Биология. № 3. С. 77–86. https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.314

Литвинчук С.Н., Скоринов Д.В., Пасынкова Р.А., Кидов А.А., Матушкина К.А. и др., 2019. Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода *Bufotes* (Bufonidae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки.

№ 1 (25). С. 80–93.
https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-9

Матушкина К.А., Кидов А.А., 2013. Репродуктивная биология талышской жабы (*Bufo eichwaldi*) в Ленкоранской низменности // Современная герпетология. Т. 13. № 1/2. С. 27–33.

Матушкина К.А., Кидов А.А., Литвинчук С.Н., 2017. Первые результаты лабораторного размножения батурской жабы, *Bufotes baturae* Stoeck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999 // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. Т. 22. № 5–1. С. 955–959.
https://doi.org/10.20310/1810-0198-2017-22-5-955-959

Матушкина К.А., Кидов А.А., Серякова А.А., 2017а. Выращивание личинок узкоареальных триплоидных жаб, *Bufotes baturae* (Stöck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999) с применением полнорационных кормов для аквариумных рыб // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. Т. 22. № 5–1. С. 960–964.
https://doi.org/10.20310/1810-0198-2017-22-5-960-964

Матушкина К.А., Кидов А.А., Шульга А.В., 2019. Размножение и гибридизация магрибской жабы, *Bufotes boulengeri* (Lataste, 1879) в лабораторных условиях // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 2 (26). С. 129–136.
https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-13

Матушкина К.А., Кидов А.А., Серякова А.А., 2020. Применение полнорационных кормов для рыб в зоокультуре жаб рода *Bufotes* (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (29). С. 36–45.
https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-1-4

Матушкина К.А., Неверова А.О., Иволга Р.А., 2020а. Особенности роста и развития батурской жабы *Bufotes baturae* (Stöck, Schmid, Steinlein and Grosse, 1999) на различных кормах // Естественные и технические науки. № 2 (140). С. 82–86.
https://doi.org/10.25633/ETN.2020.02.06

Орлова В.Ф., Утешев В.К., 1986. Тетраплоидная жаба группы *Bufo viridis* из Джунгарской Гоби // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. М.: Наука. С. 95–110.

Писанец Е.М., 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины. 312 с.

Писанец Е.М., 1992. Полиплоидия и отклонения в морфологии гонад у тетраплоидных жаб *Bufo danatensis* (Amphibia: Anura: Bufonidae) // Цитология и генетика. Т. 26. № 6. С. 35–39.

Писанец Е.М., 1987. Различия в кладке икры зеленой и данатинской жаб // Вестник зоологии. № 6. С. 80–81.

Терентьев П.В., Чернов С.А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.

Ткаченко О.В., Кидов А.А., Матушкина К.А., Блинова С.А., Африн К.А., 2015. Некоторые морфологические особенности развития личинок талышской (*Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008) и кавказской (*B. verrucosissimus* (Pallas, 1814)) жаб в лабораторных условиях // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. № 2. С. 6–13.

Тоймастов С.С., 1989. Особенности морфологии жаб из окрестностей оз. Яшилькуль на Памире // Известия Академии наук Таджикской ССР, отделение биологических наук. № 4 (117). С. 43–48.

Туниев Б.С., 1990. Герпетофауна уникальных колхидских лесов и ее современные рефугиумы // Почвенно-биогеоценологические исследования на Северо-Западном Кавказе. Пущино: Изд-во НТИ НЦ АН СССР. С. 55–70.

Akef M.S.A., 2013. Female reproductive cycle of the green toad (*Bufo boulengeri*) from northwestern Egypt // Russian Journal of Herpetology. Vol. 20. № 2. P. 97–104.
https://doi.org/10.30906/1026-2296-2013-20-2-97-104

Başkale E., Sayim F., Yıldırım Ş., Atatür M.K., Kaya U., 2011. Reproductive ecology and body size-fecundity relationships of the green toad, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768), in the Kocaçay Stream, İzmir, Turkey // Zoology in the Middle East. V. 52. № 1. P. 39–46.
https://doi.org/10.1080/09397140.2011.10638477

Castellano S., Gucco M., Giacoma C., 2004. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*) // Copeia. V. 2004. № 3. P. 659–664.
https://doi.org/10.1643/CE-03-182R2

Dubois A., Bour R., 2010. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia, Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768) // Zootaxa. V. 2447. P. 1–52.
https://doi.org/10.5281/zenodo.195113

Dufresnes C., Mazepa G.O., Jablonski D., Oliveira R.C., Wenseleers T. et al., 2019. Fifteen shades of green: The evolution of *Bufotes* toads revisited // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 141. P. 1–25.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106615

Dujsebayeva T., Arifulova I., Gnidenko E., Giacoma C., 2004. The study of the development of the Middle Asiatic tetraploid green toads (Amphibia: Bufonidae) with notes on some infraspecific and interspecific differences within *Bufo viridis* complex // Russian Journal of Herpetology. V. 11. № 3. P. 230–246.
https://doi.org/10.30906/1026-2296-2004-11-3-230-246

Gosner K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae // Herpetologica. V. 16. P. 183–190.

Hussein H., Darwish A.D.M., 2000. Variation in developmental duration and metamorphosis of the green toad, *Bufo viridis* in temporary ponds as an adaptation to desert environment // Pakistan Journal of Biological Sciences. V. 3. № 10. P. 1784–1789.
https://doi.org/10.3923/pjbs.2000.1784.1789

Kidov A.A., Matushkina K.A., Uteshev V.K., Timoshina A.L., Kovrina E.G., 2014. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) // Russian Journal of Herpetology. V. 21. № 1. P. 40–46.
https://doi.org/10.30906/1026-2296-2014-21-1-40-46

Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasynkova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu.A., Shabanov D.A., Crottini A.,

Borkin L.J., Rosanov J.M., Stöck M., 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 49. № 3. P. 233–239. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00612.x

Matushkina K.A., Kidov A.A., Litvinchuk S.N., 2020. Keeping, breeding and maintenance of zooculture of the Ladakh toad, *Bufotes latastii* (Boulenger, 1882) // Russian Journal of Herpetology. V. 27. № 5. P. 284–290. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2020-27-5-284-290

Parvaresh Z., Seddighi N., Roushenas F., Rahimi S., Hasani E. et al., 2016. Reproductive strategy and embryonic development of *Bufotes surdus annulatus* in Iran // Salamandra. V. 52. № 3. P. 230–242.

Stöck M., Frynta D., Grosse W.-R., Steinlein C., Schmid M., 2001. A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Pakistan // Asiatic Herpetological Research. V. 9. P. 77–100. https://doi.org/10.5962/bhl.part.15562

Stöck M., Schmid M., Steinlein C., Grosse W.-R., 1999. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions // Italian Journal of Zoology. V. 66. P. 215–232. https://doi.org/10.1080/11250009909356259

Yaghobi S., Vaissi S., Khas Z.T., Sharifi M., 2018. Effects of increased salinity on growth, development and survival in early life stages of the green toad *Bufotes variabilis* (Anura: Bufonidae) // Asian Herpetological Research. V. 9. № 2. P. 128–134. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.170083

FEATURES OF REPRODUCTION AND EARLY DEVELOPMENT IN THE BATURA TOAD (*BUFOTES BATURAE*, AMPHIBIA, BUFONIDAE), THE MOST HIGH-MONTANE AMPHIBIAN IN THE FORMER USSR, BASED ON THE RESULTS OF A LABORATORY STUDY

A. A. Kidov[1, *], R. A. Ivolga[1], T. E. Kondratova[1], E. A. Kidova[1]

[1]*Russian State Agrarian University, Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia*

**e-mail: kidov_a@mail.ru*

The Batura toad (*Bufotes baturae*) is a triploid species that inhabits the highlands of Afghanistan, Pakistan, and Tajikistan. In the eastern Pamirs (the vicinity of Lake Yashilkul, Murgab Administrative Region, Republic of Tajikistan), these animals reach an altitude of 3800 m above sea-level, thus representing the most high-montane amphibian found in the former Soviet Union. At the upper limit of their distribution, *B. baturae* live year-round near geothermal streams, where they breed and survive during the winter. It would be interesting to learn which features of reproduction and early development could have appeared in this species in high-montane conditions. In August 2018, we captured 8 pairs of adult *B. baturae* from a geothermal source in the Sasyk-Bulak natural boundary on the southern bank of Lake Yashilkul, from which offspring were obtained in the spring of 2019. The body length of adult females before breeding ranged 58.28–64.17 mm, the weight 25.90–32.93 g, in males 53.69–58.75 mm and 17.73–23.92 g, respectively. The fertility of females reached 882–1850 eggs. The vitellus diameter ranged 1.18–2.19 mm. At 16.0–20.5°C temperatures, the duration of egg incubation from laying to the exit of pre-larvae amounted to 2–4 days, and the total duration of embryogenesis before the start of exogenous feeding lasted 8–11 days. The total length of the body with the tail in the pre-larvae was 2.26–4.31 mm, in the larvae just started feeding, 8.73–12.64 mm. Larval development at 17.5–22.5°C lasted 42–94 days. It is noteworthy that the larvae of the Batura toad, compared to the other species of the genus (*B. sitibundus* and *B. viridis*), are characterized by a very long tail and a black body colour persisting until metamorphosis. Young toads came out on land with body lengths of 12.98–18.85 mm. There was a relationship between the body length of young toads and the duration of larval development ($r = 0.52$, $p \leq 0.05$). Thus, most parameters of reproduction and early development in the Batura toad fail to differ from other species of the genus *Bufotes*. The low fertility of *B. baturae* females may be accounted for by their small size. At the same time, the authors consider the dark colour and long tail in the larvae of this species to be adaptive features for living in high-altitude flowing reservoirs.

Keywords: polyploid green toad, reproductive biology, larval development, Pamirs, Tajikistan, Central Asia

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 165–172

УДК 591:9

Светлой памяти Эмиля Джапаровича Шукурова – инициатора и организатора изучения пространственно-временно́й изменчивости орнитокомплексов Киргизии

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ КЫРГЫЗСТАНА

© 2022 г. Ю. С. Равкин[a], *, Э. Давранов[a], И. П. Лебяжинская[b], Э. Ш. Касыбеков[c], А. Б. Курманкулов[c], Э. Э. Шукуров[c], Н. В. Тротченко[d], А. А. Жусупбаева[c], С. М. Цыбулин[a], М. И. Лялина[a]

[a]*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия*

[b]*Заповедник "Приволжская лесостепь", Пенза, 440031 Россия*

[c]*Экологическое движение Кыргызской Республики "Алейне", Бишкек, 720071 Кыргызская Республика*

[d]*Институт биологии Национальной академии наук Кыргызской Республики, Бишкек, 720071 Кыргызская Республика*

**e-mail: zm@eco.nsc.ru*

Поступила в редакцию 11.11.2020 г.
После доработки 20.04.2021 г.
Принята к публикации 21.04.2021 г.

Представлены результаты многомерного анализа данных, собранных в летний период. Суммарная протяженность учетных маршрутов около 1700 км. Сопоставление с аналогичным исследованием, выполненным ранее по вдвое меньшему объему исходных данных, позволило оценить репрезентативность собранных материалов и уточнить представления о пространственной неоднородности населения птиц Кыргызстана. Основными факторами среды, определяющими изменчивость орнитокомплексов, служат тип растительности, облесенность и провинциальные различия рельефа и климата. С ними в целом связано 38% дисперсии матрицы сходства населения птиц. Построенные по обоим массивам данных структурные графы и иерархические классификации демонстрируют высокую степень совпадения. Различия сводятся к чуть большей оценке силы связи изменчивости населения птиц с уровнем высот местности – в первом варианте расчетов, при меньшем объеме данных, и степенью облесенности – во втором. Информативность обеих классификаций, оцененная суммарной величиной объясненной дисперсии матрицы сходства анализируемых сообществ, различается незначительно. Показано, что экспертное разделение территории по населению птиц менее информативно, чем по результатам кластерного анализа.

Ключевые слова: население птиц, кластерный анализ, структурообразующие факторы, местообитания

DOI: 10.31857/S0044513421120102

Орнитофауна Кыргызстана изучена сравнительно полно (Янушевич и др., 1959, 1960; Янушевич, 1961). Современные знания о населении птиц этого своеобразного и весьма интересного в зоогеографическом отношении региона в общем недостаточны для широких обобщений. Тем не менее в начале XXI века были подведены предварительные итоги изучения орнитокомплексов Кыргызстана. Для этого использованы результаты количественных учетов птиц за май, июнь, июль в 159 местообитаниях (Шукуров и др., 2004, 2005). К 2020 г. общее количество изученных в летний период пространственных вариантов населения достигло 197. Это позволило повторить анализ собранных данных, но уже включая август. Мы сочли возможным проведение расчетов в среднем за весь летний период, поскольку пространственные тренды в орнитокомплексах как в первой, так и во второй половине лета, несмотря на сезонные изменения в жизни птиц, остаются почти неизменными (Равкин, 1984; Цыбулин, 2009).

Рис. 1. Места и годы проведения учетов птиц: *1* – Лебяжинская И.П., 1982–1990; *2* – Лебяжинская И.П., 1988; *3*, *4* – Давранов Э., 1992; *5* – Давранов Э., 2002–2003 и Катаевский В.Н., Цопов С.П., Кумушалиев Б.К., Старобинский М.Б., Воробьёв Г.Г., Остащенко А.Н., 1990; *6* – Тротченко Н.В., 2005–2006 и Жусупбаева А.А., 2004–2005; *7*, *8* – Тротченко Н.В., 2005–2006; *9* – Давранов Э., 1992 и Тротченко Н.В., 2005–2006; *10* – Шукуров Э.Э., Цыбулин С.М., 2004 и Шукуров Э.Э., 2005; *11* – Шукуров Э.Э., 2005; *12*, *13* – Курманкулов А.Б., 1989–1991; *14* – Шукуров Э.Д., 1986–1988 и Касыбеков Э.Ш., 1990; *15* – Касыбеков Э.Ш., 1987–1988 и Шукуров Э.Д., 1985–1988; *16* – Касыбеков Э.Ш., 1988 и Шукуров Э.Д., 1985–1988; *17*, *18* – Касыбеков Э. Ш., 1987–1988 и 1986–1988; *19* – Второв П.П., 1962–1964; *20* – Касыбеков Э.Ш., 1987–1988 и Шукуров Э.Д., 1985–1988; *21* – Касыбеков Э.Ш., 1986–1988.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Принципы и методы сбора и обработки материала подробно описаны ранее (Равкин, Ливанов, 2008). Птиц учитывали на маршрутах без ограничения ширины трансекта, с последующим пересчетом встреч по средневзвешенным (гармоническим) показателям дальности обнаружения. Для обобщения материалов, составления классификации населения птиц и выявления наиболее значимых структурообразующих факторов использован один из методов кластерного анализа – программа “Факторная классификация”. С ее помощью варианты сообществ объединяют в незаданное число групп так, чтобы дисперсия матрицы сходства орнитокомплексов была учтена такой классификацией в наибольшей степени. Оценка сходства проведена по коэффициенту Жаккара для количественных признаков. Иерархия типов и подтипов классификации соответствует очередности их формирования при доразбивке групп с помощью той же программы, а надтипов – по результатам повторной агрегации типов. Связь пространственной изменчивости орнитокомплексов и неоднородности местообитаний, а также общая информативность представлений оценены с помощью линейной качественной аппроксимации выделенными градациями факторов (вариант регрессионного анализа).

Материалы собраны за период с 15 мая по 31 августа в 1959–2006 гг. Суммарная протяженность учетных маршрутов составляет примерно 1700 км. Помимо авторов статьи, в сборе материала эпизодически принимали участие В.Н. Катаевский, С.П. Цопов, Б.К. Кумушалиев, М.Б. Старобинский, Г.Г. Воробьёв и А.Н. Остащенко. Кроме того, использованы данные Второва (1968) и Шукурова (1986). Места проведения учетных работ представлены на рис. 1. Названия видов птиц даны по: Иванов (1976), типов фауны – по: Штегман (1938) (с дополнениями).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Классификация орнитокомплексов

Орнитокомплексы Кыргызстана[1]:

I – естественных ландшафтов, садов и лесных посадок (кроме открытых околоводных)

1 – местообитаний очень низкой пригодности для птиц[2] (нивальных; лидируют по обилию, % –

[1] I–III – номера надтипов орнитокомплексов, 1–10 – типов, 1.1–10.2 – подтипов.

альпийская галка 40, жемчужный горный вьюрок 28, краснобрюхая горихвостка 11, темнобрюхий улар и большая розовая чечевица по 6; плотность населения – 6 особей/км^2; отмечено 15 видов / в том числе 2 фоновых; доля преобладающих по обилию типов фауны (10% и более) – 96% тибетского типа[3]);

2 – низкой степени пригодности местообитаний: высокогорных Аксай–Верхненарынской физико-географической провинции[4], а также пустынных, полупустынных, опустыненных и галечников (рогатый жаворонок и каменка-плясунья по 19, сизый голубь, бледная завирушка и полевой жаворонок по 4; 154; 129/31; 31 монгольского типа, 19 арктического, 15 европейского, 13 средиземноморского, 10 транспалеарктов);

2.1 – высокогорных (рогатый жаворонок 48, каменка-плясунья 18, жемчужный горный вьюрок 5, горная трясогузка 4, снежный воробей 3; 39; 51/7; 48 арктического типа фауны, 23 монгольского, 15 тибетского, 10 транспалеарктов);

2.2 – среднегорных и предгорных (каменка-плясунья 19, рогатый жаворонок 15, сизый голубь и бледная завирушка по 5, полевой жаворонок 4; 269; 106/40; 32 монгольского типа фауны, 17 европейского, 15 арктического, 14 средиземноморского, 10 транспалеарктов);

3 – местообитаний низкой степени пригодности высокогорных и среднегорных скал и осыпей (кеклик 29, каменная овсянка 22, плешанка 14, индийская пеночка 9, каменка 6; 103; 29/13; 47 монгольского типа фауны, 37 средиземноморского);

4 – высокой степени пригодности альпийских и субальпийских лугов (гималайский вьюрок 27, горный конёк 10, красношапочный вьюрок 6, лесной конёк и клушица по 5; 276; 84/34; 50 тибетского типа фауны, монгольского и европейского по 15);

5 – очень высокой степени пригодности открытых местообитаний, кроме альпийских и субальпийских лугов (черноголовый чекан и скворец по 8, желтоголовая трясогузка и коноплянка по 7, горный конёк 6; 359; 147/51; 34 европейского типа фауны, 22 транспалеарктов, 15 тибетского, 12 средиземноморского);

5.1 – высокогорных лугов и степей (темнобрюхий улар 84, клушица 16; 62; 2/2; 84 тибетского типа фауны, 16 монгольского);

5.2 – среднегорных лугов (горный конёк 19, черноголовый чекан 13, полевой жаворонок 9, коноплянка и красношапочный вьюрок по 6; 306; 67/29; 30 транспалеарктов, 29 тибетского типа фауны, 21 европейского)

5.3 – среднегорных степей (скворец 13, желтоголовая трясогузка 10, черноголовый чекан и серая славка по 8, коноплянка 6; 257; 119/50; 40 европейского типа фауны, 20 транспалеарктов, 14 тибетского типа);

5.4 – предгорных степей (желчная овсянка 10, коноплянка 9, скворец, полевой и домовый воробьи по 6; 570; 79/52; 36 европейского типа фауны, 25 средиземноморского, 21 транспалеарктов);

6 – очень высокой степени пригодности облесенных и мозаичных по облесенности и закустаренности местообитаний (зарничка 9, чечевица 7, зеленая пеночка 6, черногрудый воробей и черный дрозд по 5; 617; 211/79; 33 европейского типа фауны, 19 китайского, 14 средиземноморского, 10 транспалеарктов);

6.1 – хвойных и мелколиственных лесов, стланников и тугаев (зарничка 17, зеленая пеночка и чечевица по 10, красношапочный вьюрок и седоголовый щегол по 4; 540; 172/61; европейского и китайского типов фауны по 26, 17 сибирского);

6.2 – широколиственных лесов и садов (черный дрозд 15, желтогрудый князёк 9, серая мухоловка и большая горлица по 8, рыжешейная синица 7; 844; 129/52; 43 европейского типа фауны, средиземноморского и китайского по 19);

6.3 – лесных посадок, кустарников, лугов и лугостепей с кустарниками (черногрудый воробей 11, чечевица 7, скворец 6, береговая ласточка 5, серая славка 4; 613; 163/73; 34 европейского типа фауны, 19 средиземноморского, 16 транспалеарктов, 13 китайского типа);

II – антропогенных ландшафтов, кроме садов и лесных посадок (застроенных, рудеральных и рекреационных территорий и агроценозов).

7 – очень высокой степени пригодности (городов, исключая парки и сады, поселков, кошар, животноводческих ферм, свалок и полей; домовый и полевой воробьи 26 и 16, сизый голубь 7, майна 5, рогатый жаворонок 4; 1515; 141/66; 49 транспалеарктов, 18 средиземноморского типа фауны, 15 европейского);

7.1 – участков многоэтажной застройки городов (городская ласточка 36, домовый воробей 31, сизый голубь 17, майна 10, черный стриж 2; 4795; 23/21; 67 транспалеарктов, 18 средиземноморского типа фауны);

7.2 – участков одноэтажной застройки городов, поселков, кошар и животноводческих ферм

[2] Степень пригодности местообитаний для сообществ птиц в целом оценена экспертно по гидротермическому режиму (по: Селянинов, 1928), т.е. по соотношению тепла и влаги, которое через продуктивность и кормность биоценозов определяет плотность населения птиц.

[3] Далее эти показатели приведены в таком же порядке, в соответствующих случаях без значка "%" или указания единицы пересчета (км^2).

[4] Если не указана принадлежность к определенной провинции, характеристики орнитокомплексов относятся ко всем обследованным территориям.

(домовый и полевой воробьи 28 и 18, сизый голубь 6, майна и рогатый жаворонок по 5; 2052; 122/62; 49 транспалеарктов, средиземноморского и европейского типов фауны по 15);

7.3 – свалок (домовый воробей 31, майна 27, чёрный коршун и деревенская ласточка по 9, черная ворона 7; 238; 28/16; 55 транспалеарктов, 10 европейского типа фауны);

7.4 – полей зерновых (воробьи – полевой 17, черногрудый 11 и домовый 10, желчная овсянка и сизый голубь по 8; 606; 83/43; 43 транспалеарктов, 33 средиземноморского типа фауны, 18 европейского);

7.5 – клеверных полей, залежей и черных паров (серая славка 14, желчная овсянка 13, желтая трясогузка и полевой воробей по 6, теньковка 5; 163; 48/29; 31 европейского типа фауны, 30 транспалеарктов, 27 средиземноморского типа);

III – водно-околоводных местообитаний

8 – низкой степени пригодности (высокогорных и предгорных рек и их пойм; горная и маскированная трясогузки 25 и 19, серая славка 9, черногрудый воробей 6, бурая оляпка 5; 190; 46/25; 32 транспалеарктов, 17 европейского типа фауны, 13 китайского);

9 – малых озер, прудов и болот (чомга 21, лысуха 19, чибис 17, чирок-трескунок 11, ходулочник 5; 208; 71/20; 59 транспалеарктов).

9.1 – низкой степени пригодности (малых высокогорных озер; шилохвость 35, огарь 23, черношейная поганка и чомга по 10, травник 8; 48; 17/8; 35 сибирского типа фауны, 23 монгольского, 20 транспалеарктов);

9.2 – высокой степени пригодности малых среднегорных и предгорных озер, прудов и болот (чомга и лысуха по 21, чибис 18, чирок-трескунок 12, ходулочник 5; 261; 68/22; 61 транспалеарктов).

10 – очень высокой степени пригодности (крупных и средних рек на всех высотах, озера Иссык-Куль и их берегов; малый зуек 19, перевозчик 14, травник 13, горная и маскированная трясогузки 9 и 7; 3314; 50/36; 70 транспалеарктов, 10 монгольского типа фауны);

10.1 – рек (горная трясогузка 35, перевозчик 27, маскированная и белая трясогузки 18 и 5, бурая оляпка 4; 1180; 36/17; 68 транспалеарктов);

10.2 – озера Иссык-Куль (малый зуек 26, травник 18, перевозчик 9, огарь 7, шилохвость 6; 8114; 30/29; 71 транспалеарктов, 12 монгольского типа фауны).

В классификации населения птиц первой половины лета выделено 3 надтипа сообществ, 15 типов и 4 подтипа (Шукуров и др., 2004), а летнего периода в целом – 3 надтипа, 10 типов и 16 подтипов. В сумме число типов и подтипов, соответственно, равно 19 и 26, т.е. на большем материале прослежена и бóльшая дробность разделения сообществ. Состав таксонов в целом сходен, хотя на меньшем по объему материале выявлено большее влияние высот местности (поясности), а на большем количестве данных прослежено влияние облесенности. На среднелетних показателях удалось связать деление на таксоны со степенью пригодности местообитаний. О ней судили по неоднородности гидротермического режима, который определяет плотность населения птиц в сумме по всем видам. С увеличением абсолютных высот местности и соответствующим изменением соотношения тепло- и влагообеспеченности общее обилие птиц и число фоновых видов уменьшается. То же было прослежено в ранее обследованных горных регионах. Максимальные значения суммарного обилия свойственны селитебным местообитаниям из-за их высокой антропогенной кормности. В водно-околоводных местообитаниях то же прослежено для крупных и средних рек и особенно озера Иссык-Куль. В нем велико суммарное количество потребляемых птицами беспозвоночных, рыб и фитомассы.

Доля представителей тибетского, монгольского и реже арктического типа фауны по обилию больше всего на высокогорных территориях, европейского типа и транспалеарктов – в открытых и мозаичных по облесенности местообитаниях, а транспалеарктов – в селитебных участках и водно-околоводных сообществах. Представители этих типов фауны преобладают почти повсеместно. Реже в число преобладающих входят представители китайского типа фауны, которых больше в мозаичных местообитаниях. Доля средиземноморских видов, как правило, тоже велика, но без четкой направленности изменений по высотам, а участие сибирских видов – нигде не достигает 10%.

Пространственно-типологическая структура сообществ

На уровне типа населения птиц основной ряд изменений совпадает с абсолютными высотами местности и уровнем пригодности для птиц местообитаний. Этот ряд отличий определяет гидротермический режим через продуктивность и кормность биоценозов (рис. 2). Пригодность местообитаний последовательно увеличивается от нивальных местообитаний, через высокогорные Аксай-Верхненарынские и аридные среднегорно-предгорные опустыненные и галечниковые участки, скалы и осыпи, к местообитаниям высокой степени пригодности альпийско-субальпийских лугов к открытым и облесенным в той или иной степени местообитаниям (типы 1–6). В трехмерном факторном пространстве граф сходства может быть ориентирован так, что каждый из трех надтипов занимает отдельную плоскость. При этом плотность населения птиц, их

Таблица 1. Пространственно-типологическая организация летнего населения птиц Кыргызстана (доля учтенной дисперсии, %)

Фактор, режим	Индивидуально	Нарастающим итогом
Тип растительности	22	22
Облесенность	22	30
Провинциальные различия рельефа и климата	12	38
Степень пригодности местообитаний для птиц	10	40
Высоты местности	7	41
Водность	5	41
Проточность	5	41
Режимы классификационные	33	–
структурные	25	–
Все режимы	35	–
Все факторы и режимы	–	46

общее и фоновое видовое богатство неуклонно увеличиваются с уменьшением высоты местности. Исключение составляют лишь альпийские и субальпийские луга. Здесь общее видовое богатство населения непропорционально меньше из-за малого числа обследованных участков и невысокой изменчивости этих местообитаний.

Таким образом, ряд изменений на графе связан со степенью пригодности местообитаний дифференцированно по надтипам населения птиц. В естественных ландшафтах суши неоднородность орнитокомплексов определяют абсолютные высоты местности и степень облесенности – через гидротермический режим. В антропогенных местообитаниях на уровне подтипа на степень пригодности их для птиц влияют: застроенность, этажность, рудеральность, рекреационное использование, распашка и состав возделываемых сельскохозяйственных культур. В водно-околоводных местообитаниях по структурному графу сходства сообществ прослежены различия в степени пригодности местообитаний в зависимости от размера водотоков и водоемов, а также их проточности.

Организация неоднородности орнитокомплексов

Судя по результатам индивидуальной оценки связи между изменчивостью населения и отдельных факторов среды, максимальную значимость имеют тип растительного покрова и степень облесенности местообитаний (по 22% дисперсии). Почти вдвое меньше сила связи с провинциальными различиями ландшафтов и степенью пригодности для птиц местообитаний. В четыре раза меньше связь с водностью и проточностью (табл. 1). При этом существенное приращение в информативности, оцениваемой по доле снятой ими дисперсии, дают лишь первых три фактора из всех приведенных в таблице (по 8%), четвертый фактор учитывает всего 2% дисперсии, а пятый – 1%. Последних два фактора (водность и проточность) полностью скоррелированы с предыдущими. Интегральная информативность всех факторов среды равна 41% дисперсии. Классификационные и структурные режимы учитывают несколько меньшую долю неоднородности матрицы сходства, увеличивая общую информативность всего на 5%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Шукуров (1987, 2016) экспертно (умозрительно по сходству) разделил животное население Кыргызстана на три группы в соответствии с рельефом и абсолютными высотами местности: 1 – предгорно-равнинную, 2 – котловинно-долинную и 3 – горную. Последнюю из этих групп он дополнительно подразделил на две подгруппы – среднегорную и высокогорную. Для каждой из этих групп он выделил ряды местообитаний (пустыни и полупустыни; степи; луга альпийские; субальпийские и прочие; пашни; поймы, тугаи; лесные насаждения и сады; болота, пруды, озера; реки, ручьи; кустарники; леса арчовые; еловые и пихтовые; лиственные; скалы, осыпи, галечники; города, поселки, кошары и фермы). К сожалению, учеты птиц нередко проводили по группам этих биотопов, поэтому в полном соответствии с делением Э.Д. Шукурова подразделить орнитокомплексы оказалось невозможным, хотя оба варианта (его и наш формализованный) близки. В частности, нами по сходству были объединены сообщества предгорий, котловин и долин; а также пустынь, полупустынь и степей независимо от уровня высот. Кроме того, отдельно рассмотрено население птиц оз. Иссык-Куль. Информативность такого деления обследованных орнитокомплексов по матрице коэффициентов сходства со-

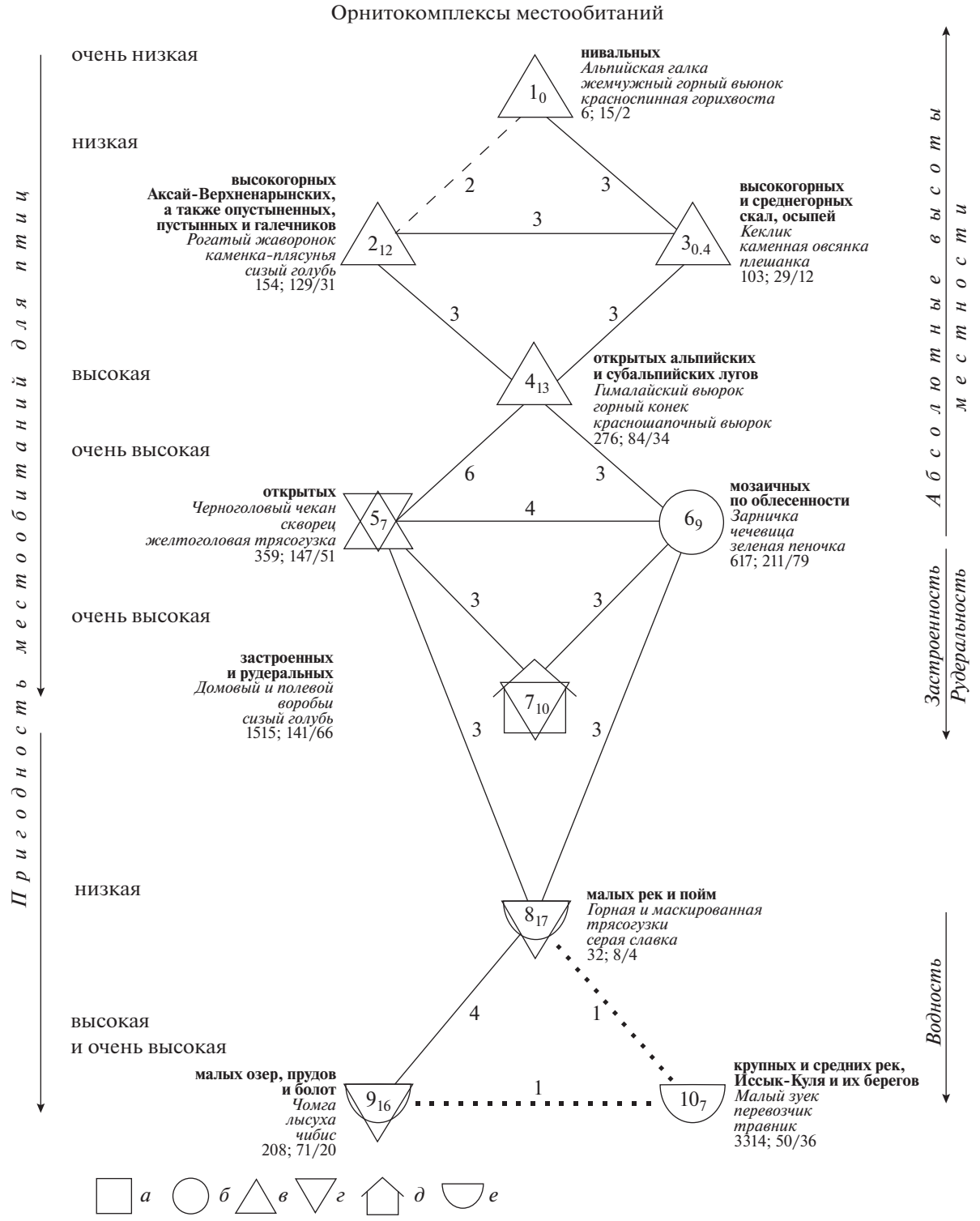

Рис. 2. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Кыргызстана. Сплошные линии – сверхпороговые связи; прерывистые – доминирующие, при отсутствии сверхпороговых; пунктир – дополнительные. Цифры рядом с ними – межклассовое сходство. Цифрами внутри значков отмечены номера таксонов классификации, индекс при них – сходство наборов, вошедших в таксон. Рядом со значками – названия местообитаний, занятых таксоном, лидирующие виды; плотность населения; и через дробь – число встреченных и фоновых видов. Стрелки – направления основных изменений (тренды) и факторы среды, коррелирующие с ними. Местообитания: *а* – лесные; *б* – кустарниковые; *в* – открытые, относительно бедные; *г* – открытые, богатые; *д* – поселки; *е* – водоемы.

ставила 33% дисперсии. Экспертное разделение летнего населения птиц Кыргызстана, судя по учтенной дисперсии, почти в 1.5 раза менее информативно, чем по результатам кластерного анализа учетных данных.

Анализ изменчивости летнего населения птиц Кыргызстана с использованием примерно вдвое большего по объему материала, собранного не только с мая по июль, но и в августе после усреднения за лето в целом, дал в общем сходные результаты. Это говорит о достаточном количестве данных по обследованной части республики. На более представительном материале прослежена несколько бóльшая дробность совокупности сообществ. Состав групп сходен, при этом на меньшем объеме данных оценка связи с высотами местности была выше, но меньше с облесенностью. Во втором случае удалось выявить связь неоднородности орнитокомплексов с пригодностью местообитаний для птиц. Ее оценивали по гидротермическому режиму и плотности их населения. Максимальные значения силы связи с пространственной неоднородностью населения птиц получены для типа растительности и степени облесённости. Общая информативность представлений об организации летнего населения птиц Кыргызстана соответствует 46% дисперсии матрицы сходства сообществ. Это в 1.5 раза меньше, чем значение, полученное при анализе населения птиц Алтая в первой половине лета, хотя первые места по значимости занимают те же факторы – тип растительности, гидротермический режим и облесенность (Цыбулин, 2009). По Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинам на первых трех местах по силе и общности связи были близкие факторы – состав лесообразующих пород, облесенность и зональность (подзональность) (Равкин Е.С., Равкин Ю.С., 2005). При этом индивидуальные оценки по ним заметно выше, чем в горных регионах, особенно на Алтае. По интегральной оценке связи со всеми значимыми факторами (59%) орнитокомплексы вышеупомянутых равнин занимают промежуточное положение между Тянь-Шанем и Алтаем.

Эти различия в неоднородности населения птиц обследованных регионов обусловлены спецификой рельефа и увлажнения. Кыргызстан характеризуется максимальной расчлененностью рельефа. Поэтому периодическая смена местообитаний при экстремальной погоде для птиц не представляет труда. Вследствие этого увеличивается сходство разнородных орнитокомплексов в пределах одного и того же ущелья и уменьшается общность между сообществами типологически сходных, но пространственно разобщенных местообитаний. Аридность Тянь-Шаня заметно увеличивает итоговую неоднородность населения птиц. На Алтае расчлененность территории в целом меньше, а площади, занимаемые отдельными ландшафтами, больше. Этим затрудняются местные перекочевки птиц по высотным поясам. При значительной площади поясов требуется больше времени на перемещение птиц. Это способствует увеличению дискретности орнитокомплексов, а плавность смены ландшафтов на Алтае, напротив, увеличивает континуальность населения птиц. На Тянь-Шане неоднородность летнего населения птиц в общем больше, чем на равнинах и особенно по сравнению с орнитокомплексами гор Алтая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, увеличение объема материала за счет большего числа обследованных местообитаний и расширения сроков работ на один месяц не увеличило информативности представлений о территориальной неоднородности населения птиц Кыргызстана. Это свидетельствует, во-первых, о достаточности собранных данных для решения поставленных задач. Во-вторых, при дополнительном анализе удалось связать объяснение неоднородности орнитокомплексов с пригодностью для птиц местообитаний. Показана бóльшая информативность результатов формализованной классификации сообществ птиц по сравнению с использованием экспертных (умозрительных) представлений о сходстве орнитокомплексов и связи его с неоднородностью среды. Сходство в организации населения птиц Тянь-Шаня, Алтая и равнин Северной Евразии свидетельствует о значительной степени фрактальности орнитокомплексов (самоподобию целого и его частей). Различия связаны с большей расчлененностью рельефа на Тянь-Шане и с эпизодическими местными перекочевками птиц между соседними местообитаниями и соответственно с бóльшей похожестью населения птиц отдельных ущелий, по сравнению со сходством в растительности. Это приводит к меньшему сходству орнитокомплексов типологически близких местообитаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, выполнены по теме министерства науки и высшего образования РФ № 0247-2021-002.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Второв П.П., 1968. Биоэнергетика и биогеография некоторых ландшафтов Терскей-Ала-Тоо. Фрунзе: Илим. 167 с.

Иванов А.И., 1976. Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 276 с.

Равкин Ю.С., 1984. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука. 364 с.

Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.

Равкин Е.С., Равкин Ю.С., 2005. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск: Наука. 304 с.

Селянинов Г.Т., 1928. О сельскохозяйственной оценке климата // Труды метеорологии. Вып. 20. С. 165–167.

Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая. Новосибирск: Наука. 236 с.

Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. М.-Л. Т. 1. Вып. 2. 157 с.

Шукуров Э.Д., 1986. Птицы еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим. 156 с.

Шукуров Э.Д., 1987. Население наземных позвоночных животных // Атлас Киргизской ССР. Т. I. Природные условия и ресурсы. Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР. М. С. 118–119.

Шукуров Э.Д., 2016. Зоогеография Кыргызстана. Бишкек. 186 с.

Шукуров Э.Э., Касыбеков Э.Ш., Шукуров Э.Д., Курманкулов А.Б., Лебяжинская И.П., Давранов Э., 2004. Классификация летнего населения птиц Тянь-Шаня // Облік птахів: Підходы, методики, результаты. Житомир. С. 139–143.

Шукуров Э.Э., Касыбеков Э.Ш., Шукуров Э.Д., Давранов Э., Курманкулов А.Б., 2005. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Тянь-Шаня // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири. Барнаул. С. 230–233.

Янушевич А.И., 1061. Биогеографический обзор птиц Киргизии // Птицы Киргизии. Т. 3. С. 5–58.

Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А., Семёнова Н.И., 1959, 1960. Птицы Киргизии. Т. 1 и 2. Фрунзе: Изд-во АН Киргизской ССР. 229 и 273 с.

SPATIO-TYPOLOGICAL STRUCTURE AND ORGANIZATION OF SUMMER BIRD POPULATIONS IN KYRGYZSTAN

Yu. S. Ravkin[1], *, E. Davranov[1], I. P. Lebyazhinskaya[2], E. Sh. Kasybekov[3], A. B. Kurmankulov[3], E. E. Shukurov[3], N. V. Trotchenko[4], A. A. Zhusupbaeva[3], S. M. Tsybulin[1], M. I. Lyalina[1]

[1] Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

[2] "Privolzhskaya forest-steppe" Nature Reserve, Penza, 440031 Russia

[3] "Aleine" Ecological Movement of the Kyrgyz Republic, Bishkek, 720071 Kyrgyz Republic

[4] Institute of Biology, National Academy of Sciences of the Kyrgyz Republic, Bishkek, 720071 Kyrgyz Republic

**e-mail: zm@eco.nsc.ru*

The results of multivariate analyses of the data obtained during the summer period in Kyrgyzstan, Central Asia are presented. The total length of the survey routes amounted to about 1700 km. A comparison with a similar study carried out earlier using half of the initial data makes it possible to assess the representativeness of the collected material and to clarify the perception of the spatial heterogeneity of bird populations in Kyrgyzstan. The main environmental factors that determine the variations in bird populations are the type of vegetation, afforestation, and provincial differences in topography and climate. These combined account for 38% of the similarity matrix variance of bird populations. Structural graphs and hierarchical classifications constructed from both data sets demonstrate high-degree coincidence. The differences come to a slightly higher estimate of the strength of the relationship between the variability of bird populations and terrain elevations in the first try of calculation using a smaller amount of data, versus the degree of afforestation in the second, complete try. The information content of both classifications, estimated by the total value of the explained variance of the similarity matrix of the assemblages analyzed, differs insignificantly. The expert division of the territory using bird populations is shown to be less informative than the results of cluster analyses.

Keywords: bird assemblage, cluster analysis, structure-forming factors, habitats

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 173–201

УДК 598.279(4/5)

РОЛЬ ХИЩНИКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ. 4. “ПАРАДОКС ХИЩНИЧЕСТВА” В ГОРОДАХ И ЕГО ВЕРОЯТНЫЕ ПРИЧИНЫ

© 2022 г. Н. С. Морозов*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

**e-mail: morozovn33@gmail.com*

Поступила в редакцию 08.10.2020 г.
После доработки 16.06.2021 г.
Принята к публикации 20.06.2021 г.

Феномен повышенной плотности и довольно высокой успешности размножения видов-жертв в условиях высокой плотности населения, а нередко и внушительного видового богатства хищников, о котором шла речь в предыдущем сообщении, наблюдается не только в российских городах. В последние два десятилетия он обсуждается на примере птиц и млекопитающих, населяющих американские и западноевропейские урболандшафты, под названием “парадокс хищничества в городах”. Цель настоящего, заключительного сообщения – рассмотрение причин данного явления. Наиболее правдоподобное объяснение этого парадокса – в городах ослаблен удельный прессинг хищников (в пересчете на одну особь, пару или попытку размножения видов-жертв) благодаря наличию и доступности дополнительных, в том числе альтернативных, кормов для хищников. Для таких хищников, как врановые птицы и чайки, этим дополнением служат, в том числе, антропогенные корма. Для более специализированных хищников основным дополнением к обычному набору видов-жертв и заменителем некоторых из них (урбофобов) становятся в первую очередь полные и некоторые частичные синантропы, многочисленные в городах. Такие виды, как сизый голубь, домовый воробей, серая крыса и др., поневоле “принимающие на себя” значительную часть прессинга со стороны городских хищников, очевидно, упрощают процесс освоения урболандшафтов для других видов-жертв. Некоторые синурбисты также становятся частой добычей. Сверх того, абиотическая среда современных городов (электрическое освещение, более мягкий климат, конструктивные особенности зданий) предоставляет хищникам дополнительные возможности для добывания корма. По всей видимости, в некоторых случаях значимый вклад в ослабление пресса хищничества вносят и “виды-покровители” – в первую очередь из числа самих хищников, а также такие, как рябинник. Благодаря их жесткому оборонительному поведению против хищников другие виды, поселившиеся по соседству с ними, оказываются под некоторой защитой. Однако ценотическая значимость “покровительства”, особенно в городских условиях, пока исследована слабо.

Ключевые слова: урбанизация, городская экология, экология питания, межвидовые взаимодействия, отношения “хищник–жертва”, прессинг хищничества, антропогенные корма, синантропы, синурбисты, комменсализм, защитные гнездовые ассоциации, паразитизм, отношения “хозяин–паразит”, синэргистические эффекты

DOI: 10.31857/S0044513422020064

Данное сообщение завершает серию публикаций, посвященных специфике отношений между птицами и хищниками в городских ландшафтах (Морозов, 2021, 2021а, 2022). В первом сообщении были вкратце подытожены сведения о составе видов-урбанистов и о процессе быстрого формирования своеобразных городских популяций, который известен как синурбизация и который в последние 50–70 лет приобрел внушительные масштабы (Морозов, 2021). Обзор литературы показывает, что в освоении урболандшафтов добиваются успеха птицы и млекопитающие из разных отрядов и семейств, представители многих экологических групп, занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разной степенью социальности и пластичности поведения.

Изученность механизмов синурбизации, особенно синэкологических аспектов этого процесса, пока оставляет желать лучшего. Например, непонятно, почему на природных территориях городов появлению и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе потенциальных конкурентов, не препятствуют те ценотические факторы, которые в биотопах природных ландшафтов

удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях. Отсутствие или низкую численность в городах некоторых ключевых видов хищников часто называют одной из главных исходных причин формирования повышенных локальных плотностей гнездования птиц-урбанистов. Однако в городах высока численность кошек, собак, крыс. Среди синурбистов немало хищников. Некоторые из них, в частности птицы-орнитофаги, достигают в городах не только высокой плотности населения, но и значительных показателей успешности размножения.

Во втором сообщении обсуждались альтернативные гипотезы об ослаблении и усилении прессинга хищников в урболандшафтах (Морозов, 2021а). Было показано, что сведения о репродуктивных потерях видов-жертв, обусловленных деятельностью хищников в городах, противоречивы. В пользу и против каждой из гипотез свидетельствует, прямо или косвенно, немало доводов и фактов. Разные группы видов-жертв (например, дуплогнездники и открыто гнездящиеся) в разной степени уязвимы перед теми или иными разорителями гнезд, поэтому в одном и том же городе потери могут быть понижены у одних видов и повышены у других. Судить о правильности мнений применительно к прессингу, оказываемому хищниками на взрослых особей видов-жертв, пока не представляется возможным из-за острой нехватки фактических данных.

Для изучения специфики отношений “хищник-жертва” в урболандшафтах очевидный интерес представляют те города, в которых синурбизация у ключевых видов хищников началась раньше, чем у видов-жертв, или одновременно с ними. В предыдущем сообщении автор попытался оценить итоги подобной последовательности событий в некоторых российских городах (Морозов, 2022). В результате был сделан вывод о том, что формирующиеся или уже сформировавшиеся городские популяции некоторых важных хищников не являются трудно преодолимым препятствием для синурбизации ряда жертв, в том числе и открыто гнездящихся видов, чьи кладки и птенцы особенно доступны для разорителей гнезд, таких как врановые птицы. У некоторых видов-жертв не только плотность, но и доля успешных гнезд в городских биотопах оказывается сравнительно высокой или, во всяком случае, не низкой.

Сочетание повышенной плотности и довольно высокой успешности размножения видов-жертв с высокой плотностью населения, а нередко и с внушительным видовым богатством хищников наблюдается не только в российских городах. В последние два десятилетия этот феномен обсуждается на примере наземных позвоночных (главным образом птиц и млекопитающих), населяющих американские и западноевропейские урболандшафты, как своего рода парадокс (Sorace, 2002; Shochat, 2004; Shochat et al., 2006; Rodewald et al., 2011; Buxton, Benson, 2015; Seress, Liker, 2015; Rivera-López, MacGregor-Fors, 2016; Marzluff, 2017; Eötvös et al., 2018; Grade et al., 2021), в том числе под названием “парадокс хищничества в городах” (Stracey, 2011; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Rodewald, Gehrt 2014; Jokimäki et al., 2020; Gámez et al., 2021; Mirkin et al., 2021).

Например, многие британские города, в частности Лондон (The Breeding Birds ..., 2002; Self, 2014; Woodward et al., 2017), имеют богатое население птиц, хотя изобилуют хищниками, о чем упоминалось ранее на примере некоторых хищных млекопитающих (Морозов, 2021а; см. также Sims et al., 2008). Английские орнитологи и териологи практически не употребляют термин “синурбисты”, но сути это не меняет. На Британских о-вах городские популяции многих видов птиц, например перепелятника (*Accipiter nisus*), вяхиря (*Columba palumbus*), кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*), обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*), сороки (*Pica pica*), европейской черной вороны (*Corvus corone corone*), крапивника (*Troglodytes troglodytes*), лесной завирушки (*Prunella modularis*), зарянки (*Erithacus rubecula*), черного (*Turdus merula*) и певчего (*T. philomelos*) дроздов, дерябы (*Turdus viscivorus*), лазоревки (*Parus caeruleus*), большой синицы (*P. major*), зеленушки (*Chloris chloris*) и др., характеризуются сравнительно высокими или повышенными локальными плотностями гнездования (Mason, 2000; Tratalos et al., 2007; Fuller et al., 2009; Evans et al., 2009a, 2011 и др.).

Проверка гипотез о механизмах парадокса хищничества и всего комплекса представлений о специфике процессов в системе “хищники–жертвы” в городах на конкретных данных, “с цифрами на руках”, – актуальная задача для будущих исследований, которую вряд ли удастся решить за короткое время. Например, во втором сообщении отмечались методические трудности изучения прессинга хищников на взрослых птиц, в особенности – вычленения потерь, обусловленных нападениями хищников, из показателей общей смертности взрослых особей видов-жертв в городских и негородских ландшафтах (Морозов, 2021а). В результате – почти полное отсутствие таких сведений, хотя бы по некоторым видам-жертвам. Между тем для проверки синэкологических гипотез необходимы многолетние данные о плотности населения, продуктивности размножения, причинах смертности, спектрах питания и др. на модельных территориях одновременно у многих видов.

Цель настоящего сообщения – обсудить наиболее вероятные причины парадокса хищничества в городах. Некоторые специалисты объясняют это явление своеобразной структурой трофических пирамид и пищевых сетей в урболандшафтах, точнее –

нарушением жесткой зависимости между трофическими уровнями. По их мнению, нарушение происходит вследствие поступления извне дополнительных кормовых ресурсов (собственно антропогенных, а также кормов, появляющихся благодаря возрастанию биологической продуктивности некоторых городских биотопов в результате деятельности человека) на нижние уровни (bottom-up effect) и ослаблением удельного прессинга хищников (top-down effect) (Shochat, 2004; Shochat et al., 2006; Fischer et al., 2012; Seress, Liker, 2015). При этом многие исследователи указывают на частое отсутствие в городах хищников высшего трофического уровня. Оно приводит к экологическому высвобождению некрупных хищников "среднего" трофического уровня, делает возможным рост их численности в городах выше обычного (Crooks, Soulé, 1999; Fischer et al., 2012; Rodewald, Gehrt 2014; Seress, Liker, 2015 и др.). Однако, согласно данной системе предположений, даже в таких случаях благодаря антропогенным кормовым ресурсам и повышенной суммарной плотности/биомассе видов-жертв (см. ниже), а возможно и благодаря пониженной эффективности некоторых хищников-урбанистов, зачастую происходит не усиление, а ослабление удельного прессинга хищников. Плотность населения хищников повышена, а давление с их стороны в пересчете на особь, пару и/или гнездо видов-жертв, напротив, понижено (Shochat, 2004; Fischer et al., 2012).

Доводы и факты "за" и "против" представления об ослаблении прессинга хищников на популяции жертв в городах были рассмотрены нами во втором сообщении (Морозов, 2021а). Вообще говоря, (сверх)высокие плотности населения видов-жертв уже сами по себе дают основание предполагать не повышенные, а в среднем пониженные или умеренные относительные потери среди потомства и взрослых особей, в том числе – из-за хищников, если только большие потери не компенсируются, например, иммиграцией. Однако трудно вообразить, что у большинства синурбистов, представляющих виды с очень разной биологией, в том числе такие, которые не используют напрямую антропогенные ресурсы, из года в год сверхвысокие плотности гнездования формируются не за счет воспроизводства в пределах самого урболандшафта, а благодаря "сверхпритоку" особей извне. Более того, само своеобразие городских популяций, усиление их поведенческих и экологических признаков в ходе синурбизации свидетельствуют о том, что пополнение этих популяций осуществляется преимущественно за счет особей, появляющихся на свет и развивающихся в урбанизированной среде.

Ранее нами приводились примеры очень высокой разоряемости гнезд черного дрозда хищниками в трех парках Манчестера в Англии (Groom, 1993) и в одном из парков Щецина в Польше (Wysocki et al., 2004; Wysocki, 2005, 2005a). Однако, во-первых, плотность гнездования черного дрозда в этих парках (4.7–8.9 пар/10 га в Манчестере и 10–14 пар/10 га в парке им. С. Ковнаса в Щецине) была как раз не очень высокой по английским и центральноевропейским меркам (см. Морозов, 2021), а во-вторых, неизвестно, были ли такие гнездовые потери типичны внутри этих двух городов или носили исключительный, локальный характер. Во всяком случае, низкая доля успешных гнезд в парках Манчестера (~5%) была нетипична, "антирекордна" среди британских показателей успешности гнездования вида (28–44%), полученных в других городах и в сельских районах (Groom, 1993). Большие потери у черного дрозда также могли быть характерны лишь для определенного периода формирования популяций хищников в этих городах. Последнее предположение – очередное напоминание об исключительной важности многолетних исследований (Tomiałojć, 2011).

Все же многочисленность в городах некоторых видов врановых птиц, кошек, собак и еще ряда хищников – очевидный факт (Eötvös et al., 2018; Jokimäki et al., 2020), с которым представление об ослаблении прессинга хищников и подтверждающие его сведения, казалось бы, не согласуются. Благодаря чему прессинг может быть ослаблен?

Наиболее правдоподобное предположение – благодаря наличию и доступности дополнительных, в том числе альтернативных кормовых ресурсов для хищников, причем и для всеядных разорителей гнезд, и для тех, которые добывают главным образом взрослых птиц (Chace, Walsh, 2006; Rodewald et al. 2011; Fischer et al., 2012; Rodewald, Gehrt 2014; Барановский, Иванов, 2016 и др.). "Кормовые субсидии" предоставляются как непосредственно в форме антропогенных кормов, которые поедаются хищниками или/и их жертвами, так и опосредованно в форме тех ресурсов и человеческой деятельности, которые повышают биологическую продуктивность городских местообитаний (например, внесение органических удобрений на озеленяемых территориях). Кроме того, абиотическая среда современных городов предоставляет хищникам некоторые дополнительные возможности для добывания не только антропогенных, но и "традиционных" кормов. Наконец, некоторый вклад в ослабление пресса хищничества в урболандшафтах могут вносить "виды-покровители", в частности, из числа самих хищников.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ

Очевидно, что для некоторых хищных и всеядных млекопитающих, ястребиных птиц, чаек и врановых, этими ресурсами являются, в том числе, и антропогенные корма. Имеются ввиду отхо-

ды мясозаготовки, сбитые на дорогах животные, пищевые отбросы, корма для домашних животных, те продукты, которыми горожане осознанно подкармливают диких животных, и т.п. (см., например, Galushin, 1971; Fedriani et al., 2001; Jerzak, 2001; Marzluff et al., 2001; Contesse et al., 2004; Kristan et al., 2004; Marzluff, Neatherlin, 2006; Urban carnivores ..., 2010; Kumar et al., 2014; Newsome et al., 2014; Lewis et al., 2015; Барановский, Иванов, 2016; Fuirst et al., 2018; Kövér et al., 2019). Разумеется, антропогенные корма далеко не всегда оказываются безвредным и полноценным дополнением, тем более заменителем, естественных кормов (Annett, Pierotti, 1999; Murray et al., 2015, 2016; Seress, Liker, 2015), и в подобных случаях его активные потребители загоняют себя в экологическую ловушку.

Многие антропогенные корма потребляются (главным образом) не хищниками, а видами-жертвами. Однако места скопления таких кормов, например кормушки для мелких птиц, весьма привлекательны для хищников тем, что возле них концентрируется их потенциальная добыча. Так, в Англии в пригородном парке возле Рединга были получены, правда с применением искусственных гнезд с перепелиными яйцами (закрепленных на ветвях на высоте 1–2 м), подтверждения того, что вблизи используемых кормушек (на расстоянии ~5 м) может возрастать разоряемость кладок неспециализированными хищниками. Основными разорителями искусственных гнезд оказались сорока, сойка (*Garrulus glandarius*) и, реже, каролинская белка (*Sciurus carolinensis*) (Hanmer et al., 2017).

Для более специализированных хищников в урболандшафтах основным дополнением к обычному набору видов-жертв и заменителем некоторых из них (урбофобов и т.п.) оказываются в 1-ю очередь полные и некоторые частичные синантропы – в силу их “изначальной” многочисленности (Frimer, 1989, 1989a; Goszczyński et al., 1993; Šťastný et al., 2005; Solonen, Ursin, 2008; Cava et al., 2012; Newsome et al., 2014; Dykstra, 2018; Solonen et al., 2019). Есть основания предполагать, что поневоле “принимая на себя” значительную часть прессинга со стороны хищников, они упрощают процесс освоения городов другим видам-жертвам.

Например, синантропная форма сизого голубя (*Columba livia* f. *domestica*) играет ключевую роль в питании городских популяций, а также мигрирующих и зимующих в урболандшафтах особей сапсана (*Falco peregrinus*) (Формозов, 1947; Гавриленко, 1970; Cade, Bird, 1990; Ratcliffe, 1993; Luniak, 1995; Cade et al., 1996; Rejt, 2001; Serra et al., 2001; Drewitt, Dixon, 2008; Fraissinet, De Rosa, 2010; Drewitt, 2014; Калякин, 2009, 2014, 2015; Калякин, Брунова, 2018, 2019) и номинативного подвида тетеревятника (*Accipiter gentilis*) (Гавриленко, 1970; Белик, 2003; Матус, 2003; Rutz, 2004; Rutz et al., 2006, 2006a; Красная книга города Москвы, 2011; Калякин, 2014; Барановский, Иванов, 2016; Solonen et al., 2019), а в некоторых городах – существенную роль в питании других хищников. Например, в г. Терре-Хот на западе штата Индиана в США его доля в добыче ястреба Купера (*Accipiter cooperii*) в течение двух зим (1999–2001 гг.) составила 21% по числу особей (Roth, Lima, 2003). В Дели среди добычи индийского черного коршуна (*Milvus migrans govinda*), принесенной в гнезда в 2013 г., сизарь составил 13% по числу объектов и 16% по массе (Kumar et al., 2014). В Павии в Северной Италии во 2-й половине 1980-х гг. на этого голубя приходилось по массе 18% годового рациона серых неясытей (*Strix aluco*) (Galeotti et al., 1991). В прошлом на тетеревятника возлагались надежды в плане ограничения численности серой вороны (*Corvus cornix*) в Москве и ближнем Подмосковье (например, см. Самойлов, 1984), которые не вполне оправдались, в том числе, вероятно, и по причине изобилия сизаря как более привлекательной жертвы. Собственно, и сама серая ворона (Рахилин, 2002; Нумеров, Бардин, 2013), как и некоторые другие представители рода *Corvus* (например, Курдюков, 2014; Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017), с большей или меньшей результативностью охотятся на сизых голубей.

Иногда сизарь бывает внушительно представлен даже в городском рационе некрупных видов хищных птиц, таких как обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*) (Yalden, 1980; Šťastný et al., 2005; Sumasgutner et al., 2013, 2014) и сипуха (*Tyto alba*) (Campbell et al., 1987). В Праге в 1986–1989 гг. сверхплотная (в среднем ~3 пары/км^2) популяция обыкновенной пустельги существовала в первую очередь за счет обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*): в годовом рационе в целом 51% по числу особей. Однако многим соколам приходилось летать на значительные расстояния, например на пригородные поля, чтобы добывать этого грызуна. Незадолго до вылета птенцов, когда потребление ими пищи существенно возрастало, родители не могли себе позволить дальних полетов за кормом, и многие были вынуждены охотиться на обитавших по соседству птиц, таких как домовый воробей (*Passer domesticus*), черный дрозд и птенцы сизого голубя. Позже, в августе и сентябре, обычным зрелищем становились совместные нападения взрослых и молодых пустельг на молодняк и насиживающих самок сизаря (Šťastný et al., 2005 и источники в этом очерке).

Домовый воробей в городах – значимый, а иногда преобладающий по числу особей вид в рационах ряда видов хищников, в частности перепелятника (Frimer, 1989; McGrady, 1991; Bell et al., 2010; Seress et al., 2011; Барановский, Иванов, 2016), ястреба Купера (Cava et al., 2012), дербника (*Falco columbarius*) (James, 1988; Sodhi et al., 1990,

1992; Sodhi, Oliphant, 1993), чеглока (*Falco subbuteo*) (Fiuczynski, 1988; Fiuczynski et al., 2010), обыкновенной пустельги (Yalden, 1980; Romanowski, 1996; Kübler et al., 2005 и др.), серой неясыти (Harrison, 1960; Bogucki, 1967; Wendland, 1980; Galeotti et al., 1991; Goszczyński et al., 1993; Zalewski, 1994; Schulz, Massow, 1998 и др.), ушастой совы (*Asio otus*) (von Dathe, 1988), сипухи (Campbell et al., 1987; Milchev et al., 2006) и даже отдельных пар сапсана (до 12% по числу добытых особей) (Sömmer, 1989, цит. по: Luniak, 1995). Отметим, что первое место домового воробья в добыче перепелятника констатировалось не только для отдельных городов, но и в масштабе целых областей Западной и Центральной Европы, характеризующихся высокой плотностью людского населения (Frimer, 1989; Newton, 2010).

Как подчеркивалось ранее (Морозов, 2021а), сдвиги в сторону орнитофагии при обитании в городах у таких хищников, как обыкновенная пустельга, серая неясыть и сипуха – это чаще всего следствие высокой доли именно домового воробья в их добыче. Однако существенное уменьшение его численности, произошедшее во многих европейских городах в последние десятилетия, местами, по-видимому, отразилось на рационах этих хищников. В некоторых случаях они изменились в обратном направлении, а именно в направлении увеличения доли мышевидных грызунов (Milchev et al., 2006; Gryz, Krauze-Gryz, 2019). Автор еще коснется этого вопроса ниже на примере серой неясыти.

Серая крыса (*Rattus norvegicus*) в урбанизированных ландшафтах нередко/периодически играет существенную роль в питании сов, например ушастой совы (Pirovano et al., 2000) и серой неясыти (Galeotti et al., 1991; Ranazzi et al., 2001; Gryz, Krauze-Gryz, 2019; см. также Grzędzicka et al., 2013), в частности, в Москве (рис. 1) и ближнем Подмосковье (Шариков и др., 2009; Sharikov, Makarova, 2014; Калякин, 2011, 2012, 2014, 2015; Калякин В.Н. и др., 2015; Артамонов, Калякин, 2019 и др.). В рационе длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*), жившей зимой 2009/2010 гг. в лесном массиве Главного ботанического сада РАН в Москве, доля пасюка составила почти 8% по числу особей и четверть по массе (Калякин, 2010). Филин (*Bubo bubo*) в тех областях Евразии, где участки его обитания заходят в урбанизированные ландшафты, добывает этого грызуна, местами наряду с черной крысой (*Rattus rattus*), в больших количествах (Marchesi et al., 2002; Sándor, Ionesco, 2009; Shin et al., 2013). На окраине г. Хургада на востоке Египта добыча пары пустынных филинов (*Bubo ascalaphus*), выкармливавших трех птенцов, состояла из серой крысы на 66% по числу особей и на 89% по массе; еще 12% всех съеденных ими жертв оказались домовыми мышами (*Mus musculus*) (Sándor, Moldován, 2010).

На юго-западе Британской Колумбии в Канаде – в агломерации городов Ванкувер, Ричмонд, Бернаби и др. – в ряде точек в пределах 847 км^2 доля серой и черной крыс в добыче виргинского филина (*Bubo virginianus*) варьировала от 1 до 43%, положительно коррелируя с относительной площадью городской застройки на участках обитания этого хищника (от 0 до 93%) (Hindmarch, Elliott, 2014). Аналогичная корреляция там недавно выявлена также у сипухи (относительная площадь застройки от 0 до 95%, доля крыс в добыче от 0 до 37%) (Hindmarch, Elliott, 2015) и полосатой неясыти (*Strix varia*) (площадь застройки от 54 до 90%, доля крыс от 28 до 83%) (Hindmarch, Elliott, 2015a). Прежде рацион сипухи в Ванкувере на 26.5% по числу особей и более чем на 60% по массе состоял из серой крысы (Campbell et al., 1987).

Даже в добыче индийского черного коршуна в Дели, которая в гнездовой период 2012–2013 гг. состояла в основном из отходов мясозаготовки и мясопереработки, а также из сизых голубей и некоторых других птиц, серая крыса составила 9% по числу объектов и ~18% по массе (Kumar et al., 2014).

Реже ключевые роли в качестве альтернативной добычи играет домовая мышь, вероятно, вследствие меньшей доступности для хищников, обусловленной ее образом жизни, но иногда такое все-таки наблюдается. В том же Ванкувере в рационе сипухи четыре десятилетия тому назад она численно преобладала (42.5%), существенно опережая в этом отношении даже серую крысу (Campbell et al., 1987). Спектр питания резко отличался от спектров в негородских ландшафтах Британской Колумбии, где эта сова кормится преимущественно полевками, в основном полевкой Таунсенда (*Microtus townsendii*) (Campbell et al., 1987; Hindmarch, Elliott, 2015). Однако в последнее время на территории городской агломерации, включающей Ванкувер, домовая мышь уже не имела существенного значения в питании сипухи (Hindmarch, Elliott, 2015).

В рационе ушастых сов, зимовавших в населенных пунктах Ставропольского края в 2000–2003 гг., домовая мышь занимала по числу объектов, как правило, одно из первых трех мест, чаще всего – второе после видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s. l.), хотя в некоторых поселках в некоторые зимы играла незначительную роль или отсутствовала. В самом Ставрополе (зимой 2002/2003 г.), где она уступила также малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*), ее доля в питании составила 8.5%, в поселке городского типа Солнечнодольск – 13–29%, а в крупных селах в отдельные зимы достигала 36–48% (Шариков, 2006).

Во многих городах важную роль в питании хищников играют и те частичные синантропы, которые (пока?) не считаются синурбистами, хо-

Рис. 1. Взрослая ушастая сова (справа) принесла птенцу молодую серую крысу с аномалией хвоста (территория МГУ, Воробьевы горы, Москва, 24 апреля 2008 г.; фото автора, вид грызуна определен по серии снимков Б.И. Шефтелем). По расчетам, откладка яйца, из которого вылупился этот птенец, произошла в 1-й или во 2-й декадах февраля.

тя и достигают там высоких плотностей (см. Морозов, 2021): черный стриж (*Apus apus*), полевой воробей (*Passer montanus*) и др. Например, в Рязани в добыче перепелятника (1998–2015 гг.) в гнездовой период полевой воробей резко превалировал (41% по числу особей) над несколько более многочисленным домовым воробьем (11%), как и над зябликом (*Fringilla coelebs*) (12%), не говоря уже об остальных видах, а в зимнем рационе практически одинаковые лидирующие позиции занимали оба вида воробьев (22 и 20%, соответственно) и большая синица (22%) (Барановский, Иванов, 2016). В пригороде Орхуса в Дании в 1984–1987 гг. полевой воробей занимал в добыче этого ястреба в период гнездования второе место, но домовому воробью уступал ненамного (16 против 22% по числу особей) (Frimer, 1989).

Черный стриж местами играет заметную роль в летнем питании некоторых пар сапсана (7–14% по числу добытых особей) (Sömmer, 1989, цит. по: Luniak, 1995; Rejt, 2001; Serra et al., 2001; Drewitt, Dixon, 2008), обыкновенной пустельги (см. ниже) (Piattella et al. 1999; Šťastný et al., 2005; Mikula et al., 2013) и серой неясыти (Galeotti et al., 1991). В культурных ландшафтах, населенных чеглоком, стриж, по всей видимости, занимает одно из первых мест в летней добыче этого сокола (см. Parr, 1985; Fiuczynski, 1988; Fiuczynski et al., 2010; Sergio, Bogliani, 1999; Николаев, 2008 и др.).

Резонно ожидать, что синурбисты и некоторые другие частичные синантропы из тех, которые преуспевают в городах, со временем, по мере роста плотности их населения, также будут становиться все более значимыми компонентами в рационах городских хищников (см., например, Sasvári, Hegyi, 1998; Lesiński et al., 2021). Их роль как добычи может возрасти еще больше, если численность полных синантропов по каким-то причинам сильно сократится, как это происходит, например, в последние десятилетия с домовым воробьем во многих европейских городах (De Laet, Summers-Smith, 2007; Shaw et al., 2008; Bell et al., 2010; De Coster et al., 2015; Węgrzynowicz, 2017 и др.). Действительно, в литературе появляется

все больше примеров существенной и даже ключевой роли синурбистов в качестве жертв.

Так, в Гамбурге в добыче тетеревятника в гнездовой период на 1-м месте по числу особей и массе занимает сизый голубь, но 2-е и 3-е места принадлежат синурбистам: сороке и черному дрозду, соответственно. Кроме того, по массе более 17% пришлось на долю еще одного синурбиста – дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*) (Rutz, 2004). В добыче перепелятника в пригороде Орхуса в Дании в период гнездования в 1980-е гг. третье место (12% по числу особей) занимала большая синица (Frimer, 1989). Как уже упоминалось, она же, наряду с двумя видами воробьев, превалирует в зимнем рационе перепелятника в Рязани (Барановский, Иванов, 2016). В составе добычи, принесенной ястребами Купера гнездовым птенцам на юге штата Аризона (1999 и 2000 гг.), суммарная доля по числу особей трех местных, но явно тяготеющих к городскому ландшафту видов горлиц – плачущей, белокрылой (*Zenaida asiatica*) и инкской (*Columbina inca*) – составила в г. Тусон 57%, тогда как за городом – лишь 4% (Estes, Mannan, 2003). Плачущая горлица местами играет заметную роль в питании этого ястреба и зимой, например – в г. Терре-Хот в Индиане, о чем см. выше (Roth, Lima, 2003).

В континентальной Европе и на Британских овах обыкновенный скворец местами составляет важную часть рациона городских сапсанов (Sömmer, 1989, цит. по Luniak, 1995; Leonardi, Mannino, 2007; Drewitt, Dixon, 2008), особенно в гнездовой период – до 19% в Эксетере на юго-западе Англии (Drewitt, Dixon, 2008) и 18% в Берлине (Schneider, Wilden, 1994, цит. по: Drewitt, Dixon, 2008). В Берлине среди жертв этого сокола в 1986–1989 гг. он даже оказался на первом месте (15%) по числу особей, а по массе – на втором месте (12%) после сизаря (31%) (Sömmer, 1989, цит. по: Luniak, 1995). Заметим, что по данным на 1990 г. скворец был очень широко распространен на территории этого города и занимал шестое место по численности (~31 тысяча пар) среди гнездящихся видов, уступая лишь черному дрозду и четырем более мелким видам воробьиных (Witt, 2005). В некоторых городах Германии скворец играет значительную роль и в питании тетеревятника в гнездовой период – до 10% в 1980-е гг. и до 16% в 1999–2001 гг. по числу особей в Берлине (Rutz et al., 2006). В Риме весной и летом 1998–1999 гг. скворец составлял существенную часть рациона серой неясыти (Ranazzi et al., 2001). Он в огромных количествах зимует в этом городе (в начале 2000-х гг. зимняя численность превысила два миллиона особей), а в последние десятилетия прошлого века стал там и обычным гнездящимся видом (в 1980-е–начале 1990-х гг. плотность в парках 3.6–8.8 пар/10 га) (Cignini, Zapparoli, 2005),

В Северной Америке, куда обыкновенного скворца интродуцировали более столетия назад и где его относят скорее не к частичным, а к полным синантропам (Johnston, 2001), он местами также является важным компонентом рационов городских хищников. Например, в г. Терре-Хот в Индиане в зимние сезоны 1999–2001 гг. скворец занял первое место по числу нападений на него (52%) и по числу особей в рационе (56%) ястреба Купера. Он “оставил позади” сизого голубя (19% нападений и 21% добытых особей) и плачущую горлицу (*Zenaida macroura*) (24% нападений и 14% добытых особей), хотя уступил сизарю по массе в рационе (~в 1.5 раза). Судя по всему, именно благодаря изобилию в городе этих трех немелких видов-жертв, ястребы, среди которых, к тому же, численно преобладали более крупные самки, позволяли себе игнорировать мелких птиц (<70 г), в том числе многочисленного домового воробья, как менее выгодную добычу (Roth, Lima, 2003). В Ванкувере в прошлом столетии наряду с другими полными синантропами скворец составлял существенную часть (19%) рациона сипухи (Campbell et al., 1987). В последнее время, однако, такого уже не наблюдается (Hindmarch, Elliott, 2015). Вместе с тем, в 1995–2010 гг. в г. Виктория, всего в 97 км от Ванкувера, он оказался одной из трех основных жертв ястреба Купера в период гнездования (15–28% по числу особей в зависимости от метода и продолжительности изучения), наряду с домовым воробьем (19–35%) и странствующим дроздом (*Turdus migratorius*) (29.5–40%) (Cava et al., 2012).

Как уже отмечалось (Морозов, 2021а), изменения состава рационов в пользу большей орнитофагии при обитании в урбанизированных ландшафтах наблюдаются у нескольких видов дневных хищных птиц и сов. В Вене рационы обыкновенных пустельг, гнездящихся в пригородах и внутри города, существенно различались (Sumasgutner et al., 2013). В городе доля мелких млекопитающих была понижена, а доля птиц повышена, причем за счет и полных (особенно сизого голубя), и частичных синантропов, в том числе большой синицы, лазоревки, зеленушки, черного и певчего дроздов. В добыче серой неясыти в Познани в 1965 и 1966 гг. зеленушка заняла второе место (соответственно 13 и 5%, в среднем 9.5% по числу особей), сильно уступив лишь домовому воробью (соответственно 65 и 82%, в среднем 72%) (Bogucki, 1967). Похожая картина при еще более внушительном вкладе первого вида (в среднем 14% по числу особей и 12% по биомассе против 28% по числу особей и 22% по биомассе у домового воробья) зафиксирована в Западном Берлине в период 1952–1978 гг. (Wendland, 1980).

Выше подчеркивалось, что у серой неясыти резкие сдвиги в рационе от преобладания млекопитающих вне городов до преобладания птиц в городах обусловлены в первую очередь повыше-

нием доли домового воробья в добыче (Glue, 1972; Wendland, 1980; Galeotti et al., 1991; Goszczyński et al., 1993; Zalewski, 1994; Gryz, Krauze-Gryz, 2019), но в последние десятилетия его численность во многих местах по неустановленным причинам снижалась. В Королевском парке "Лазенки" (~80 га) в центральной части Варшавы, которая не стала в этом плане исключением (Węgrzynowicz, 2012, 2017), между 1976–1984 и 2003–2011 гг. доля домового воробья в питании серой неясыти, обитавшей в количестве четырех пар в оба эти периода, уменьшилась с 45–50% до менее чем четверти по числу особей. В этот же промежуток времени доля полевой мыши (*Apodemus agrarius*) – синурбиста польской столицы – возросла в рационе сов с менее чем 10 до 19% (Goszczyński et al., 1993; Gryz, Krauze-Gryz, 2019). Кроме того, как выяснилось при сравнении состава погадок серых неясытей за периоды 1995–2009 и 2010–2018 гг., в последние 1.5–2 десятилетия в Варшаве началась синурбизация желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*). В последние годы желтогорлая мышь в заметных количествах появилась в добыче серых неясытей даже в парке "Лазенки", тогда как доля полевой мыши там, напротив, теперь уже несколько сократилась (Lesiński et al., 2021). Такая динамика рациона серых неясытей в этом парке выглядит как "переключение" с полного синантропа (домового воробья), популяция которого между 1970–1980-ми и 2000-ми гг. сократилась в среднем на 48% (Węgrzynowicz, 2012, 2017), на синурбистов (на полевую, а затем к тому же на желтогорлую мышей). Следует подчеркнуть, что эти изменения вряд ли обусловлены большей привлекательностью грызунов в качестве добычи, как могло бы показаться. Их суммарная численность в городе, а полевой мыши в особенности, и в конце 1970-х гг. была внушительной. Однако изъятие последнего вида неясытями в те годы на одной из модельных территорий оценено всего в несколько процентов (Goszczyński et al., 1993). Не вполне понятно и другое. В Варшаве за эти же десятилетия на 68% возросла численность полевого воробья (частичный синантроп) (Węgrzynowicz, 2012, 2017). Однако он, судя по всему, не послужил для серой неясыти равноценной заменой домовому воробью (см. Gryz, Krauze-Gryz, 2019).

Ушастая сова, как известно, преимущественно "мышеед", и в европейской части ареала даже в урболандшафтах в ее добыче, чаще всего, преобладают полевки рода *Microtus* (Handbook ..., 1985; Приклонский, Иванчев, 1993; Шариков, 2006; Калякин, 2014; Sharikov, Makarova, 2014 и др.). В Москве ее рацион весьма разнообразен (Калякин, 2014). Как выяснилось в последние годы, важной "дополнительной" добычей (некоторых пар?) в весенне-летний период, помимо серой крысы (Калякин, 2014; Калякин В.Н. и др., 2015 и др.), являются птенцы, а иногда и сидящие на гнездах взрослые самки рябинника (*Turdus pilaris*). Этот дрозд – синурбист Москвы, плотность его гнездования в городе достигает очень высоких значений (см. Морозов, 2022).

Иногда в рационах хищников, обитающих в населенных пунктах, в заметных количествах обнаруживаются даже такие категории видов-жертв, которые редко добываются ими в природных ландшафтах, поскольку к охоте на них эти хищники приспособлены не лучшим образом. Пример – представители отряда рукокрылых в питании сов (Lesiński et al., 2009, 2012; Sieradzki, Mikkola, 2020). Некоторые виды рукокрылых тяготеют к населенным пунктам, обитают, в том числе, в урбанизированных ландшафтах (Jung, Threlfall, 2018). В Европе к их числу принадлежит, например, поздний кожан (*Eptesicus serotinus*). Те или иные особенности образа жизни таких видов, например образование скоплений особей на периоды дневного сна в зданиях (на чердаках и в иных укрытиях, возле или внутри которых летучих мышей можно подкарауливать) или обыкновение охотиться на насекомых возле источников электрического света, делают их довольно привлекательной добычей для некоторых видов сов, обитающих в населенных пунктах. В Европе к последним относятся серая неясыть, сипуха и, в меньшей степени, ушастая сова (Sieradzki, Mikkola, 2020). На летучих мышей охотятся также некоторые виды соколов, о чем упоминается в следующем разделе.

В условиях резко выраженной сезонности климата для большинства оседлых хищников, как и для их жертв, помимо прочего, чрезвычайно важна межсезонная стабильность кормовой базы, обеспеченность кормами в критические периоды года, а также возможность при необходимости переключаться с одних видов-жертв на другие. В средних и высоких широтах особенно критическим периодом, вероятно, является время с конца осени до начала весны. Своим круглогодичным изобилием в городах такие птицы, как сизый голубь, домовый воробей и некоторые частичные синантропы, в том числе синурбисты, обеспечивают эту стабильность для (частичных) орнитофагов (например, Campbell et al., 1987; James, 1988). У полных синантропов календарный период размножения зачастую удлинен. Например, сизарь (Котов, 1993; Hetmański, 2004 и др.) и серая крыса (например, Карасева и др., 1999) в городских условиях размножаются практически на протяжении всего года, что создает дополнительные возможности для хищников – молодых особей, очевидно, добывать проще, чем взрослых. Кроме того, некоторые плодовые деревья и кустарники – рябина, боярышники, яблони и др., – широко используемые для озеленения городов, а также культивируемые на пригородных садовых участках, осенью и зимой привлекают фруктояд-

ных птиц. Скопления дроздов, свиристелей, снегирей и др. еще больше обогащают "рынок жертв" (например, James et al., 1987). Даже если синантропные виды-жертвы по каким-то причинам нечасто добываются хищником на протяжении большей части года/сезона, их наличие может становиться для него исключительно важным в отдельные периоды с экстремальными условиями, например, при резких похолоданиях, сильных снегопадах и т.п. (см., например, Randa et al., 2009; Riegert, Fuchs, 2011). Вероятно, некоторый вклад в межсезонную стабильность кормовой базы хищников в городских ландшафтах вносит и увеличение продолжительности периода размножения, особенно – более раннее начало и большее количество циклов размножения на протяжении года, у ряда синантропных видов-жертв (см. следующий раздел).

Еще более правдоподобным выглядит представление об относительном постоянстве кормовой базы в городах/пригородах по годам. Например, Тихонова с соавторами (2012) сравнили динамику численности мелких млекопитающих – основной/важной группы в питании многих видов хищников – в городах Москва, Ярославль и Черноголовка с таковой в природных ландшафтах. Они пришли к выводу о ее большей стабильности в городах, чем в естественных коренных ценозах. По их мнению, наращивать высокую численность и обеспечивать ее повышенную стабильность в урболандшафтах некоторым видам грызунов позволяет повышенное разнообразие биотопов, находящихся на разных стадиях сукцессии, в частности большое количество экотонов.

В аридных областях благоустроенные районы городских ландшафтов нередко становятся своего рода оазисами, привлекающими синантропов не только антропогенными кормами и источниками воды, но и повышенной биологической продуктивностью искусственно озелененных участков. Продуктивность газонов, древесных насаждений, водоемов и т.п. зачастую оказывается выше, чем сообществ окружающих природных ландшафтов (Emlen, 1974; Shochat et al., 2006). Таким образом, антропогенные, в широком понимании, корма, являясь важнейшей частью рациона большинства полных и некоторых частичных синантропов, опосредованно обеспечивают и хищников – альтернативными жертвами.

Сказанное не означает, что в тех или иных городах хищники-урбанисты уже оказывают или вот-вот начнут оказывать повышенное удельное – в пересчете на одну взрослую особь или на одно гнездо видов-жертв – давление на полных синантропов, которое вскоре непременно "распространится" на синурбистов, по мере роста плотности их населения, и возрастет до уровней, свойственных не городским местообитаниям. Возможно, в условиях высоких плотностей населения полных синантропов и синурбистов, т.е. благодаря "перенасыщению рынка жертв" за счет антропогенных ресурсов, оно сможет длительное время оставаться "в среднем ниже обычного". Более того, повышение численности жертв еще и за счет синурбистов – в дополнение к полным синантропам – может привести: (1) к (дальнейшему) снижению удельного прессинга хищников; (2) к (дальнейшему) повышению плотностей населения хищников-урбанистов; (3) к (син)урбанизации ряда других видов хищников и, в результате, повышению видового богатства хищников в (некоторых) урболандшафтах. Впрочем, это не единственно возможный ход событий. Материал для размышлений над другими сценариями можно найти, например, в работе Фишера с соавторами (Fischer et al., 2012).

ОХОТА В НЕОБЫЧНОЕ ВРЕМЯ СУТОК

Помимо высокой численности потенциальных жертв, урболандшафты предоставляют и дополнительные возможности для их добывания. Так, некоторые птицы, традиционно считающиеся дневными хищниками, например целый ряд видов соколообразных, способны охотиться и при плохом освещении: в сумерках и ночью (Brown, 1976, цит. по Yalden, 1980; Negro et al., 1992; Ratcliffe, 1993; Gustin et al., 2014, 2017 и др.). Электрический свет в городах, очевидно, улучшает условия ночной охоты. Кроме того, он привлекает потенциальных жертв, например: мигрирующих птиц, насекомых и охотящихся на них летучих мышей (см., например, Gauthreaux, Belser, 2006). Этим он способствует расширению "ассортимента" видов-жертв и увеличивает общее время, в течение которого хищники могут эффективно добывать корм и кормить птенцов. Например, в Гамбурге в 1997–1999 гг. благодаря радиопрослеживанию трех успешно гнездившихся самцов тетеревятника удалось установить, что 88% светлого времени суток они проводили на небольших озелененных территориях (в парках и т.п.), но при этом 42% жертв было добыто ими посреди застройки. Средняя площадь индивидуальных участков этих ястребов составила 8.6 км^2. Один из них регулярно охотился после захода солнца при электрическом освещении (Rutz, 2006).

Регулярные охоты по ночам зафиксированы в городских условиях у степной пустельги (*Falco naumanni*) (Negro et al., 2000) и сапсана (Clunie, 1976; Cade, Bird, 1990; Wendt et al., 1991; Rejt, 2001; DeCandido, Allen, 2006; Drewitt, 2014). Очевидно, поэтому сапсан добывает значительное количество птиц тех видов, которые перемещаются через город или над городом преимущественно ночью, например: некоторых куликов и дроздов, коростелей (*Crex crex*), перепелов (*Coturnix coturnix*) (Cade, Bird, 1990; Rejt, 2001; DeCandido, Allen,

2006; Drewitt, Dixon, 2008; Drewitt, 2014; Калякин, 2009, 2014, 2015; Калякин, Брунова, 2018, 2019 и др.). По крайней мере некоторые городские пары этих видов соколов кормят птенцов не только днем, но и ночью (Negro et al., 2000; Rejt, 2001, 2004; Kettel et al., 2016).

В списках жертв обыкновенной пустельги, как и ряда других хищных птиц, нередко присутствуют летучие мыши. Хотя пустельга не самый стремительный и виртуозный летун, ей удается ловить рукокрылых даже в полете. Большинство поимок приходится на сумеречное время (Negro et al., 1992; Mikula et al., 2013; Sumasgutner et al. 2013 и др.). В некоторых городах летучие мыши добываются этим соколом в немалых количествах. Так, на юге Испании в г. Морон-де-ла-Фронтера и его окрестностях зимний рацион самца, снабженного радиопередатчиком, не менее чем на треть по числу особей состоял из нетопырей-карликов (*Pipistrellus pipistrellus*), которых он ловил на лету, подкараулив с присады или высмотрев в полете, на заходе солнца во время их охоты на насекомых (Negro et al., 1992). В центре Рима летучие мыши составляли 7% добычи пустельг в гнездовой период (Piattella et al., 1999; Salvati et al., 1999). В Словакии в г. Бардеев эти соколы наловчились подкарауливать и схватывать рыжих вечерниц (*Nyctalus noctula*) и ушанов (*Plecotus* sp.), а также черных стрижей, в моменты их вылета наружу из вентиляционных отверстий на фасадах, через которые те покидают свои убежища внутри зданий. В сумерках охота велась при свете уличных фонарей. В гнездовой период летучие мыши и стрижи в рационе обыкновенной пустельги в целом составляли по числу особей 2.5 и 4%, соответственно. Однако охотились на них лишь около трети гнездившихся пар, и у этих пустельг выводки состояли из достоверно большего числа слетков, чем у прочих пар, медиана составила 3 против 2 (Mikula et al., 2013).

Электрическое освещение не только дает возможность дневным видам по необходимости охотиться в темное время суток, но и влияет на восприятие соотношения дня и ночи, на фотопериодический контроль. Предполагается, что оно может быть одной из причин изменения циркадных ритмов и необычно ранних сроков размножения части пар в городских популяциях некоторых видов птиц – и “жертв” (Partecke et al., 2004, 2005; Dominoni et al., 2013, 2013a), и хищников (Jerzak, 2001; Grandāns et al., 2009; Solonen, 2014; Kettel et al., 2018).

ИЗМЕНЕНИЯ СРОКОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Увеличение продолжительности периода размножения популяции, смещение его начала на более ранние, а окончания – на более поздние календарные сроки, возрастание степени полицикличности гнездования допустимо рассматривать, с определенными оговорками, в качестве одного из индикаторов наличия дополнительных возможностей. Такие сдвиги указывают на ослабление роли лимитирующих факторов, вне зависимости от того, к чему это приведет популяцию в будущем. Выше уже упоминалось о том, что у полных синантропов в городах календарный период размножения нередко удлинен и, например, синантропная форма сизого голубя размножается почти круглогодично. Что касается влияния урбанизации на сроки размножения у других групп птиц в средних и высоких широтах, чаще всего обсуждается более раннее начало гнездования – отдельных пар и популяций в целом – в городах/пригородах по сравнению с природными/сельскими ландшафтами (Frimer, 1989a; Венгеров, 1990a; Luniak, 2004; Куранов, 2008; Chamberlain et al., 2009; Solonen, Hildén, 2014; Charmantier et al., 2017; Marzluff, 2017; Kettel et al., 2018 и др., но см. Vaugoyeau et al., 2016). Периоду окончания, случаям позднего размножения исследователями традиционно уделяется меньше внимания. Между тем изменения сроков и успешности последних попыток гнездования представляют не меньший интерес (см. Luniak, Mulsow, 1988; Halupka L., Halupka K., 2017).

Сдвиги откладки яиц на более ранние даты в городах/пригородах некоторых регионов зафиксированы и у видов-жертв (Венгеров, 1990a; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2004; Chamberlain et al., 2009; Solonen, Hildén, 2014; Барановский, Иванов, 2016; Морозов, Худяков, 2016; Charmantier et al., 2017 и др.), и у разоряющих гнезда врановых птиц (Венгеров, 1990a; Jerzak, 2001; Schoech, Bowman, 2001; Chamberlain et al., 2009 и др.), и у специализированных хищников, в том числе верхнего трофического уровня (Wendland, 1980; Frimer, 1989a; Rutz et al., 2006; Solonen, 2014; Kettel et al., 2018 и др.). Среди некрупных видов воробьиных птиц смещения в этом направлении отмечены у представителей разных семейств и экологических групп, например: у серой мухоловки (*Muscicapa striata*), нескольких видов славок (Барановский, Иванов, 2016), черного дрозда (Гришанов, 1981; Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2004; Тельпова, 2006) и рябинника (Барановский, Иванов, 2016; Морозов, Худяков, 2016), большой синицы (Dhondt et al., 1984; Bańbura, Bańbura, 2012; Wawrzyniak et al., 2015; Барановский, Иванов, 2016; Bailly et al., 2016; Charmantier et al., 2017; Seress et al., 2018 и др.; но см. Solonen, Hildén, 2014; Vaugoyeau et al., 2016), обыкновенной зеленушки (Барановский, Иванов, 2016). Таким образом, тенденция к более раннему гнездованию в городах проявляется у видов, имеющих в норме как один, так и более одного цикла размножения в году.

В целом считается, что у многих видов птиц раннее размножение дает паре и ее потомству це-

лый ряд преимуществ (Lack, 1968; Perrins, 1970; Dunn, 2004; Verhulst, Nilsson, 2008; Dunn, Winkler, 2010 и др.). В том числе, в некоторых случаях, но далеко не во всех (например, см. Shustack, Rodewald, 2011), оно позволяет избежать периода наибольших потерь молодняка из-за хищников (Schoech, Bowman, 2001; Sunde, 2005; Verhulst, Nilsson, 2008). Однако неясно, так ли это в случаях "сверхраннего" гнездования в городах/пригородах, а если да, то в какой мере и по отношению к каким видам (Chamberlain et al., 2009; Kettel et al., 2018). В некоторых исследованиях обсуждаются вероятные негативные последствия преждевременного размножения в урбанизированных ландшафтах, которое оказалось возможным благодаря потреблению антропогенных кормов (например, Schoech, Bowman, 2001).

По мнению многих специалистов, именно более богатая и стабильная кормовая база, особенно наличие и доступность (дополнительных) кормов в предшествующий гнездованию период, является необходимым условием и главным "спонсором" сверхраннего размножения для значительного числа видов птиц (Perrins, 1970; Eden, 1985; Петриньш, 1986; Gehlbach, 1996; Schoech, Bowman, 2001; Robb et al., 2008; Chamberlain et al., 2009; Solonen, 2014; Solonen, Hildén, 2014; Lin et al., 2015; Seress, Liker, 2015; Marzluff, 2017 и др.). При этом механизмы влияния дополнительных пищевых ресурсов в предгнездовой период и их качества на сроки начала гнездования (например, улучшение физического состояния и физиологической готовности организма к размножению или "обещание" хороших кормовых условий и на период гнездования?) далеко не очевидны (Seress, Liker, 2015). Они могут быть различными у разных видов. Неизвестно также, может ли и при каких обстоятельствах необычно раннее гнездование видов-жертв само по себе стимулировать аналогичную "реакцию" у питающихся ими хищников в городских условиях.

Применительно к средним и высоким широтам часто указывают, как на вероятные причины, также на более мягкие метеорологические, в первую очередь температурные, условия в городах зимой и в начале весны (Eden, 1985; Венгеров, 1990a; Gehlbach, 1996; Jerzak, 2001; Luniak, 2004; Partecke et al., 2004; Chamberlain et al., 2009; Grandāns et al., 2009; Solonen, 2014; Solonen, Hildén, 2014; Барановский, Иванов, 2016; Marzluff, 2017 и др.) и/или на более раннее наступление фенологических явлений у других организмов, в первую очередь у растений и беспозвоночных животных, от которых зависят птицы (Eden, 1985; Венгеров, 1990a; Jerzak, 2001; Luniak, 2004; Partecke et al., 2004 и др.). При этом может подразумеваться, что метеорологические факторы воздействуют на сроки начала гнездования птиц как напрямую (Visser et al., 2009), так и опосредованно, через фенологию биоценозов и кормовые условия. Присутствие значительных количеств оседлых особей в городских популяциях мигрирующих видов птиц, которое само во многом обусловлено смягчением условий зимовки в урболандшафтах, видимо, также увеличивает вероятность сверхраннего гнездования (Luniak, 2004; Partecke, Gwinner, 2007). Среди возможных причин указывалось также воздействие интенсивного электрического освещения на физиологический контроль начала репродукции (Jerzak, 2001; Partecke et al., 2004, 2005; Grandāns et al., 2009; Dominoni et al., 2013; Kettel et al., 2018).

В условиях средних и высоких широт весенние фенологические рекорды в городах ассоциируются с их более теплым мезоклиматом, влияние которого к тому же в целом совпадает по направлению с воздействием глобальных климатических изменений последних десятилетий (Dunn, 2004; Dunn, Winkler, 2010; Solonen, Hildén, 2014; Halupka L., Halupka K., 2017). Однако у нескольких видов птиц, не относящихся к полным синантропам и в норме размножающихся весной, на озелененных/природных территориях урболандшафтов регистрировались и случаи гнездования в осенне-зимний период (Luniak, 2004). Яркий пример – черный дрозд, у которого зимнее размножение, причем во многих случаях успешное, неоднократно отмечалось в городах Западной и Центральной Европы, на восток до юго-западной части Польши (Luniak, Mulsow, 1988; Wuczyński, 2010).

У серой неясыти, гнездование которой в норме начинается ранней весной, в некоторых частях Европы по меньшей мере с начала 20-го столетия известны и случаи размножения в осенне-зимний период (библиографию см.: Петриньш, 1986; Морозов, Конторщиков, 2008). Во второй половине прошлого века в континентальной части ее ареала наметилась тенденция к увеличению частоты таких случаев, подавляющее большинство которых наблюдалось в урболандшафтах. Сведения об участившемся зимнем гнездовании поначалу поступали главным образом из городов Швейцарии, Германии и Южной Швеции (Петриньш, 1986), а позже из еще двух, причем далеко не самых теплых, регионов континента: из стран, расположенных вдоль северо-восточного побережья Балтийского моря (Латвия, юг Финляндии) (Петриньш, 1986; Grandāns et al., 2009; Solonen, 2014), и из Москвы (Шариков, 2003 и др., см ниже).

В московских лесопарках в последние два–три десятилетия зимние выводки у серой неясыти стали явлением регулярным. Хотя выживают далеко не все слетки (см. Авдеев, 2019), сам факт постоянного обнаружения таких выводков означает, что кормовые условия в городе не препятствуют размножению этого хищника в холодное время года. Более того, в Москве зимнее гнездо-

вание единично отмечено и у ушастой совы (см. рис. 1), которая “предрасположена” к нему гораздо меньше, чем серая неясыть (Морозов, Конторщиков, 2008).

Судя по всему, увеличение числа подобных случаев у серой неясыти происходило как за счет увеличения числа пар, пытавшихся размножаться зимой хотя бы раз, так и за счет склонности отдельных особей/пар к зимнему гнездованию из года в год. Так, в Москве зимнее размножение фиксировалось в целом ряде крупных лесопарков (Шариков, 2003; Калякин, 2012, 2014; Ноздрань, 2013; Авдеев, 2019), но в парке “Останкино” в последние (минимум) 13 лет оно наблюдалось практически ежегодно, начало откладки яиц приходилось на декабрь и январь (Гроот Куркамп, 2007–2009, 2012; Калякин, 2012; Авдеев, 2019). В южной части Финляндии, куда серая неясыть проникла лишь около 100 лет тому назад, на площади более 500 км^2 вокруг Хельсинки в 1986–2011 гг. большинство случаев пришлось на периоды 1988–1995 и 2008–2009 гг. В эти периоды размножение регулярно фиксировалось зимой на одних и тех же двух участках урбанизированного ландшафта, тогда как на большинстве других оно происходило в (более) нормальные сроки. В двух самых ранних случаях откладка яиц началась в 3-й декаде декабря (Solonen, 2014).

Следует признать, что зимнее размножение сов пока все же не вполне объяснимо даже совместным действием благоприятных кормовых условий, повышенных городских температур и учащением “теплых” зим, поскольку данное явление, если судить по литературе (см. Петриньш, 1986; Морозов, Конторщиков, 2008; Solonen, 2014), продолжало быть редкостью в более южных частях Европы. Северо-восточная Балтика и центр европейской части России характеризуются более суровыми зимами, чем многие другие области континентальной Европы, в которых серая неясыть и ушастая сова гнездятся, причем зачастую с более давних пор, в урбанизированных ландшафтах. Очевидно, что и до потепления 1970–2000-х гг. во многих европейских странах зима была в среднем гораздо более мягкой, то есть, казалось бы, благоприятствующей попыткам раннего размножения сов, в том числе за пределами городов, чем в последние десятилетия в Москве, Латвии и Южной Финляндии. Пока также нет оснований считать, что в последнее время зимой и весной кормовые условия для сов в этих регионах стали благоприятнее, чем когда-либо и где бы то ни было еще в пределах их ареалов. Интересна гипотеза, согласно которой предрасположенность серой неясыти к несвоевременному гнездованию может быть обусловлена снижением в подобных случаях риска нападения хищников на слетков (Solonen, 2014). Например, в Дании, при нормальных сроках размножения в лесных биотопах, установлено существенное повышение такого риска для поздних выводков – по сравнению с ранними (Sunde, 2005). Кроме того, очень раннее гнездование предоставляет молодым птицам больше времени для приобретения опыта до наступления осенне-зимнего периода.

Случаи смещения в городах гнездования птиц на более ранние сроки не ограничиваются регионами с суровыми температурными условиями. Например, на Западном Тайване, в условиях субтропического климата, у хохлатого ястреба (*Accipiter trivirgatus*) размножение в центральной части города Тайчжун, который начал заселяться этим видом в 2000-е гг., уже в 2006–2011 гг. происходило в среднем на 34 дня (!) раньше, чем в сопредельных с городом сельских ландшафтах (Lin et al., 2015). Для сравнения укажем, что у тетеревятника в Германии откладка яиц в городах начинается на 10–14 дней раньше, чем в сельской местности (Rutz et al., 2006). Столь раннее размножение дает возможность большинству городских пар хохлатого ястреба отгнездиться в основном до сезона сильных дождей (июнь–июль). Между тем в сельской местности дожди являются второй по значимости причиной неудачного гнездования этого вида (28%) после хищничества (56%). Поскольку прессинг хищников, главным образом змей – тонкохвостого (*Elaphe taeniura*) и килеватого (*E. carinata*) лазающих полозов, в городе также практически отсутствует, число вылетевших птенцов в среднем на одну гнездящуюся пару оказывается в 1.5 раза выше, чем в сельской местности (Lin et al., 2015).

В контексте обсуждения причин парадокса хищничества в городах фенологические сдвиги представляют интерес, как минимум, в двух аспектах. С одной стороны, готовность размножаться в необычные сроки свидетельствует о достаточной обеспеченности кормами в период, предшествующий этим срокам. Она является еще одним, пусть косвенным, подтверждением увеличения и повышенной межсезонной стабильности кормовой базы в урболандшафтах. Например, резкое изменение сроков гнездования хохлатого ястреба в ходе его быстрой синурбизации на Западном Тайване (см. выше) стало возможным благодаря круглогодично высокой численности в городе полевого воробья и короткохвостой горлицы (*Streptopelia tranquebarica*), составивших основу рациона этого хищника. К сожалению, в этом и других подобных случаях мало известно о характере изменений (когда начались, скорость, плавные или скачкообразные и т.п.) в составе добычи хищников по мере формирования плотных городских популяций у видов-жертв.

С другой стороны, диверсификация сроков размножения в популяциях хищников, какими бы причинами она не обусловливалась, вероятно,

может вносить определенный вклад в ослабление прессинга на популяции видов-жертв, особенно тех, которые продолжают размножаться большей частью в нормальные для себя сроки. Например, резонно предположить, что те пары хищников, которые в условиях средних широт размножаются в необычное время, для кормления птенцов в среднем чаще добывают мигрирующих через город и зимующих в нем птиц из других регионов. Благодаря этому давление на местные гнездовые популяции видов-жертв может несколько понижаться.

ВЕЛИКА ЛИ РОЛЬ "ВИДОВ-ПОКРОВИТЕЛЕЙ"?

Больше 15 лет назад автор опубликовал обзор, посвященный межвидовым ассоциациям у птиц, формирующимся в период размножения, в том числе – явлению "покровительства" (Морозов, 2001, 2001а, 2002). Из него явствовало, что за исключением ассоциаций вокруг гнезд некоторых хищников в высоких широтах и немногих случаев в других географических областях, феномен "защитного зонтика" в группировках птиц изучен весьма поверхностно. Особенно слаба доказательная база. Этот вывод в полной мере относился и к исследованиям в урбанизированных ландшафтах, где ценотическая роль "видов-покровителей", например на начальных этапах формирования специфических городских популяций у "подзащитных" видов, может быть более значимой, чем на менее трансформированных территориях.

Впоследствии появилось немало новых публикаций, касающихся вопроса о гнездовании одних видов (якобы) под защитой других, в том числе – несколько работ, содержащих обзоры информации на эту тему (Caro, 2005; Quinn, Ueta, 2008; Lima, 2009; Ibáñez-Álamo et al., 2015 и др.). Некоторые интересные исследования были выполнены на видах, гнездящихся в сельской местности (например, Charter et al., 2011), в том числе в постройках человека (например, Campobello et al., 2012). Однако существенных сдвигов в изучении межвидовых отношений данного типа и их влияния на структуру населения птиц в урболандшафтах не произошло. Что касается российских городов, едва ли не единственным целенаправленным и завершенным полновесной публикацией материалов остается упоминавшееся в предыдущем сообщении исследование на рябиннике, зяблике и певчем дрозде, проведенное в Центральном парке Воронежа (Венгеров, 1990, 1990а, 2013, 2013а; Венгеров, Смирнов, 2013).

По мнению Венгерова (1990а, 2013а), незадолго до 1980-х гг. – не раньше конца 1960-х – начала 1970-х гг. – в некоторых частях лесопарковой зоны Воронежа произошла существенная трансформация пространственной структуры населения птиц, обусловленная ростом численности сороки (на два порядка), серой вороны (в городе до 1970-х гг., вероятно, не гнездилась, в 1980-е гг. стала обычным гнездящимся видом) и сойки (до конца 1970-х гг., вероятно, не гнездилась, в 1980-е гг. стала обычным гнездящимся видом), а также рябинника, который прежде был малочислен. В дубраве Центрального парка в 1980-е гг. у всех четырех видов были зафиксированы внушительные плотности гнездования (подробнее см. Морозов 2022: раздел "Некоторые другие российские города"). Как уже отмечалось, при этом успешность гнездования рябинника там была очень высока – очевидно, благодаря результативности группового оборонительного поведения в колониях против врановых птиц (Венгеров, 1990а; Венгеров, Смирнов, 2013). Зяблик, самая многочисленная в парке птица, гнездился уже главным образом под защитой рябинников. В пределах их колоний у этого территориального вида формировались сверхплотные – до 10 пар/га и выше – групповые поселения, в которых минимальные расстояния между гнездами разных пар иногда составляли всего 8–10 м (Венгеров, 1990, 1990а, 2013а).

И первые кладки, и массовая откладка яиц у зябликов в парке наблюдались приблизительно на 5–10 дней позже, чем у рябинников. Более ранние сроки начала размножения у птиц в городах средних широт обычно объясняют более мягким мезоклиматом, более ранними сроками некоторых фенологических явлений, наличием дополнительных кормов, в том числе зимней подкормкой (см. предыдущий раздел). В данном случае подобные объяснения в отношении зяблика недостаточно убедительны, поскольку даты появления у него первых кладок в парке (под покровительством рябинников) и в 30–40 км от города в дубравах Воронежского заповедника (в отсутствие рябинника) почти совпадали (Венгеров, 1990а, 2013а). Однако при этом массовая откладка яиц в парке происходила на 1.5–3 недели раньше, чем в заповеднике. Кроме того, в парке у зябликов был гораздо короче период между появлением первых кладок и пиком откладки яиц – одна пятидневка против 3–4 пятидневок в заповеднике. Все это выглядело как стремление большинства пар приблизить сроки своего размножения к таковым "вида-покровителя".

Несмотря на заметность многих гнезд зяблика в парке из-за их инкрустирования растительным пухом и антропогенными материалами – ватой, бумагой, синтетическими нитями – успешность его гнездования в колониях рябинника была весьма высокой. В 1986–1989 гг. этот показатель, по модифицированному методу Мэйфилда, варьировал от 72 до 84%, тогда как у немногих пар, поселявшихся за пределами колоний, составил лишь 6% в объединенной выборке за эти же четы-

ре года. В Воронежском заповеднике – в отсутствие рябинника, вороны и сороки, но, очевидно, при более высоком, чем в городе, прессинге других разорителей, в первую очередь млекопитающих – успешность гнездования зяблика в 1986–1989 гг. варьировала от 15 до 29%, а в 2012 г. составила 32% (Венгеров, 1990, 1990а, 2013а).

У певчего дрозда в парке столь высокой концентрации гнезд разных пар в колониях рябинников, как у зяблика, не наблюдалось, распределение гнезд было более рассредоточенным. Однако смещение сроков массового размножения в парке на более ранние даты по сравнению с заповедником, аналогичное таковому у зяблика, наблюдалось и у него. В парке успешность гнездования певчего дрозда под защитой рябинников была значительно выше (в 1987–1989 гг. – от 48 до 74%, в 2012 г. – 60%), чем вне их колоний (21% в объединенной выборке за 1987–1989 гг.). В заповеднике в 1987–1989 гг. она варьировала от 21 до 26%, а в 2012 г. составила 45% (Венгеров, 1990а, 2013).

Таким образом, в Центральном парке Воронежа рябинники весьма результативно защищали от врановых птиц не только свои гнезда, но и, заодно, расположенные поблизости гнезда двух других изучавшихся в этом плане видов. Несмотря на данное обстоятельство, сильное стремление гнездиться в пределах колоний проявлялось лишь у одного из двух "подзащитных" видов. О снижении разоряемости гнезд мелких видов воробьиных в поселениях рябинника в других регионах упоминается в целом ряде публикаций, но очень немногие из них содержат хоть какие-то количественные данные по этому вопросу (обзор: Морозов, 2001а).

В Москве наиболее значимым "покровителем", вероятно, также является рябинник (Морозова, 1984, 1984а; Шурупов, 1984; Самойлов, Морозова, 1987, 1998), особенно в последние годы ввиду его широкого распространения (Калякин М.В. и др., 2014), чрезвычайно высоких плотностей и ранних сроков начала гнездования (Морозов, Худяков, 2016). По впечатлениям некоторых наблюдателей, в том числе и автора, в столичном регионе стремление к соседству с рябинником особенно ярко выражено у зеленой пересмешки (*Hippolais icterina*). В частности, самая высокая локальная плотность гнездования в Москве, известная автору, была зафиксирована именно посреди большой колонии рябинника – в 2011–2014 гг. возле перекрестка проспекта Вернадского и Университетского проспекта на территории ГАИШ МГУ (~8.7 га). Большая часть этой территории покрыта смешанным широколиственным лесом (~7.4 га), а также заросшим садом (~0.3 га). По результатам наших учетов методом картирования гнездовых территорий, с особым вниманием к регистрации одновременно поющих самцов, плотность пересмешки в эти годы в пересчете на площадь зеленых насаждений варьировала там от 6.5 до 11.7 (средняя $\bar{x} = 8.8$) пар/10 га. Имеются основания предполагать, что гнездование в поселениях этого дрозда привлекательно и/или выгодно еще для некоторых видов, например: белобровика (*Turdus iliacus*), зяблика, зеленушки, щегла (*Carduelis carduelis*), дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes*) (Морозова, 1984; Шурупов, 1984; Самойлов, Морозова, 1987, 1998). Однако для подтверждения этих впечатлений требуются тщательно спланированные, масштабные полевые исследования. Доказать, что положительная ассоциированность обусловлена межвидовым привлечением, а не схожими микробиотопическими предпочтениями или другими причинами, как известно, далеко не просто (см. Морозов, 2001, 2001а, 2002; Mönkkönen, Forsman, 2002; Quinn, Ueta, 2008; Polak, 2014).

"Обратная сторона медали", а именно степень риска "подзащитных" пар других видов из-за повышенной заметности колоний рябинника и привлекательности скоплений гнезд для хищников в литературе почти не рассматривалась. Между тем разоряемость гнезд отдельных видов иногда положительно коррелирует с суммарной плотностью распределения на местности всех однотипных гнезд разных видов (Martin, 1988; Shitikov et al., 2018). Хотя в светлое время суток рябинники жестко обороняют окрестности своих гнезд от хищников, исход противостояния бывает различным. Ночными и дневными хищниками нередко разоряется значительная часть гнезд, некоторые колонии уничтожаются (почти) полностью. Сведения и суждения об уязвимости гнезд этого дрозда при колониальном и обособленном гнездовании противоречивы (Морозов, 2001а; Морозов, Худяков, 2016). Некоторые отечественные специалисты пишут о повышенной разоряемости в колониях, объясняя ее особой заметностью, привлекательностью колоний для хищников. Можно предполагать, что при этом заодно уничтожается и много гнезд сопутствующих видов. В литературе есть упоминания о разорении гнезд мелких видов птиц после ухода выводков рябинников из мест расположения колоний (см. Морозов, 2001а).

Как вероятные "покровители" (Морозов, 2001, 2002; Quinn, Ueta, 2008), повышенного внимания требуют также все гнездящиеся в столице виды дневных хищников (в первую очередь – собственно соколы) и чайковых птиц. Результаты отдельных исследований в природных ландшафтах позволяют предполагать, что ближайшие или более отдаленные окрестности гнезд даже таких хищников, как, например, тетеревятник (Mönkkönen et al., 2007; Tornberg et al., 2015) и длиннохвостая неясыть (Halme et al., 2004; Häkkilä et al., 2012), благодаря их избеганию другими хищниками, могут быть зонами пониженной опасности для гнезд/выводков некоторых видов-жертв. С

другой стороны, имеются примеры избегания некрупными видами воробьиных птиц в период размножения, в том числе в городских условиях, окрестностей гнезд орнитофагов – дербника (Sodhi et al., 1990) и перепелятника (данные автора и В.В. Худякова по рябиннику на территории МГУ за 2014–2017 гг.).

Очевидно, что изучение ценотической роли "покровительства" подразумевает всестороннюю оценку отношений между разными видами хищников (Морозов, 2002; Sergio, Hiraldo, 2008; Bodey et al., 2009; Prugh et al., 2009; Campobello et al., 2012; Fischer et al., 2012). Особый интерес представляют случаи близкого гнездования разных видов хищников, в целом являющихся антагонистами (обзор: Морозов, 2002, см. также Ellenberg, Dreifke, 1992). Иногда такие поселения выглядят как "случайность", иногда – как подлинные ассоциации, участники которых не только проявляют терпимость друг к другу, но и получают некоторую выгоду от соседства. Например, в российских городах наблюдались случаи близкого гнездования перепелятника и серой вороны: в Воронеже в 5 м (!) (Воробьев, 1998), в Рязани "за четыре дерева" (Барановский, Иванов, 2016), в Москве в 65–70 м друг от друга (данные автора и В.В. Худякова по территории МГУ за 2014 и 2017 гг.). В Воронеже неподалеку, в 35–120 м, от этого гнезда перепелятника располагались также два жилых гнезда сороки и одно гнездо сойки, на территории МГУ в 2017 г., помимо ворон, в 225–230 м от перепелятника успешно гнездился чеглок.

Как уже отмечалось выше, в последнее время некоторые авторы акцентируют внимание на процессах экологического высвобождения в трансформированных человеком ландшафтах (Soulé et al., 1988; Newton, 1998; Crooks, Soulé, 1999; Chace, Walsh, 2006; Prugh et al. 2009; Estes et al., 2011; Brook et al., 2012), особенно в городах (Faeth et al., 2005; Fischer et al., 2012), некрупных хищников "среднего" трофического уровня. Основными причинами этого явления считаются отсутствие более крупных хищников высшего трофического уровня, а для неспециализированных хищников также наличие дополнительных, антропогенных кормов. Однако, что касается птиц, некоторые, пусть не самые крупные хищники высшего уровня со временем (вновь) заселяют территории, занятые современными городами, либо самостоятельно, либо благодаря (ре)интродукции. В Москве примерами этого процесса стали соответственно тетеревятник, более чем успешно освоивший лесные массивы города и пригородов, и реинтродуцированный сапсан, успехи которого пока на порядок скромнее. На обоих хищников возлагались надежды в плане ограничения численности серой вороны, но с тетеревятником она неплохо "ужилась" – очевидно, благодаря изобилию сизых голубей как более привлекательной для этого ястреба альтернативы, – а сапсан пока слишком малочислен (Сорокин и др., 2011, 2018; Калякин, Волцит, 2012; Калякин М.В. и др., 2014).

На предполагаемые локальные синэкологические последствия появления в 2005 г. и дальнейшего пребывания сапсанов на Главном здании МГУ, особенно на эффект "защитного зонтика", неоднократно указывал Калякин (2007, 2009, 2011, 2014). По его мнению, непосредственное и "психологическое" воздействие этого сокола на местную группировку серых ворон, а также, вероятно, на местную пару воронов (*Corvus corax*) и регулярно наведывавшихся, в прошлом, тетеревятников, оказалось весьма благоприятным для ряда других гнездящихся птиц. Среди тех видов, которые прежде находились под более жестким прессингом ворон и выиграли от появления сапсана, этот исследователь в первую очередь отмечает обыкновенную пустельгу и ушастую сову. Однако при этом они и сами становились жертвами сапсана (Калякин, 2009, 2014). Примечательно, что и тетеревятник, и тем более сапсан сбивают серых ворон и других хищников в значительно большем количестве, чем используют в пищу (Калякин, 2007, 2009).

Несмотря на это, плотность гнездования серой вороны на территории МГУ остается довольно внушительной: от 1.5 до 2.1 пары/10 га в 2013–2020 гг. (данные автора и В.В. Худякова). По нашим наблюдениям, на небольших высотах, во всяком случае, ниже 30–35 м, на которых "университетские" сапсаны практически не охотятся, вороны чувствуют себя вполне комфортно. Они успешно гнездятся и разоряют гнезда других птиц, в частности рябинника (Морозов, 2022), даже на участках, примыкающих к Главному зданию.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Со 2-й половины прошлого столетия становилось все более очевидным, что сверхвысокие локальные плотности населения в репродуктивный период в урболандшафтах могут быть свойственны не только так называемым полным синантропам и еще немногим "исключительным" видам вроде черного дрозда, которые начали преуспевать в освоении городов относительно недавно, например, с 19-го века. Городские популяции, зачастую достигающие в тех или иных местообитаниях повышенных плотностей по сравнению с предпочитаемыми ими биотопами в исконных ландшафтах, формируются у всевозрастающего числа видов птиц и млекопитающих (Luniak, 2004; Urban carnivores ..., 2010; Urban raptors ..., 2018 и др.). У некоторых из них этот процесс происходит на фоне снижения численности за пределами городов и даже сокращения ареалов (Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016).

При этом парадоксальное, на первый взгляд, сочетание повышенной плотности и довольно высокой успешности размножения видов-жертв с высокой плотностью населения, а иногда и со значительным видовым богатством хищников не представляет в урболандшафтах редкости – во всяком случае, в Европе и Северной Америке в последние десятилетия. Более того, вероятно, из-за отсутствия или пониженной численности хищников самого верхнего трофического уровня, в городах некоторых регионов наблюдается экологическое высвобождение хищников, представляющих собой более низкие звенья пищевых цепей, так что можно говорить о двойном парадоксе.

Наиболее правдоподобное объяснение парадокса хищничества в городах основано на предположении о пониженном прессинге хищников – в пересчете на одну особь, пару или попытку размножения видов-жертв – благодаря наличию и доступности дополнительных, в том числе "альтернативных", кормов для хищников. Для неспециализированных хищников этим дополнением служат, в том числе, антропогенные корма, для более специализированных – в первую очередь полные и некоторые частичные синантропы, многочисленные в городах. Такие виды, как сизый голубь, домовый воробей, серая крыса и др., а со временем и наращивающие численность синурбисты, поневоле "принимающие на себя" значительную часть прессинга со стороны городских хищников, вероятно, облегчают процесс освоения урболандшафтов для других видов-жертв. Сверх того, абиотическая среда современных городов – электрическое освещение, более мягкий климат, конструктивные особенности зданий – предоставляет хищникам дополнительные возможности для добывания корма. Наконец, определенный (локальный?) вклад в ослабление пресса хищничества, вероятно, могут вносить те "виды-покровители", которым удается освоить городские ландшафты.

Нельзя не признать, что альтернативность гипотез о пониженном или повышенном прессинге хищников в урболандшафтах, по сравнению с неурбанизированными территориями, иногда слишком абсолютизируется, хотя, казалось бы, ясно, что межвидовые отношения не могут длительное время оставаться постоянными. Предположение, согласно которому в отдельно взятом городе или регионе прессинг сильно различался между разными периодами истории, например был слабым в отдаленном прошлом, а затем в той или иной степени возрастал по мере синурбизации ключевых видов хищников, – гораздо правдоподобнее (Tomiałojć, 1994, 2011, 2017). Важность исторических сведений и многолетних исследований в данной области экологии трудно переоценить. Между тем еще в конце 2-й трети прошлого века Эрц (Erz, 1966) с сожалением констатировал, что в Европе возможность изучения начальных стадий освоения городов большинством видов птиц-урбанистов уже упущена. Можно добавить, что к настоящему времени она упущена и во многих других, если не в большинстве областей Земного шара. В какой мере современные исследования могут исправить эту ситуацию?

Несомненно, одной из приоритетных задач в данной области экологии является оценка взаимодействия разных факторов, в особенности – величин синэргистических эффектов их воздействия в городах по сравнению с природными ландшафтами. При обсуждении феномена быстрого формирования сверхплотных городских популяций и парадокса хищничества таким эффектам пока не уделяется должного внимания. Между тем их существование продемонстрировано в ходе полевых экспериментов на отдельных видах млекопитающих и птиц (Krebs et al., 1995; Karels et al., 2000; Zanette et al., 2003, 2006, 2006a; Clinchy et al., 2004; Zanette, Clinchy, 2010; Shang et al., 2019). Так, в юго-западной части Британской Колумбии эксперименты в оседлой популяции певчей зонотрихии (*Melospiza melodia*) – мелкой воробьиной птицы из семейства Passerellidae, которой свойственно полицикличное размножение (с конца марта до августа – до 4-х выводков по 1–4 птенца), показали, что уменьшение числа хищников и неограниченная подкормка взрослых птиц на гнездовых территориях оказывают не аддитивное, а мультипликативное положительное воздействие на продуктивность гнездования (Zanette et al., 2003, 2006, 2006a). Итоговый эффект представляет собой не просто сумму, а скорее произведение эффектов воздействия каждого из этих двух факторов в отдельности. Например, в 2000 г. подкормка взрослых птиц на гнездовых территориях "увеличила" количество вылетевших из их гнезд птенцов в среднем на 1.1 на пару за год, пониженная численность хищников – на 1.3, а совместно они обусловили увеличение в среднем не на 2.4, а на 4.0 слетка на пару за год (Zanette et al., 2003). Судя по всему, "более чем аддитивная" часть эффекта была обусловлена не столько собственно хищничеством, т.е. уничтожением (части) яиц и птенцов, сколько непрямым воздействием локальных численности/разнообразия хищников, страха перед ними, на некоторые репродуктивные параметры местных пар вида-жертвы (Zanette et al., 2006, 2011; Martin, 2011; Clinchy et al., 2013), о чем также см. ниже.

Заметим, что в окрестностях г. Виктория, где проводилось это исследование, местами пониженного видового богатства и численности хищников мелких птиц являются маленькие (<2 км^2), облесенные прибрежные острова. Площадки, отвечающие условию высокого прессинга, были заложены в ближайшем пригороде Виктории (на о-

ве Ванкувер площадью >31 км^2), точнее, на небольших природных территориях по периферии этого города, вследствие чего на них, помимо прочего, встречались и такие хищники, как домашние кошки и крысы (Zanette et al., 2003, 2006). В итоге, как бы вопреки представлению об экологическом высвобождении в городах, синэргистическое понижение продуктивности размножения у певчей зонотрихии наблюдалось на “более урбанизированных” площадках. Впрочем, и оснований говорить о повышенных плотностях гнездования певчей зонотрихии в биотопах городов/пригородов, тем более причислять ее к синурбистам, нет. Вопрос заключается в том, типична или атипична такая картина для тех или иных стадий освоения городских ландшафтов видами-урбанистами, не чаще ли наблюдается как раз обратное положение вещей.

С одной стороны, единовременность – преимущественно последние 50–70 лет – и широкое распространение синурбизации дают повод думать об общности, универсальности ее причин и механизмов. С другой стороны, кажется невероятным, что у самых разных, в том числе таксономически и экологически далеких видов, с явно различающимися жизненными стратегиями и механизмами поддержания популяционного “гомеостаза”, к тому же в разных частях света и макроклиматических условиях этот процесс может определяться единственным или одними и теми же двумя–тремя факторами. Например, согласно гипотезе кредитования – лучшей обеспеченностью (дополнительными) кормами и пониженным прессингом хищников в городах (Shochat, 2004; Shochat et al., 2006). Напротив, не представляют редкости ситуации, когда гнездование в городе влечет потери в количестве и/или качестве потомков, обусловленные ухудшением именно кормовых условий (подробнее см. Морозов, 2021).

В Испании у степной пустельги – частичного синантропа и давнего урбаниста – особи в (некоторых?) городских колониях с избытком расплачиваются за существенное ослабление прессинга хищников высокой смертностью птенцов от голода. По-видимому, недоедание обусловлено недостаточным количеством приносимой родителями пищи. За кормом, в 1-ю очередь за крупными насекомыми отряда прямокрылых (Orthoptera), городским соколам приходится летать дальше, чем птицам, гнездящимся в сельской местности. В результате количество птенцов, доживающих до вылета, у городских пар достоверно меньше, чем у сельских пар. К тому же в городских колониях наблюдается больше смертей взрослых птиц, обусловленных человеческой деятельностью, чем в сельской местности (Tella et al., 1996; Negro et al., 2020).

Кроме того, до сих пор в городской экологии слишком мало внимания уделялось изучению неочевидных, скрытых синэкологических механизмов (см. Cresswell, 2008; Zanette, Clinchy, 2010; Zanette et al., 2011; Clinchy et al., 2013; Ibáñez-Álamo et al., 2015; Shang et al., 2019), в частности косвенных воздействий на виды-жертвы самого хищничества (Martin, 1992, 2011; Beckerman et al., 2007; Bonnington et al., 2013; Díaz et al., 2013; Grade et al., 2021) и иных межвидовых отношений (например, Морозов, 2001а; Møller, Nielsen, 2007), влияющих на уязвимость перед хищниками и демографические показатели. Так, во втором сообщении упоминались сублетальные и опосредованные летальные эффекты хищничества (Морозов, 2021а). В приведенном примере речь шла о том, что появление кошек вблизи гнезд черных дроздов в городском парке приводило, из-за беспокойства взрослых птиц, к довольно продолжительному, значительному по величине снижению частоты приносов корма птенцам и повышению вероятности последующего разорения гнезд другими видами хищников (Bonnington et al., 2013).

Один из очевидных, но пока малоизученных примеров зависимости хищничества от других типов межвидовых отношений – повышение уязвимости жертв перед хищниками из-за неудовлетворительного физического состояния, обусловленного воздействием паразитов (например, Møller, Nielsen, 2007; Shang et al., 2019). Факт гибели особи непосредственно из-за воздействия паразитов доказать непросто. Еще труднее доказать, что особь стала жертвой хищника вследствие ее заражения паразитами в настоящем или прошлом. При обнаружении подобных зависимостей как таковых важно выяснить, помимо прочего, аддитивны ли вызванные хищничеством потери в популяциях жертв, увеличивают ли они и насколько общую смертность среди особей, способных дожить до (следующего) размножения (см. Newton, 1998), каков итоговый эффект совместного воздействия паразитизма и хищничества. Звучит как трюизм, но мешая распространению некоторых паразитов, хищничество может играть особенно важную санитарную роль именно в переуплотненных городских популяциях жертв.

Влияние паразитизма, тем более во взаимодействии с другими межвидовыми отношениями, на процесс освоения птицами городов стало широко обсуждаться лишь в последние десятилетия (Bradley, Altizer, 2007; Delgado, French, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014; Becker et al., 2015; Galbraith et al., 2017; Rouffaer et al., 2017; Watson et al., 2017; Fuirst et al., 2018 и др.). С одной стороны, в условиях повышенной плотности населения, тем более скученности (в частности, в местах подкормки: см. Becker et al., 2015; Murray et al., 2016; Reynolds et al., 2017; Moyers et al., 2018 и др.), характерных для полных синантропов и синурбистов, риск передачи многих паразитов, вероятность заражения, казалось бы, должны возрастать. Это в целом подтвержда-

ется сведениями по распространению инфекционных заболеваний в городских популяциях некоторых хищных млекопитающих, но применительно к другим группам паразитов млекопитающих и к паразитам птиц картина выглядит довольно противоречивой и неоднозначной (Delgado, French, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014; Becker et al., 2015; Galbraith et al., 2017).

Так, на прудах Московского зоопарка в отдельные годы причиной крайне низкой выживаемости птенцов у свободноживущих видов уток, наряду с хищничеством, по-видимому, является сингамоз – поражение дыхательных путей, вызываемое нематодами рода *Syngamus*, которые легко передаются в условиях высокой скученности птиц. Вместе с тем в свое время именно вольное содержание на прудах зоопарка послужило пусковым механизмом для формирования московских популяций ряда видов уток, в том числе наиболее многочисленных – кряквы (*Anas platyrhynchos*) и огаря (*Tadorna ferruginea*) (Авилова и др., 2007).

В плотном поселении рябинника на территории МГУ в Москве выявлена значительная частота и высокая степень заражения некоторых гнезд кровососущими личинками двух видов мух, *Protocalliphora azurea* (Fallén, 1816) (Diptera, Calliphoridae) и *Neottiophilum praeustum* (Meigen, 1826) (Neottiophilidae), питающимися на птенцах. У последнего вида, паразитирующего в поздних гнездах этого дрозда (в конце мая и июне), максимальные показатели численности личинок оказались очень высокими – до 199–299 экз. на гнездо. Впрочем, даже столь высокая численность личинок не влекла явных потерь среди птенцов, во всяком случае, до их вылета из гнезда (Krivosheina et al., 2017, 2018).

С другой стороны, не исключено, что один из факторов, благоприятствующих синурбизации птиц, – ослабление в урболандшафтах прессинга со стороны некоторых групп экто- и эндопаразитов, которое может объясняться плохими условиями для завершения жизненных циклов этих паразитов в городах (см. Delgado, French, 2012; Calegaro-Marques, Amato, 2014). Например, исследования, выполненные в ряде областей Европы, показали пониженную зараженность паразитами крови и иксодовыми клещами в городских популяциях черного дрозда (Gregoire et al., 2002; Geue, Partecke, 2008; Evans et al., 2009).

Кроме того, от паразитов, как известно, страдают не только жертвы хищников, но и сами хищники (Delgado, French, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014). Так, некоторые виды соколообразных птиц в городах часто бывают заражены *Trichomonas gallinae* вследствие преобладания в их рационе голубей – основных хозяев паразита (Boal et al., 1998; Krone et al., 2005). У ястреба Купера в г. Тусон и прилежащих городах в Аризоне были выявлены не только резко повышенная, по сравнению с загородными территориями, доля зараженных трихомонозом птенцов в гнездах (85% против 9%), но и высокая смертность среди них от этого заболевания (41% против нулевой) (Boal et al., 1998; Boal, Mannan, 1999). Впрочем, последнее обстоятельство не остановило процесс синурбизации. Необычно высокая смертность могла быть обусловлена отсутствием устойчивости к воздействию паразита в недавно образовавшейся городской группировке этого хищника, местная "природная" популяция которого имеет другой спектр питания, т.е. прежде не сталкивалась с таким уровнем зараженности добычи. Во всяком случае, в городских и негородских популяциях ястреба Купера в трех других регионах Северной Америки доля зараженных трихмонозом птенцов оказалась низкой (2.7%), а смертность непосредственно из-за этого заболевания не выявлена (Rosenfield et al., 2002). У тетеревятника в окрестностях Вроцлава и в Берлине зараженными трихомонозом оказались соответственно от 35 до 100% (в зависимости от возраста) и 65% птенцов, но смертность от этого среди них, до вылета, во всяком случае – в Берлине, была незначительной (менее 1%) (Wieliczko et al., 2003; Krone et al., 2005).

По всей видимости, первопричиной опосредованных летальных эффектов хищничества могут становиться, по крайне мере на локальном уровне, даже "позитивные" ценотические отношениями, например стремление одних видов размножаться "под покровительством" других, о чем упоминалось в предыдущем разделе данного сообщения на примере рябинника и гнездящихся по соседству с ним мелких видов птиц. Есть основания предполагать, что хорошо заметные, привлекательные для хищников колонии рябинника в некоторых ситуациях – при массовом разорении гнезд этого дрозда или после ухода его выводков с территории колонии – превращаются для "подзащитных" пар других видов в экологическую ловушку.

Современные города, будучи, по эволюционным меркам, молодым и быстро меняющимся ландшафтом, представляют особый интерес для изучения не только вышеупомянутых, но и других типов ценотических отношений. Например, формирование сверхвысоких плотностей населения, в том числе единовременно у симбиотопичных близкородственных и экологически сходных видов, создает уникальные возможности для проведения исследований межвидовой конкуренции. Анализ процессов, происходящих в урболандшафтах, может сыграть ключевую роль в разработке целого ряда фундаментальных, природоохранных и прикладных проблем экологии, этологии и микроэволюции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор очень признателен анонимному рецензенту за внимательное прочтение столь длинной рукописи, конструктивные замечания и советы, которые позволили существенно улучшить структуру переходов между сообщениями, повысить четкость изложения и устранить целый ряд других недочетов. Вид грызуна на приведенной в статье фотографии определил по снимкам Б.И. Шефтель. Работа выполнена в соответствии с госзаданием № 0109-2019-0006, поддержана программами президиума РАН № I.1.17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и I.2.41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”. В ней также использованы материалы, в том числе ранее не публиковавшиеся, собранные автором при выполнении грантов РФФИ (№ 11-04-00941а, 08-04-00926а, 05-04-49620а, 02-04-49077а и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдеев В.П., 2019. Гнездование серой неясыти в парке “Останкино” в 2014–2019 гг. // Московка. № 29. С. 25–26.

Авилова К.В., Поповкина А.Б., Сметанин И.С., 2007. Роль Московского зоопарка в поддержании городской группировки гусеобразных птиц // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 21–30.

Артамонов В.Б., Калякин В.Н., 2019. Пребывание и питание серой неясыти в зимний и ранневесенний периоды 2018/2019 гг. на территории памятника истории “Бутовский полигон” // Московка. № 29. С. 40–42.

Барановский А.В., Иванов Е.С., 2016. Гнездящиеся птицы города Рязани (Атлас распространения и особенности биологии). Рязань: Изд-во “ПервопечатникЪ”. 367 с.

Белик В.П., 2003. Хищничество тетеревятника и его роль в биоценозах // Ястреб–тетеревятник. Место в экосистемах России. Материалы к 4-й конф. по хищным птицам Северной Евразии, Пенза, 1–3 февраля 2003 г. Пенза–Ростов. С. 146–168.

Венгеров П.Д., 1990. Особенности экологии зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в колониях дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) // Экология. № 3. С. 89–90.

Венгеров П.Д., 1990а. Эколого-ооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госкомприроды СССР. 178 с.

Венгеров П.Д., 2013. Певчий дрозд – *Turdus philomelos* C.L. Brehm // Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселев О.Г., Борискин Д.А., Ветров Е.В. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Изд-во “Научная книга”. С. 293–301.

Венгеров П.Д., 2013а. Зяблик – *Fringilla coelebs* L. // Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселев О.Г., Борискин Д.А., Ветров Е.В. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Изд-во “Научная книга”. С. 307–315.

Венгеров П.Д., Смирнов С.В., 2013. Рябинник – *Turdus pilaris* L. // Нумеров А.Д., Венгеров П.Д., Киселев О.Г., Борискин Д.А., Ветров Е.В. и др. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Изд-во “Научная книга”. С. 287–293.

Воробьев Г.П., 1998. К экологии гнездования ястреба-перепелятника в городе Воронеже // III конф. по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии. Ставрополь, 15–18 сентября 1998 г. Часть 1. Ставрополь: СГУ. С. 25–26.

Гавриленко Н.И., 1970. Позвоночные животные и урбанизация их в условиях города Полтавы. Харьков: Изд-во Харьковского ун-та. 140 с.

Гришанов Г.В., 1981. Особенности биологии гнездования черного дрозда (*Turdus merula* L.) в ландшафтах с различной степенью окультуривания на территории Калининградской области // Тез. докл. X Прибалтийской орнитол. конф. Том 2. Рига: Ин-т биологии АН Латвийской ССР. С. 47–48.

Гроот Куркамп Х., 2007. Интересные встречи: сентябрь 2006 г. – март 2007 г. // Московка. № 5. С. 57–62.

Гроот Куркамп Х., 2008. Интересные встречи: сентябрь 2007 г. – март 2008 г. // Московка. № 7. С. 37–44.

Гроот Куркамп Х., 2009. Интересные встречи: сентябрь 2008 г. – март 2009 г. // Московка. № 9. С. 40–47.

Гроот Куркамп Х., 2012. Интересные встречи: сентябрь 2011 г. – март 2012 г. // Московка. № 15. С. 51–56.

Калякин В.Н., 2007. Результаты наблюдений за врановыми и хищными птицами в некоторых районах Москвы и Подмосковья // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. Матлы 8 Международной конф. по врановым птицам, Ставрополь, 21–25 сентября 2007 г. Москва–Ставрополь: МПГУ–Ставропольский гос. ун-т. С. 160–163.

Калякин В.Н., 2009. Сапсаны на главном здании МГУ в 2005–2009 гг. // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М. С. 194–199.

Калякин В.Н., 2010. Состав питания длиннохвостой неясыти на территории ГБС РАН зимой 2009–2010 гг. // Московка. № 12. С. 11–13.

Калякин В.Н., 2011. Чем интересны сапсаны и другие пернатые хищники, обитающие на территории МГУ // Жизнь Земли. Землеведение: история, достижения, перспективы. Вып. 33. М.: Изд-во Московского ун-та. С. 67–72.

Калякин В.Н., 2012. Серая неясыть в Останкинском, Измайловском и Терлецком парках в 2011–2012 гг. // Московка. № 16. С. 48–51.

Калякин В.Н., 2014. Кратко о результатах наблюдений 2001–2014 гг. за некоторыми пернатыми хищниками Москвы и Подмосковья // Московка. № 20. С. 42–54.

Калякин В.Н., 2015. К питанию хищных птиц (конец 2014 – начало 2015 гг.) // Московка. № 21. С. 47–51.

Калякин В.Н., Брунова М.В., 2018. Сапсаны и пустельги на территории МГУ с сентября 2017 г. до начала сентября 2018 г. // Московка. № 28. С. 44–47.

Калякин В.Н., Брунова М.В., 2019. Сапсаны и пустельги на территории МГУ с сентября 2018 г. до начала апреля 2019 г. // Московка. № 29. С. 45–46.

Калякин В.Н., Елисеев С.Л., Леонтьева О.А., 2015. К питанию ушастых сов и серых неясытей в некоторых районах Москвы (апрель – начало сентября 2015 г.) // Московка. № 22. С. 62–64.

Калякин М.В., Волцит О.В., 2012. Москва // Птицы городов России / Отв. ред. В.М. Храбрый. СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 250–297.

Калякин М.В., Волцит О.В., Гроот Куркамп Х. (ред.-сост.), 2014. Атлас птиц города Москвы. М.: "Фитон XXI". 332 с.

Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л., 1999. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука. 245 с.

Котов А.А., 1993. Сизый голубь – *Columba livia* Gmelin, 1789 // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука. С. 85–98.

Красная книга города Москвы. 2-е издание, 2011 / Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. 928 с.

Куранов Б.Д., 2008. Особенности урбанизации птиц // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 1. С. 123–132.

Курдюков А.Б., 2014. О случаях активного хищничества большеклювой вороны *Corvus macrorhynchos mandshuricus* и сороки *Pica pica jankowskii* в Южном Приморье // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск 992. С. 1257–1265.

Матус А.А., 2003. Ястреб-тетеревятник в Киеве // Беркут. Т. 12. № 1–2. С. 66–69.

Морозов Н.С., 2001. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 1. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии колониальных видов // Успехи современной биологии. Т. 121. № 4. С. 337–356.

Морозов Н.С., 2001а. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 2. Ассоциации, формирующиеся в поселениях дрозда-рябинника, *Turdus pilaris* // Успехи современной биологии. Т. 121. № 5. С. 428–447.

Морозов Н.С., 2002. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 3. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии неколониальных видов // Успехи современной биологии. Т. 122. № 2. С. 156–182.

Морозов Н.С., 2021. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 1. Кто преуспевает в освоении урболандшафтов? //Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1236–1261.

Морозов Н.С., 2021а. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 2. Понижен или повышен прессинг хищников в урболандшафтах? // Зоологический журнал. Т. 100. № 12. С. 1328–1353.

Морозов Н.С., 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – препятствие для синурбизации видов-жертв? // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 37–66.

Морозов Н.С., Конторщиков В.В., 2008. Зимние кладки у ушастых сов в Москве в 2008 г. // Орнитология. Вып. 35. С. 137–142.

Морозов Н.С., Худяков В.В., 2016. Дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) в Москве в 2015 г.: сроки гнездования и последствия двух аномальных метеорологических явлений // Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ. М.: МАКС Пресс. С. 220–267.

Морозова Г.В., 1984. Особенности гнездования птиц в лесных насаждениях с высокой численностью ворон // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценотическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 158.

Морозова Г.В., 1984а. Лесные птицы в жилом квартале Москвы // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 98–99.

Николаев С.Н., 2008. Наблюдения у гнезда чеглока на Сходне // Московка. № 8. С. 37–38.

Ноздрань А.В., 2013. Ранний выводок серой неясыти в Филевском парке // Московка. № 17. С. 31–32.

Нумеров А.Д., Бардин А.В., 2013. О хищническом поведении серой вороны *Corvus cornix* // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 942. С. 3173–3181.

Петриньш А.Я., 1986. О зимнем гнездовании обыкновенной неясыти в городах Латвии // Орнитология. Вып. 21. С. 167.

Приклонский С.Г., Иванчев В.П., 1993. Ушастая сова – *Asio otus* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука. С. 302–313.

Рахилин В.К., 2002. Хищническое поведение врановых птиц // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Саранск: Мордовский гос. пед. ин-т им. М.Е. Евсевьева. С. 98–99.

Резанов А.А., Резанов А.Г., 2017. Особенности поведения индийской домовой вороны (*Corvus splendens*) при наземной охоте // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Казань: ООО "Олитех". С. 185–188.

Самойлов Б.Л., 1984. Влияние тетеревятника на численность ворон в пригородных лесах Москвы // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценотическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 192–194.

Самойлов Б.Л., Морозова Г.В., 1987. Влияние рекреационного лесопользования на животных // Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука. С. 36–70.

Самойлов Б.Л., Морозова Г.В., 1998. Животное население основных биотопов Москвы (наземные позвоночные животные) // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. С. 89–120.

Сорокин А.Г., Бородин А.И., Михайлова Н.Н., 2011. Реализация программы реинтродукции сапсана (*Falco peregrinus peregrinus*) в Москве // Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. № 20. М.: Московский зоопарк. С. 70–85.

Сорокин А.Г., Шилина А.П., Бородин А.И., 2018. Сапсан в Москве: прошлое, настоящее, будущее // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всерос. конф., посвященной 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева (ЗБС МГУ, 27 сентября – 1 октября 2018 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 356–363.

Тельпова В.В., 2006. Сравнительная экология дроздов рода *Turdus* в антропогенных ландшафтах Центрального Предкавказья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ. 17 с.

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В., 2012. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 372 с.

Формозов А.Н., 1947. Фауна // Природа города Москвы и Подмосковья. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 287–370.

Шариков А.В., 2003. Раннее размножение серой неясыти в Москве // Орнитология. Вып. 30. С. 222–223.

Шариков А.В., 2006. Особенности зимнего питания ушастой совы (*Asio otus*) в населенных пунктах Ставропольского края // Зоологический журнал. Т. 85. № 7. С. 871–877.

Шариков А.В., Холопова Н.С., Волков С.В., Макарова Т.В., 2009. Обзор питания сов в Москве и Подмосковье // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М.: ИПЭЭ РАН, МПГУ. С. 188–203.

Шурупов И.И., 1984. Влияние серой вороны на успешность гнездования воробьиных птиц в Подмосковье // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценотическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. М.: Наука. С. 164–167.

Annett C.A., Pierotti R., 1999. Long-term reproductive output in Western Gulls: consequences of alternate tactics in diet choice // Ecology. V. 80. № 1. P. 288–297.

Bailly J., Scheifler R., Berthe S., Clément-Demange V.-A., Leblond M. et al., 2016. From eggs to fledging: negative impact of urban habitat on reproduction in two tit species // Journal of Ornithology. V. 157. № 2. P. 377–392.

Bańbura J., Bańbura M., 2012. Blue Tits *Cyanistes caeruleus* and Great Tits *Parus major* as urban habitat breeders // International Studies on Sparrows. V. 36. P. 66–72.

Becker D.J., Streicker D.G., Altizer S., 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife–pathogen dynamics: a review and meta-analysis // Ecology Letters. V. 18. № 5. P. 483–495.

Beckerman A.P., Boots M., Gaston K.J., 2007. Urban bird declines and the fear of cats // Animal Conservation. V. 10. № 3. P. 320–325.

Bell C.P., Baker S.W., Parkes N.G., Brooke M.D.L., Chamberlain D.E., 2010. The role of the Eurasian Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in the decline of the House Sparrow (*Passer domesticus*) in Britain // Auk. V. 127. № 2. P. 411–420.

Boal C.W., Mannan R.W., 1999. Comparative breeding ecology of Cooper's Hawks in urban and exurban areas of southeastern Arizona // Journal of Wildlife Management. V. 63. № 1. P. 77–84.

Boal C.W., Mannan R.W., Hudelson K.S., 1998. Trichomoniasis in Cooper's Hawks from Arizona // Journal of Wildlife Diseases. V. 34. № 3. P. 590–593.

Bodey T.W., McDonald R.A., Bearhop S., 2009. Mesopredators constrain a top predator: competitive release of ravens after culling crows // Biology Letters. V. 5. № 5. P. 617–620.

Bogucki Z., 1967. O pokarmie puszczyka (*Strix aluco* L.) gnieżdżącego się w śródmieściu Poznania // Przegląd Zoologiczny. T. 11. № 1. S. 71–74.

Bonnington C., Gaston K.J., Evans K.L., 2013. Fearing the feline: domestic cats reduce avian fecundity through trait-mediated indirect effects that increase nest predation by other species // Journal of Applied Ecology. V. 50. № 1. P. 15–24.

Bradley C.A., Altizer S., 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases // Trends in Ecology and Evolution. V. 22. № 2. P. 95–102.

Brook L.A., Johnson C.N., Ritchie E.G., 2012. Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression // Journal of Applied Ecology. V. 49. № 6. P. 1278–1286.

Brown L., 1976. British Birds of Prey. London: Collins. 400 p.

Buxton V.L., Benson T.J., 2015. Do natural areas in urban landscapes support successful reproduction by a group of conservation priority birds? // Animal Conservation. V. 18. № 5. P. 471–479.

Cade T.J., Bird D.M., 1990. Peregrine falcons, *Falco peregrinus*, nesting in an urban environment: a review // Canadian Field-Naturalist. V. 104. № 2. P. 209–218.

Cade T.J., Martell M., Redig P., Septon G., Tordoff H., 1996. Peregrine Falcons in urban North America // D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 3–13.

Calegaro-Marques C., Amato S.B., 2014. Urbanization breaks up host-parasite interactions: a case study on parasite community ecology of Rufous-Bellied Thrushes (*Turdus rufiventris*) along a rural-urban gradient // PLoS ONE. V. 9. № 7. Article e103144. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103144

Campbell R.W., Manuwal D.A., Harestad A.S., 1987. Food habits of the Common Barn-Owl in British Columbia // Canadian Journal of Zoology. V. 65. № 3. P. 578–586.

Campobello D., Sarà M., Hare J.F., 2012. Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed-species colonies // Behavioral Ecology. V. 23. № 2. P. 425–433.

Caro T., 2005. Antipredator Defenses in Birds and Mammals. Chicago: University of Chicago Press. 592 p.

Cava J.A., Stewart A.C., Rosenfield R.N., 2012. Introduced species dominate the diet of breeding urban Cooper's Hawks in British Columbia // Wilson Journal of Ornithology. V. 124. № 4. P. 775–782.

Chace J.F., Walsh J.J., 2006. Urban effects on native avifauna: a review // Landscape and Urban Planning. V. 74. № 1. P. 46–69.

Chamberlain D.E., Cannon A.R., Toms M.P., Leech D.I., Hatchwell B.J. et al., 2009. Avian productivity in urban

landscapes: a review and meta-analysis // Ibis. V. 151. № 1. P. 1–18.

Charmantier A., Demeyrier V., Lambrechts M., Perret S. Grégoire A., 2017. Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in Great Tits // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article 53. P. 1–13.

Charter M., Izhaki I., Leshem Y., 2011. Predation or facilitation? An experimental assessment of whether generalist predators affect the breeding success of passerines // Journal of Ornithology. V. 152. № 3. P. 533–539.

Cignini B., Zapparoli M., 2005. Rome // J.G. Kelcey, G. Rheinwald (eds). Birds in European Cities. St. Katharinen: GINSTER Verlag. P. 243–277.

Clinchy M., Sheriff M.J., Zanette L.Y., 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear // Functional Ecology. V. 27. № 1. P. 56–65.

Clinchy M., Zanette L., Boonstra R., Wingfield J.C., Smith J.N.M., 2004. Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 271. № 1556. P. 2473–2479.

Clunie F., 1976. A Fiji Peregrine (*Falco peregrinus*) in an urban-marine environment // Notornis. V. 23. № 1. P. 8–28.

Contesse P., Hegglin D., Gloor S., Bontadina F., Deplazes P., 2004. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland // Mammalian Biology. V. 69. № 2. P. 81–95.

Cresswell W., 2008. Non-lethal effects of predation in birds // Ibis. V. 150. Suppl. 1. P. 3–17.

Crooks K.R., Soulé M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system // Nature. V. 400. № 6744. P. 563–566.

DeCandido R., Allen D., 2006. Nocturnal hunting by Peregrine Falcons at the Empire State Building, New York City // Wilson Journal of Ornithology. V. 118. № 1. P. 53–58.

De Coster G., De Laet J., Vangestel C., Adriaensen F., Lens L., 2015. Citizen science in action – evidence for long-term, region-wide House Sparrow declines in Flanders, Belgium // Landscape and Urban Planning. V. 134. P. 139–146.

De Laet J., Summers-Smith J.D., 2007. The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review // Journal of Ornithology. V. 148. Suppl. 2. P. S275–S278.

Delgado-V C.A., French K., 2012. Parasite–bird interactions in urban areas: current evidence and emerging questions // Landscape and Urban Planning. V. 105. № 1–2. P. 5–14.

Dhondt A.A., Eyckerman R., Moermans R., Hublé J., 1984. Habitat and laying date of Great and Blue Tit *Parus major* and *P. caeruleus* // Ibis. V. 126. № 3. P. 388–397.

Díaz M., Møller A.P., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J.D. et al., 2013. The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe // PLoS ONE. V. 8. № 5. Article e64634.

Dominoni D., Quetting M., Partecke J., 2013. Artificial light at night advances avian reproductive physiology // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 280. № 1756: 20123017.

Dominoni D.M., Helm B., Lehmann M., Dowse H.B., Partecke J., 2013a. Clocks for the city: circadian differences between forest and city songbirds // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 280. № 1763: 20130593.

Drewitt E., 2014. Urban Peregrines. Exeter, UK: Pelagic Publishing. 250 p.

Drewitt E.J.A., Dixon N., 2008. Diet and prey selection of urban-dwelling Peregrine Falcons in southwest England // British Birds. V. 101. № 2. P. 58–67.

Dunn P., 2004. Breeding dates and reproductive performance // A.P. Møller, W. Fiedler, P. Berthold (eds). Birds and Climate Change / Advances in Ecological Research. V. 35. Amsterdam: Elsevier. P. 69–87.

Dunn P.O, Winkler D.W., 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds // A.P. Møller, W. Fiedler, P. Berthold (eds). Effects of Climate Change on Birds. Oxford: Oxford University Press. P. 113–128.

Dykstra C.R., 2018. City lifestyles: behavioral ecology of urban raptors // C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 18–35.

Eden S.F., 1985. The comparative breeding biology of magpies *Pica pica* in an urban and a rural habitat (Aves: Corvidae) // Journal of Zoology. V. 205. № 3. P. 325–334.

Ellenberg H., Dreifke R., 1992. "Abrition" – Der Kolkrabe als "Schutzschild" vor dem Habicht // Corax. B. 15. S. 2–10.

Emlen J.T., 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation // Condor. V. 76. № 2. P. 184–197.

Eötvös C.B., Magura T., Lövei G.L., 2018. A meta-analysis indicates reduced predation pressure with increasing urbanization // Landscape and Urban Planning. V. 180. P. 54–59.

Erz W., 1966. Ecological principles in the urbanization of birds // Ostrich. Supplement 6. P. 357–364.

Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J. et al., 2011. Trophic downgrading of planet Earth // Science. V. 333. № 6040. P. 301–306.

Estes W.A., Mannan R.W., 2003. Feeding behavior of Cooper's Hawks at urban and rural nests in southeastern Arizona // Condor. V. 105. № 1. P. 107–116.

Evans K.L., Chamberlain D.E., Hatchwell B.J., Gregory R.D., Gaston K.J., 2011. What makes an urban bird? // Global Change Biology. V. 17. № 1. P. 32–44.

Evans K.L., Gaston K.J., Sharp S.P., McGowan A., Simeoni M. et al., 2009. Effects of urbanization on disease prevalence and age structure in Blackbird *Turdus merula* populations // Oikos. V. 118. № 5. P. 774–782.

Evans K.L., Newson S.E., Gaston K.J., 2009a. Habitat influences on urban avian assemblages // Ibis. V. 151. № 1. P. 19–39.

Faeth S.H., Warren P.S., Shochat E., Marussich W.A., 2005. Trophic dynamics in urban communities // BioScience. V. 55. № 5. P. 399–407.

Fedriani J.M., Fuller T.K., Sauvajot R.M., 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California // Ecography. V. 24. № 3. P. 325–331.

Feoktistova N.Yu., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L. et al., 2013. The common hamster as a

synurbist: a history of settlement in European cities // Zoologica Poloniae. V. 58. № 3–4. P. 113–126.

Fischer J.D., *Cleeton S.H.*, *Lyons T.P., Miller J.R.*, 2012. Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities // BioScience. V. 62. № 9. P. 809–818.

Fiuczynski D., 1988. Die Baumfalke *Falco subbuteo*. Wittenberg, Lutherstadt: A. ZiemsenVerlag Die Neue Brehm-Bücherei. № 575. 208 s.

Fiuczynski D., Hallau A., Hastädt V., Herold S., Kehl G. et al., 2010. Der Baumfalke in der modernen Kulturlandschaft // Greifvögel und Falknerei 2009/2010. S. 230–244.

Fraissinet M., De Rosa D., 2010. Studio della dieta in periodo riproduttivo del Falco pellegrino *Falco peregrinus* in ambito urbano // Picus. V. 36. № 70. P. 97–103.

Frimer O., 1989. Food and predation in suburban Sparrowhawks *Accipiter nisus* during the breeding season // Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift. Å. 83. № 1. P. 35–44.

Frimer O., 1989a. Breeding performance in a Danish suburban population of Sparrowhawks *Accipiter nisus* // Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift. Å. 83. № 2. P. 151–156.

Fuirst M., Veit R.R., Hahn M., Dheilly N., Thorne L.H., 2018. Effects of urbanization on the foraging ecology and microbiota of the generalist seabird *Larus argentatus* // PLoS ONE. V. 13. № 12. Article e0209200. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209200

Fuller R.A., Tratalos J., Gaston K.J., 2009. How many birds are there in a city of half a million people? // Diversity and Distributions. V. 15. № 2. P. 328–337.

Galbraith J.A., Stanley M.C., Jones D.N., Beggs J.R., 2017. Experimental feeding regime influences urban bird disease dynamics // Journal of Avian Biology. V. 48. № 5. P. 700–713.

Galeotti P., Morimando F., Violani C., 1991. Feeding ecology of the Tawny Owls (*Strix aluco*) in urban habitats (northern Italy) // Bolletino di Zoologia. V. 58. № 2. P.:143–150.

Galushin V.M., 1971. A huge urban population of birds of prey in Delhi, India (Preliminary note) // Ibis. V. 113. № 4. P. 522.

Gauthreaux S.A.Jr., Belser C.G., 2006. Effects of artificial night lighting on migrating birds // C. Rich, T. Longcore (eds). Ecological Consequences of Artificial Night Lighting. Washington, DC: Island Press. P. 67–93.

Gámez S., Potts A., Mills K.L., Allen A.A., Holman A. et al., 2021. Downtown diet: a global meta-analysis of urbanization on consumption patterns of vertebrate predators // Ecology Letters. In review. https://doi.org/10.1101/2020.12.19.423628

Gehlbach F.R., 1996. Eastern Screech Owls in suburbia: a model of raptor urbanization // D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 69–74.

Geue D., Partecke J., 2008. Reduced parasite infestation in urban Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*): a factor favoring urbanization? // Canadian Journal of Zoology. V. 86. № 12. P. 1419–1425.

Glue D.E., 1972. Bird prey taken by British owls // Bird Study. V. 19. № 2. P. 91–96.

Goszczyński J., Jabłoński P., Lesiński G., Romanowski J., 1993. Variation in diet of Tawny Owl *Strix aluco* L. along an urbanization gradient // Acta Ornithologica. V. 27. № 2. P. 113–123.

Grade A.M., Lerman S.B., Warren P.S., 2021. Perilous choices: landscapes of fear for adult birds reduces nestling condition across an urban gradient // Ecosphere. V. 12. № 7. Article e03665.

Grandāns G., Keišs O., Avotiņš A., 2009. Onset of breeding in Tawny Owl *Strix aluco* in eastern Latvia // Acta Universitatis Latviensis. V. 753. Biology. P. 81–87.

Gregoire A., Faivre B., Heeb P., Cezilly F., 2002. A comparison of infestation patterns by *Ixodes* ticks in urban and rural populations of the Common Blackbird *Turdus merula* // Ibis. V. 144. № 4. P. 640–645.

Groom D.W., 1993. Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas // Bird Study. V. 40. № 1. P. 55–62.

Gryz J., Krauze-Gryz D., 2019. Changes in the tawny owl *Strix aluco* diet along an urbanisation gradient // Biologia. V. 74. № 3. P. 279–285.

Grzędzicka E., Kus K., Nabielec J., 2013. The effect of urbanization on the diet composition of the Tawny Owl (*Strix aluco* L.) // Polish Journal of Ecology. V. 61. № 2. P. 391–400.

Gustin M., Ferrarini A., Giglio G., Pellegrino S.C., Frassanito A., 2014. First evidence of widespread nocturnal activity of Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) in Southern Italy // Ornis Fennica. V. 91. № 4. P. 256–260.

Gustin M., Giglio G., Pellegrino S.C., Frassanito A., Ferrarini A., 2017. New evidences confirm that during the breeding season Lesser Kestrel is not a strictly diurnal raptor // Ornis Fennica. V. 94. № 4. P. 194–199.

Halme P., Häkkilä M., Koskela E., 2004. Do breeding Ural owls *Strix uralensis* protect ground nests of birds?: an experiment using dummy nests // Wildlife Biology. V. 10. № 2. P. 145–148.

Halupka L., Halupka K., 2017. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 284. № 1867: 20171710.

Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Terns to Woodpeckers, 1985 / S. Cramp (ed.). Oxford: Oxford University Press. 960 p.

Hanmer H.J., Thomas R.L., Fellowes M.D.E., 2017. Provision of supplementary food for wild birds may increase the risk of local nest predation // Ibis. V. 159. № 1. P. 158–167.

Harrison C.J.O., 1960. The food of some urban Tawny Owls // Bird Study. V. 7. № 4. P. 236–240.

Häkkilä M., Halme P., Koskela E., 2012. Could fluctuating prey availability change protective nesting associations in forest birds? A hypothesis // Journal of Ornithology. V. 153. № 1. P. 199–203.

Hetmański T., 2004. Timing of breeding in the Feral Pigeon *Columba livia* f. *domestica* in Słupsk (NW Poland) // Acta Ornithologica. V. 39. № 2. P. 105–110.

Hindmarch S., Elliot J.E., 2014. Comparing the diet of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*) in rural and urban areas of southwestern British Columbia // Canadian Field-Naturalist. V. 128. № 4. P. 393–399.

Hindmarch S., Elliot J.E., 2015. A specialist in the city: the diet of barn owls along a rural to urban gradient // Urban Ecosystems. V. 18. № 2. P. 477–488.

Hindmarch S., Elliot J.E., 2015a. When owls go to town: the diet of urban Barred Owls // Journal of Raptor Research. V. 49. № 1. P. 66–74.

Ibáñez-Álamo J.D., Magrath R.D., Oteyza J.C., Chalfoun A.D., Haff T.M. et al., 2015. Nest predation research: recent findings and future perspectives // Journal of Ornithology. V. 156. Suppl. 1. P. S247–S262.

James P.C., 1988. Urban Merlins in Canada // British Birds. V. 81. № 6. P. 274–277.

James P.C., Smith A.R., Oliphant L.W., Warkentin I.G., 1987. Northward expansion of the wintering range of Richardson's Merlin // Journal of Field Omithology. V. 58. № 2. P. 112–117.

Jerzak L., 2001. Synurbanization of the magpie in the Palearctic // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 403–425.

Johnston R.F., 2001. Synanthropic birds of North America // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 49–67.

Jokimäki J., Suhonen J., Benedetti Y., Díaz M., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L. et al., 2020. Land-sharing vs. land-sparing urban development modulate predator–prey interactions in Europe // Ecological Applications. V. 30. № 3: e02049.

Jung K., Threlfall C.G., 2018. Trait-dependent tolerance of bats to urbanization: a global meta-analysis // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 285: 20181222.
https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1222

Karels T.J., Byrom A.E., Boonstra R., Krebs C.J., 2000. The interactive effects of food and predators on reproduction and overwinter survival of Arctic Ground Squirrels // Journal of Animal Ecology. V. 69. № 2. P. 235–247.

Kettel E.F., Gentle L.K., Quinn J.L., Yarnel R.W., 2018. The breeding performance of raptors in urban landscapes: a review and meta-analysis // Journal of Ornithology. V. 159. № 1. P. 1–18.

Kettel E.F., Gentle L.K., Yarnel R.W., 2016. Evidence of an urban Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*) feeding young at night // Journal of Raptor Research. V. 50. № 3. P. 321–323.

Kövér L., Lengyel S., Takenaka M., Kirchmeir A., Uhl F. et al., 2019. Why do zoos attract crows? A comparative study from Europe and Asia // Ecology and Evolution. V. 9. № 24. P. 14465–14475.

Krebs C.J., Boutin S., Boonstra R., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M. et al., 1995. Impact of food and predation on the Snowshoe Hare cycle // Science. V. 269. № 5227. P. 1112–1115.

Kristan III W.B., Boarman W.I., Crayon J.J., 2004. Diet composition of common ravens across the urban–wildland interface of the West Mojave Desert // Wildlife Society Bulletin. V. 32. № 1. P. 244–253.

Krivosheina N.P., Morozov N.S., Khudyakov V.V., 2017. On the biology of the bird parasite *Neottiophilum praeustum* (Meigen, 1826) (Diptera, Neottiophilidae) // Entomological Review. V. 97. № 8. P. 1048–1052.

Krivosheina N.P., Morozov N.S., Khudyakov V.V., 2018. Diptera in nests of the Fieldfare *Turdus pilaris* in Moscow City // Entomological Review. V. 98. № 4. P. 434–447.

Krone O., Altenkamp R., Kenntner N., 2005. Prevalence of *Trichomonas gallinae* in Northern Goshawks from the Berlin area of Northeastern Germany // Journal of Wildlife Diseases. V. 41. № 2. P. 304–309.

Kumar N., Mohan D., Jhala Y.V., Qureshi Q., Sergio F., 2014. Density, laying date, breeding success and diet of Black Kites *Milvus migrans govinda* in the city of Delhi (India) // Bird Study. V. 61. № 1. P. 1–8.

Kübler S., Kupko S., Zeller U., 2005. The kestrel (*Falco tinnunculus* L.) in Berlin: investigation of breeding biology and feeding ecology // Journal of Ornithology. V. 146. № 3. P. 271–278.

Lack D., 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. London: Methuen. 409 p.

Leonardi G., Mannino V., 2007. Feeding habits of urban Peregrine *Falco peregrinus brookei* in eastern Sicily // Avocetta. V. 31. P. 73–74.

Lesiński G., Gryz J., Kowalski M., 2009. Bat predation by Tawny Owls *Strix aluco* in differently human-transformed habitats // Italian Journal of Zoology. V. 76. № 4. P. 415–421.

Lesiński G., Gryz J., Krauze-Gryz D., Stolarz P., 2021. Population increase and synurbization of the Yellow-necked Mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018 // Urban Ecosystems. V. 24. № 3. P. 481–489.

Lesiński G., Kasprzyk K., Gryz J., 2012. Bats taken by the Tawny Owl in relation to its roosting site // North-Western Journal of Zoology. V. 8. № 2. P. 247–251. Article No. 121119.

Lewis D.L., Baruch-Mordo S., Wilson K.R., Breck S.W., Mao J.S. et al., 2015. Foraging ecology of black bears in urban environments: guidance for human–bear conflict mitigation // Ecosphere. V. 6. № 8. Article 141.

Lima S.L., 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. V. 84. № 3. P. 485–513.

Lin W.-L., Lin S.-M., Lin J.-W., Wang Y., Tseng H.-Y., 2015. Breeding performance of Crested Goshawk *Accipiter trivirgatus* in urban and rural environments of Taiwan // Bird Study. V. 62. № 2. P. 177–184.

Luniak M., 1995. Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in cities – the background for its planned reintroduction in Warsaw // Acta Ornithologica. V. 30. № 1. P. 53–62.

Luniak M., 2004. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // W.W. Shaw, L.K. Harris, L. Vandruff (eds). Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation. Tucson: Univ. of Arizona. P. 50–55.

Luniak M., Mulsow R., 1988. Ecological parameters in urbanization of the European Blackbird // H. Onellet (ed.). Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Ottawa, 22–29.VI.1986. Vol. 2. Ottawa: Univ. of Ottawa Press. P. 1787–1793.

Luniak M., Mulsow R., Walasz K., 1990. Urbanization of the European Blackbird – expansion and adaptations of ur-

ban population // M. Luniak (ed.). Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe. Wrocław: Ossolineum. P. 186–199.

Marchesi L., Sergio F., Pedrini P., 2002. Cost and benefits of breeding in human-altered landscapes for the Eagle Owl *Bubo bubo* // Ibis. V. 144. № 4. P. E164–E177.

Martin T.E., 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species//Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. V. 85. № 7. P. 2196–2199.

Martin T.E., 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies // D.M. Power (ed.). Current Ornithology. Vol. 9. New York: Plenum Press. P. 163–197.

Martin T.E., 2011. The cost of fear // Science. V. 334. № 6061. P. 1353–1354.

Marzluff J.M., 2017. A decadal review of urban ornithology and a prospectus for the future // Ibis. V. 159. № 1. P. 1–13.

Marzluff J.M., Neatherlin E., 2006. Corvid response to human settlements and campgrounds: causes, consequences, and challenges for conservation // Biological Conservation. V. 130. № 2. P. 301–314.

Marzluff J.M., McGowan K.J., Donnelly R., Knight R.L., 2001. Causes and consequences of expanding American Crow populations // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 331–363.

Mason, C.F., 2000. Thrushes now largely restricted to the built environment in eastern England // Diversity and Distributions. V. 6. № 4. P. 189–194.

McGrady M.J., 1991. The ecology and breeding behaviours of urban Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in Edinburgh, Scotland. PhD thesis. Edinburgh: University of Edinburgh. 181 p.

Mikula P., Hromada M., Tryjanowski P., 2013. Bats and Swifts as food of the European Kestrel (*Falco tinnunculus*) in a small town in Slovakia // Ornis Fennica. V. 90. № 3. P. 178–185.

Milchev B., Boev Z., Georgiev V., 2006. Birds in the diet of Barn Owl *Tyto alba* in SE Bulgaria // Acrocephalus. V. 27. № 128–129. P. 59–63.

Mirkin S., Tucker M.R., Williams D.A., 2021. Predation release of Texas horned lizards (*Phrynosoma cornutum*) living in small towns // Ecology and Evolution. V. 11. № 10. P. 5355–5363.

Moyers S.C., Adelman J.S., Farine D.R., Thomason C.A., Hawley D.M., 2018. Feeder density enhances House Finch disease transmission in experimental epidemics // Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B. Biological Sciences. V. 373. № 1745: 20170090. https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0090

Mönkkönen M., Forsman J. T., 2002. Heterospecific attraction among forest birds: a review // Ornithological Science. V. 1. P. 41–51.

Mönkkönen M., Husby M., Tornberg R., Helle P., Thomson R.L., 2007. Predation as a landscape effect: the trading off by prey species between predation risks and protection benefits // Journal of Animal Ecology. V. 76. № 3. P. 619–629.

Møller A.P., Nielsen J.T., 2007. Malaria and risk of predation: a comparative study of birds // Ecology. V. 88. № 4. P. 871–881.

Murray M., Edwards M.A., Abercrombie B., St. Clair C.C., 2015. Poor health is associated with use of anthropogenic resources in an urban carnivore // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 282. № 1806. Article ID: 20150009.

Murray M.H., Becker D.J., Hall R.J., Hernandez S.M., 2016. Wildlife health and supplemental feeding: a review and management recommendations // Biological Conservation. V. 204. Part B. P. 163–174.

Negro J.J., Bustamante J., Melguizo C., Ruiz J.L., Grande J.M., 2000. Nocturnal activity of Lesser Kestrels under artificial lighting conditions in Seville, Spain // Journal of Raptor Research. V. 34. № 4. P. 327–329.

Negro J.J., Ibáñez C., Pérezjordá J.L., Delariva M.J., 1992. Winter predation by Common Kestrel *Falco tinnunculus* on Pipistrelle Bats *Pipistrellus pipistrellus* in Southern Spain // Bird Study. V. 39. № 3. P. 195–199.

Negro J.J., Prenda J., Ferrero J.J., Rodríguez A., Reig-Ferrer A., 2020. A timeline for the urbanization of wild birds: the case of the lesser kestrel // Quaternary Science Reviews. V. 249: 106638.

Newsome T.M., Dellinger J.A., Pavey C.R., Ripple W.J., Shores C.R. et al., 2014. The ecological effects of providing resource subsidies to predators // Global Ecology and Biogeography. V. 24. № 1. P. 1–11.

Newton I., 1998. Population limitation in birds. London: Academic Press. 597 p.

Newton I., 2010. The Sparrowhawk. London: A & C Black. 420 p.

Parr S., 1985. The breeding ecology and diet of the Hobby *Falco subbuteo* in southern England // Ibis. V. 127. № 1. P. 60–73.

Partecke J., Gwinner E., 2007. Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? // Ecology. V. 88. № 4. P. 882–890.

Partecke J., Van't Hof T., Gwinner E., 2004. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European Blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 271. № 1552. P. 1995–2001.

Partecke J., Van't Hof T.J., Gwinner E., 2005. Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European Blackbirds *Turdus merula* // Journal of Avian Biology. V. 36. № 4. P. 295–305.

Perrins C.M., 1970. The timing of birds' breeding seasons // Ibis. V. 112. № 2. P. 242–255.

Piattella E., Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., 1999. Spatial and temporal variations in the diet of the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in urban Rome, Italy // Journal of Raptor Research. V. 33. № 2. P. 172–175.

Pirovano A., Rubolini D., Brambilla S., Ferrari N., 2000. Winter diet of urban roosting Long-eared Owls *Asio otus* in northern Italy: the importance of the Brown Rat *Rattus norvegicus* // Bird Study. V. 47. № 2. P. 242–244.

Polak M., 2014. Protective nesting association between the Barred Warbler *Sylvia nisoria* and the Red-backed

Shrike *Lanius collurio*: an experiment using artificial and natural nests // Ecological Research. V. 29. P. 949–957.

Prugh L.R., Stoner C.J., Epps C.W., Bean W.T., Ripple W.J. et al., 2009. The rise of the mesopredator // BioScience. V. 59. № 9. P. 779–791.

Quinn J.L., Ueta M., 2008. Protective nesting associations in birds // Ibis. V. 150. Suppl. 1. P. 146–167.

Ranazzi L., Manganaro A., Salvati L., 2001. Notes on the diet of successful and failed breeding tawny owls (*Strix aluco*) in urban Rome, Italy // Acta Zoologica Cracoviensia. V. 44. № 1. P. 53–57.

Randa L.A., Cooper D.M., Meserve P.L., Yunger J.A., 2009. Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance // Journal of Mammalogy. V. 90. № 3. P. 594–603.

Ratcliffe D., 1993. The Peregrine Falcon. Second edition. London: T & AD Poyser. 454 p.

Rejt Ł., 2001. Feeding activity and seasonal changes in prey composition of urban Peregrine Falcons *Falco peregrinus* // Acta Ornithologica. V. 36. № 2. P. 165–169.

Rejt Ł., 2004. Nocturnal feeding of young by urban Peregrine Falcons (*Falco peregrinus*) in Warsaw (Poland) // Polish Journal of Ecology. V. 52. № 1. P. 63–68.

Reynolds S.J., Galbraith J.A., Smith J.A., Jones D.N., 2017. Garden bird feeding: insights and prospects from a North-South comparison of this global urban phenomenon // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article 24. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00024

Riegert J., Fuchs R., 2011. Fidelity to roost sites and diet composition of wintering male urban Common Kestrels *Falco tinnunculus* // Acta Ornithologica. V. 46. № 2. P. 183–189.

Rivera-López A., MacGregor-Fors I., 2016. Urban predation: a case study assessing artificial nest survival in a neotropical city // Urban Ecosystems. V. 19. № 2. P. 649–655.

Robb G.N., McDonald R.A., Chamberlain D.E., Bearhop S., 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 6. № 9. P. 476–484.

Rodewald A.D., Gehrt S.D., 2014. Wildlife population dynamics in urban landscapes // R.A. McCleery, C.E. Moorman, M.N. Peterson (eds). Urban Wildlife Conservation: Theory and Practice. Berlin: Springer. P. 117–147.

Rodewald A.D., Kearns L.J., Shustack D.P., 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships // Ecological Applications. V. 21. № 3. P. 936–943.

Romanowski J., 1996. On the diet of urban Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Warsaw // Buteo. V. 8. P. 123–130.

Rosenfield R.N., Bielefeldt J., Rosenfield L.J., Taft S.J., Murphy R.K. et al., 2002. Prevalence of *Trichomonas gallinae* in nestling Cooper's Hawks among three North American populations // Wilson Bulletin. V. 114. № 1. P. 145–147.

Roth T.C. II, Lima S.L., 2003. Hunting behavior and diet of Cooper's hawks: an urban view of the small-bird-in-winter paradigm // Condor. V. 105. № 3. P. 474–483.

Rouffaer L.O., Strubbe D., Teyssier A., Hudin N.S., Van den Abeele A.M. et al., 2017. Effects of urbanization on host–pathogen interactions, using *Yersinia* in House Sparrows as a model // PloS ONE. V. 12. № 12. P. e0189509. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189509

Rutz C., 2004. Breeding season diet of Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in the city of Hamburg, Germany // Corax. V. 19. № 3. P. 311–322.

Rutz C., 2006. Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding Northern Goshawks *Accipiter gentilis* // Ardea. V. 94. № 2. P. 185–202.

Rutz C., Bijlsma R.G., Marquiss M., Kenward R.E., 2006. Population limitation in the Northern Goshawk in Europe: a review with case studies // Studies in Avian Biology. V. 31. P. 158–197.

Rutz C., Whittingham M.J., Newton I., 2006a. Age-dependent diet choice in an avian top predator // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 273. № 1586. P. 579–586.

Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E., 1999. Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in urban, suburban and rural areas in Central Italy // Acta Ornithologica. V. 34. № 1. P. 53–58.

Sasvári L., Hegyi Z., 1998. Bird predation by Tawny Owls (*Strix aluco* L.) and its effect on the reproductive performance of tits // Acta Oecologica. V. 19. № 6. P. 483–490.

Sándor A.D., Ionesco D.T., 2009. Diet of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Braşov, Romania // North-Western Journal of Zoology. V. 5. № 1. P. 170–178.

Sándor A.D., Moldován I., 2010. Heading to the city. Diet selection of urban breeding Desert Eagle Owls (*Bubo ascalaphus*) in Hurghada, Egypt // Journal of Arid Environments. V. 74. P. 1146–1148.

Schneider R., Wilden I., 1994. Choice of prey and feeding activity of urban Peregrine Falcons *Falco peregrinus* during the breeding season // B.-U. Meyburg, R.D. Chancellor (eds). Raptor Conservation Today. Berlin, London & Paris: WWGBP & Pica Press. P. 203–209.

Schoech S.J., Bowman R., 2001. Variation in the timing of breeding between suburban and wildland Florida Scrub Jays: do physiologic measures reflect different environments? // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 289–306.

Schulz W., Massow S., 1998. Nahrungsspektrum beim Waldkauz (*Strix aluco*) im Schloßpark Buch (Bezirk Berlin-Pankow) // Berliner Ornithologischer Bericht. B. 8. S. 147–167.

Self A., 2014. The Birds of London. London: Bloomsbury. 464 p.

Seress G., Liker A., 2015. Habitat urbanization and its effects on birds // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 61. № 4. P. 373–408.

Seress G., Bókony V., Heszberger J., Liker A., 2011. Response to predation risk in urban and rural house sparrows // Ethology. V. 117. № 10. P. 896–907.

Seress G., Hammer T., Bókony V., Vincze E., Preiszner B. et al., 2018. Impact of urbanization on abundance and phenology of caterpillars and consequences for breeding in an insectivorous bird // Ecological Applications. V. 28. № 5. P. 1143–1156.

Sergio F., Bogliani G., 1999. Eurasian Hobby density, nest area occupancy, diet, and productivity in relation to intensive agriculture // Condor. V. 101. № 4. P. 806–817.

Sergio F., Hiraldo F., 2008. Intraguild predation in raptor assemblages: a review // Ibis. V. 150. Suppl. 1. P. 132–145.

Serra G., Lucentini M., Romano S., 2001. Diet and prey selection of nonbreeding peregrine falcons in an urban habitat of Italy // Journal Raptor Research. V. 35. № 1. P. 61–64.

Shang G.-Z., Zhu Y.-H., Wu Y., Cao Y.-F., Bian J.-H., 2019. Synergistic efects of predation and parasites on the overwinter survival of root voles // Oecologia. V. 191. № 1. P. 83–96.

Sharikov A., Makarova T., 2014. Weather conditions explain variation in the diet of Long-eared Owl at winter roost in central part of European Russia // Ornis Fennica. V. 91. № 2. P. 100–107.

Shaw L.M., Chamberlain D., Evans M., 2008. The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status // Journal of Ornithology. V. 149. № 3. P. 293–299.

Shin D.-M., Yoo J.-C., Jeong D.-M., 2013. Spatial variation of Eurasian Eagle-Owl diets in wetland and nonwetland habitats in West-Central Korea // Journal of Raptor Research. V. 47. № 4. P. 400–409.

Shitikov D., Vaytina T., Makarova T., Fedotova S., Volkova V. et al., 2018. Species-specific nest predation depends on the total passerine nest density in open-nesting passerines // Journal of Ornithology. V. 159. № 2. P. 483–491.

Shochat E., 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds // Oikos. V. 106. № 3. P. 622–626.

Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H., McIntyre N.E., Hope D., 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology // Trends in Ecology and Evolution. V. 21. № 4. P. 186–191.

Shustack D.P., Rodewald A.D., 2011. Nest predation reduces benefits to early clutch initiation in northern cardinals *Cardinalis cardinalis* // Journal of Avian Biology. V. 42. № 3. P. 204–209.

Sieradzki A., Mikkola H., 2020. A review of European owls as predators of bats // IntechOpen. 20 p. https://doi.org/10.5772/intechopen.90330

Sims V., Evans K.L., Newson S.E., Tratalos J.A., Gaston K.J., 2008. Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments // Diversity and Distributions. V. 14. № 2. P. 387–399.

Sodhi N.S., Oliphant L.W., 1993. Prey selection by urban-breeding Merlins // Auk. V. 110. № 4. P. 727–735.

Sodhi N.S., Didiuk A., Oliphant L.W., 1990. Differences in bird abundance in relation to proximity of merlin nests // Canadian Journal of Zoology. V. 68. № 5. P. 852–854.

Sodhi N.S., James P.C., Warkentin I.G., Oliphant L.W., 1992. Breeding ecology of urban Merlins (*Falco columbarius*) // Canadian Journal of Zoology. V. 70. № 8. P. 1477–1483.

Solonen T., 2014. Timing of breeding in rural and urban Tawny Owls *Strix aluco* in southern Finland: effects of vole abundance and winter weather // Journal of Ornithology. V. 155. № 1. P. 27–36.

Solonen T., Hildén M., 2014. Breeding phenology in Great and Blue Tits (*Parus* spp.): are urban populations more resistant to climate change than rural ones? // Ornis Fennica. V. 91. № 4. P. 209–219.

Solonen T., Ursin K., 2008. Breeding of Tawny Owls *Strix aluco* in rural and urban habitats in southern Finland // Bird Study. V. 55. № 2. P. 216–221.

Solonen T., Lokki H., Sulkava S., 2019. Diet and brood size in rural and urban Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in southern Finland // Avian Biology Research. V. 12. № 1. P. 3–9.

Sorace A., 2002. High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance // Ornis Fennica. V. 79. № 2. P. 60–71.

Soulé M.E., Bolger D.T., Alberts A.C., Wright J., Sorice M. et al., 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands // Conservation Biology. V. 2. № 1. P. 75–92.

Sömmer P., 1989. Die Ernährung des Berliner Wanderfalkenbrutpaares // Pica. V. 16. P. 120–128.

Stracey C.M., 2011. Resolving the urban nest predator paradox: the role of alternative foods for nest predators // Biological Conservation. V. 144. № 5. P. 1545–1552.

Stracey C.M., Robinson S.K., 2012. Does nest predation shape urban bird communities? // C.A. Lepczyk, P.S. Warren (eds). Urban Bird Ecology and Conservation. Studies in Avian Biology. № 45. Berkeley: University of California Press. P. 49–70.

Sumasgutner P., Krenn H.W., Düesberg J., Gaspar T., Gamauf A., 2013. Diet specialisation and breeding success along an urban gradient: the kestrel (*Falco tinnunculus*) in Vienna, Austria // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung. B. 38. S. 385–397.

Sumasgutner P., Schulze C.H., Krenn H.W., Gamauf A., 2014. Conservation related conflicts in nest-site selection of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the distribution of its avian prey // Landscape and Urban Planning. V. 127. P. 94–103.

Sunde P., 2005. Predators control post-fledging mortality in Tawny Owls, *Strix aluco* // Oikos. V. 110. № 3. P. 461–472.

Surov A.V., Poplavskaya N.S., Bogomolov P.L., Kropotkina M.V., Tovpinetz N.N. et al., 2016. Synurbanization of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 7. № 1. P. 69–76.

Šťastný K., Bejček V., Kelcey J.G., 2005. Prague // J.G. Kelcey, G. Rheinwald (eds). Birds in European Cities. St. Katharinen: Ginster Verlag. P. 215–241.

Tella J.L., Hiraldo F., Donázar-Sancho J.A., Negro J.J., 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel // D.M. Bird, D.E. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptions to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 54–60.

The Breeding Birds of the London area, 2002 / J. Hewlett (ed.). London: London Natural Historical Society. 294 p.

Tomiałojć L., 1994. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 2. Reproduction and mortality // Acta Ornithologica. V. 29. № 2. P. 101–121.

Tomiałojć L., 2011. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–

2010): before and after colonization by important predators // Ornis Polonica. V. 52. № 1. P. 1–25.

Tomiałojć L., 2017. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds // E. Murgui, M. Hedblom (eds). Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. Cham, Switzerland: Springer. P. 271–286.

Tornberg R., Rytkönen S., Välimäki P., Valkama J., Helle P., 2015. Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) may improve Black Grouse breeding success // Journal of Ornithology. V. 157. № 1. P. 363–370.

Tratalos J., Fuller R.A., Evans K.L., Davies R.G., Newson S.E. et al., 2007. Bird densities are associated with household densities // Global Change Biology. V. 13. № 8. P. 1685–1695.

Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation, 2010 / S.D. Gehrt, S.P.D. Riley, B.L. Cypher (eds). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 284 p.

Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities, 2018 / C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Washington: Island Press. 302 p.

Vaugoyeau M., Adriaensen F., Artemyev A., Bańbura J., Barba E. et al., 2016. Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting birds // Ecology and Evolution. V. 6. № 16. P. 5907–5920.

Verhulst S., Nilsson J.-Å., 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding // Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B. Biological Sciences. V. 363. № 1490. P. 399–410.

Visser M.E., Holleman L.J.M., Caro S.P., 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 276. № 1665. P. 2323–2331.

von Dathe H., 1988. Über die Ernährung einer Waldohreule, *Asio otus*, inmitten der Großstadt Berlin // Beiträge zur Vogelkunde. B. 34. H. 1. S. 41–46.

Watson H., Videvall E., Andersson M.N., Isaksson C., 2017. Transcriptome analysis of a wild bird reveals physiological responses to the urban environment // Scientific Reports 7. Article number 44180. https://doi.org/10.1038/srep44180

Wawrzyniak J., Kaliński A., Glądalski M., Bańbura M., Markowski M. et al., 2015. Long-term variation in laying date and clutch size of the Great Tit *Parus major* in central Poland: a comparison between urban parkland and deciduous forest // Ardeola. V. 62. № 2. P. 311–322.

Wendland V., 1980. Der Waldkauz (*Strix aluco*) im bebauten Stadtgebiet von Berlin (West) // Beiträge zur Vogelkunde. B. 26. H. 3/4. S. 157–171.

Wendt A., Septon G., Moline J., 1991. Juvenile urban-hacked peregrine falcons (*Falco peregrinus*) hunt at night // Journal of Raptor Research. V. 25. № 3. P. 94–95.

Węgrzynowicz A., 2012. Importance of nest sites availability for abundance and changes in number of House- and Tree Sparrow in Warsaw // International Studies on Sparrows. V. 36. P. 56–65.

Węgrzynowicz A., 2017. Breeding parameter changes in two syntopic urban Sparrow species with contrasting population trends // Ornis Fennica. V. 94. № 3. P. 113–124.

Wieliczko A., Piasecki T., Dorrestein G.M., Adamski A., Mazurkiewicz M., 2003. Evaluation of the health status of Goshawk chicks (*Accipiter gentilis*) nesting in Wrocław vicinity // Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy. V. 47. P. 247–257.

Witt K., 2005. Berlin // J.G. Kelcey & G. Rheinwald (eds). Birds in European Cities. St. Katharinen: GINSTER Verlag. P. 17–39.

Woodward I., Arnold R., Smith N., 2017. The London Bird Atlas. Oxford: London Natural History Society and John Beaufoy Publishing. 416 p.

Wuczyński A., 2010. Winter breeding by the Blackbird, *Turdus merula* during harsh weather conditions // Polish Journal of Ecology. V. 58. № 4. P. 805–809.

Wysocki D., 2005. Does corvid abundance affect the breeding success of urban populations of European Blackbird (*Turdus merula*)? // L. Jerzak, B.P. Kavenagh, P. Tryjanowski (eds). Ptaki krukowate Polski. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. P. 181–187.

Wysocki D., 2005a. Nest site selection in the urban population of Blackbirds *Turdus merula* of Szczecin (NW Poland) // Acta Ornithologica. V. 40. № 1. P. 61–69.

Wysocki D., Adamowicz J., Kościów R., Śmietana P., 2004. The size of breeding territory in an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland) // Ornis Fennica. V. 81. № 1. P. 1–12.

Yalden D.W., 1980. Notes on the diet of urban Kestrels // Bird Study. V. 27. № 4. P. 235–238.

Zalewski A., 1994. Diet of urban and suburban Tawny Owls (*Strix aluco*) in the breeding season // Journal of Raptor Research. V. 28. № 4. P. 246–252.

Zanette L., Clinchy M., 2010. Food supplementation leads to bottom-up and top-down food–host–parasite interactions // Journal of Animal Ecology. V. 79. № 6. P. 1172–1180.

Zanette L., Clinchy M., Smith J.N.M., 2006. Combined food and predator effects on songbird nest survival and annual reproductive success: results from a bi-factorial experiment // Oecologia. V. 147. № 4. P. 632–640.

Zanette L., Clinchy M., Smith J.N.M., 2006a. Food and predators affect egg production in Song Sparrows // Ecology. V. 87. № 10. P. 2459–2467.

Zanette L., Smith J.N.M., van Oort H., Clinchy M., 2003. Synergistic effects of food and predators on annual reproductive success in song sparrows // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 270. № 1517. P. 799–803.

Zanette L.Y., White A.F., Allen M.C., Clinchy M., 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year // Science. V. 334. № 6061. P. 1398–1401.

THE ROLE OF PREDATORS IN SHAPING URBAN BIRD POPULATIONS. 4. THE URBAN PREDATION PARADOX AND ITS PROBABLE CAUSES

N. S. Morozov*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia
**e-mail: morozovn33@gmail.com*

As concluded in the previous paper, the order of synurbization of predators (*Corvus cornix* first of all) and prey species, as well as relatively low or moderate proportions of predated nests in some avian prey species in selected Russia's cities are consistent with the so-called urban predation paradox. The latter, noted for terrestrial vertebrates (mostly birds and mammals) in a number of North American and Western European cities, refers to the predation relaxation of prey species in spite of a simultaneous predator proliferation in urban environments. The most plausible explanation of the paradox is based on the suggestion that the abundance of food for predators is often higher in urban landscapes than in more natural ones. As a result, despite the high densities and considerable species richness of predators, especially generalist mesopredators, the relative predation pressure per active nest or individual prey is hypothesized to be lower in cities than in non-urbanized areas. The food subsidies to predators in urban landscapes are provided (1) in the form of anthropogenic food which can be consumed by predators (especially by generalist predators like corvids, gulls, some carnivores) and/or by their prey species, and (2) through those resources and human activities (e.g. application of organic fertilizers) that increase habitat (primary) productivity in urban green spaces. Initially, dense urban populations of fully synanthropic species such as *Columba livia* f. *domestica*, *Passer domesticus*, and *Rattus norvegicus* highly dependent on anthropogenic food resources, and also of some partially synanthropic species, e.g. *Apus apus* and *Passer montanus*, could have been of prime importance as prey for specialist predators like some birds of prey and owls colonizing cities. By significantly part taking the predation pressure by specialist predators, such prey species might have facilitated the urbanization process for some other prey species. The proportions of some synurbic prey species in the diets of urban predators tend to increase with time as the densities of the former increase. In urban habitats, some predators can also expand the range of the species they prey upon or switch to different prey directly or indidectly due to altered abiotic conditions such as increased temperatures in winter and early spring (enabling an earlier start of breeding in prey and predatory species), artificial light at night (enabling twilight and nocturnal foraging by diurnal birds of prey), and some structural features of buildings (enabling unusual hunting techniques). There are also reasons to suggest that the synurbization of some avian prey species in some cities could have initially been facilitated by nesting in association with aggressive species, e.g. in urban colonies of *Turdus pilaris*, thus providing protection against predators. However, in general the importance of such associations for the establishment and growth of avian prey population, especially in urban environments, is poorly studied. They are estimates of synergistic effects of predation and other interspecific interactions, especially parasitism, on the success of synurbization that deserve the utmost attention in the coming future.

Keywords: urbanization, urban ecology, foraging ecology, species interactions, predator-prey relationships, predation pressure, anthropogenic food, synanthropic species, synurbic species, commensalism, protective nesting associations, parasitism, host–parasite interactions, synergistic effects

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 202–212

УДК 575.21:591.471.4:599.323.4

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ МОРФОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ (НА ПРИМЕРЕ М3 СКАЛЬНЫХ ПОЛЕВОК (*ALTICOLA*, RODENTIA, ARVICOLINAE))

© 2022 г. А. А. Поздняков*

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

**e-mail: pozdnyakov61@gmail.com*

Поступила в редакцию 30.11.2020 г.
После доработки 06.05.2021 г.
Принята к публикации 14.05.2021 г.

Изучена морфотипическая изменчивость жевательной поверхности третьего верхнего моляра шести видов скальных полевок. Выделено 49 морфотипов. На основе учета морфотипов на левой и правой сторонах челюсти для изученных видов построены модели эпигенетического ландшафта, которые оказались сходными. Основу модели составляют два морфотипа, преобладающих по частоте. Наибольшая доля асимметричных особей у большинства видов (за исключением тувинской полевки) имеет именно эти морфотипы. Остальные морфотипы в рамках модели эпигенетического ландшафта можно рассматривать как промежуточные, фиксирующие более длинные переходы между двумя основными морфотипами.

Ключевые слова: билатеральные признаки, моляр, асимметрия морфотипов, симуляция, вариация

DOI: 10.31857/S0044513421120096

Индивидуальное развитие К. Уоддингтон пояснял с помощью модели эпигенетического ландшафта. В этой модели развитие интерпретировалось как скатывание шарика по системе долин, символизирующих развитие признаков от зиготы до конечного состояния. Типичный путь развития какого-либо признака К. Уоддингтон обозначил термином *креод* (creode). Он охарактеризован двумя параметрами. Во-первых, это *креодный профиль*, описывающий крутизну креода от начального до конечного состояния. Вполне очевидно, что на разных участках (фазах развития) эта крутизна может быть различной. На участках с высокой крутизной за определенный период происходит много изменений, тогда как на участках с небольшой крутизной за тот же период происходит гораздо меньше изменений. Во-вторых, это *форма поперечного сечения долины* в эпигенетическом ландшафте. Она характеризует способность системы возвращаться к нормальному развитию при возмущениях, переводящих развитие со дна долины на склон. Чем больше крутизна склона, тем эффективнее работают регуляционные механизмы, возвращая развитие (шарик) на дно долины. В данном случае можно говорить об интенсивности, степени или крутизне канализации (Waddington, 1957).

Согласно модели эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона переход на альтернативные траектории развития, заканчивающиеся нетипическими фенотипами, возможен в особых локусах эпигенетического ландшафта, символизируемых невысокими склонами долин.

Необходимо также учитывать, что модель эпигенетического ландшафта Уоддингтона полагалась в ее прямом применении к развитию конкретного индивида. Соответственно, на основе этой модели ничего нельзя сказать о возможных эволюционных изменениях, так как для этого необходимо анализировать популяционную или видовую изменчивость.

Однако данную модель очень легко проинтерпретировать как иллюстрирующую структуру популяционной (видовой) изменчивости (Васильев, 2005). Так, с этой точки зрения система долин отражает развитие разных вариантов (модальностей) одного признака. Скатывание шарика отражает развитие данного варианта у конкретного индивида. Наиболее часто реализуемый вариант представляет собой креод; теоретически – это самая глубокая долина. Другие (нетипичные) варианты отражены в менее глубоких долинах.

В случае, когда мы анализируем коллекционный материал, представленный, как правило,

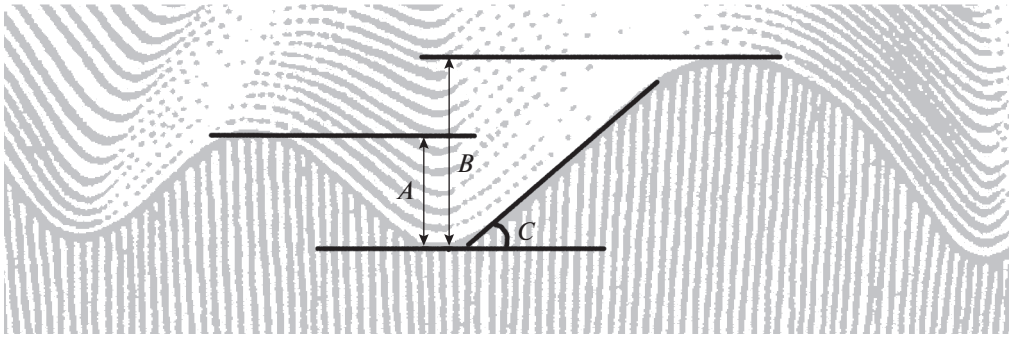

Рис. 1. Модель эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона (по: Waddington, 1957, с изменениями). *A*, *B* – глубина долины по отношению к разным склонам; *C* – крутизна склона.

взрослыми и полувзрослыми особями, то на основе этого анализа мы можем говорить лишь о срезе модели эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона (рис. 1). Тогда модель можно упростить до кривой линии, на которой углубления представляют срез долины (эпигенетической траектории), а возвышения – это гребни, разделяющие долины. В рамках этой трансформированной модели переход развития с этой траектории на другую можно представить как переход шарика из одной долины в другую под действием возмущающих факторов. Также полагается линейность расположения траекторий развития на срезе.

В таком случае возможность шарика перейти в другую долину (реализовать иной фенотип) определяется двумя параметрами: *глубиной долины* и *крутизной склона* (рис. 1). К сожалению, формализовать модель (соотнести эти параметры с какими-то свойствами реальных организмов) невозможно, в том числе и по причине различной глубины долины по отношению к разным склонам. Также совершенно необязательно линейное расположение траекторий развития на срезе, и никак нельзя исключать возможность описания их расположения в пространстве большей мерности.

В качестве примера можно указать на изменчивость структуры перемычек овального и круглого отверстий, расположенных на крылоклиновидной кости черепа, у прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikowi* Satunin 1901), которая визуализируется в форме двухмерной сети (Васильев, Васильева, 2009, с. 258). Это обстоятельство косвенно свидетельствует в пользу утверждения, что параметры модели эпигенетического ландшафта необходимо устанавливать, основываясь на анализе изменчивости конкретных признаков.

Вполне очевидно, что трансформированная модель эпигенетического ландшафта приложима не ко всем признакам, а лишь к тем, модальности которых обусловлены эпигенетическими факторами. В частности, как считается, асимметрия выражения многих билатеральных признаков обусловлена именно эпигенетическими причинами (Berry, Searle, 1963; Berry, Berry, 1967; Wiig, Lie, 1979; Alberch, 1980; Pankakoski, Hanski, 1989; Васильев, 2005; Поздняков, 2007, 2011).

Жевательная поверхность щечных зубов полевок представляет собой один из таких билатеральных признаков. Значительная изменчивость первого нижнего и третьего верхнего щечных зубов, а также большая доля особей с неодинаковым выражением морфотипов на левой и правой сторонах челюсти свидетельствуют в пользу нестабильности развития этих структур. Также можно полагать значимое влияние эпигенетических факторов на их развитие. В таком случае модель эпигенетического ландшафта вполне применима для описания их изменчивости.

В настоящей статье на основе анализа выражений морфотипов третьего верхнего щечного зуба (M3) на разных сторонах челюсти скальных полевок предпринята попытка построить модель эпигенетического ландшафта, описывающую морфотипическую изменчивость данного признака.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы из коллекций Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, и Зоологического музея Московского государственного университета, Москва. Исследована морфотипическая изменчивость M3 шести видов скальных полевок *Alticola* s. str. Изучены взрослые и полувзрослые особи с полностью сформированной плоской жевательной поверхностью. Всего исследовано 2058 особей. Общая характеристика изменчивости приведена в табл. 1.

Жевательная поверхность M3 полевок характеризуется значительной изменчивостью. Для ее описания использована авторская методика, основанная на учете количества замкнутых полей и

количества выступающих углов на задней непарной петле (ЗНП). Подробно методика описана в работе, касающейся географической изменчивости серых полевок (Поздняков, 1993), и была использована при анализе географической изменчивости скальных полевок (Литвинов и др., 2000; Поздняков и др., 2004), поскольку принципиальных различий в строении щечных зубов у представителей этих двух родов нет. Всего выделено 49 морфотипов жевательной поверхности М3 скальных полевок (рис. 2).

Морфотипы левой и правой сторон верхней челюсти могут быть представлены как одинаковыми, так и разными вариантами, что позволяет говорить о симметричных и асимметричных парах (или сочетаниях) вариантов. Общую долю асимметричных пар в выборке отражает *показатель асимметрии*.

Таблица 1. Характеристика изменчивости М3 скальных полевок

Вид	n	N_m	N_s	P_{as}
A. argentatus	363	21	42	17.1
A. strelzowi	792	33	65	23.0
A. semicanus	386	19	38	19.9
A. tuvinicus	136	27	46	25.2
A. olchonensis	240	15	31	38.7
A. barakshin	141	10	20	19.9

Примечания. n – величина выборки; N_m – количество выявленных морфотипов; N_s – количество выявленных пар морфотипов; P_{as} – показатель асимметрии, %.

На основании асимметричных сочетаний можно установить связи между разными морфотипами. Поскольку выделение морфотипов осуществ-

Рис. 2. Выделенные морфотипы М3 скальных полевок (схематично).

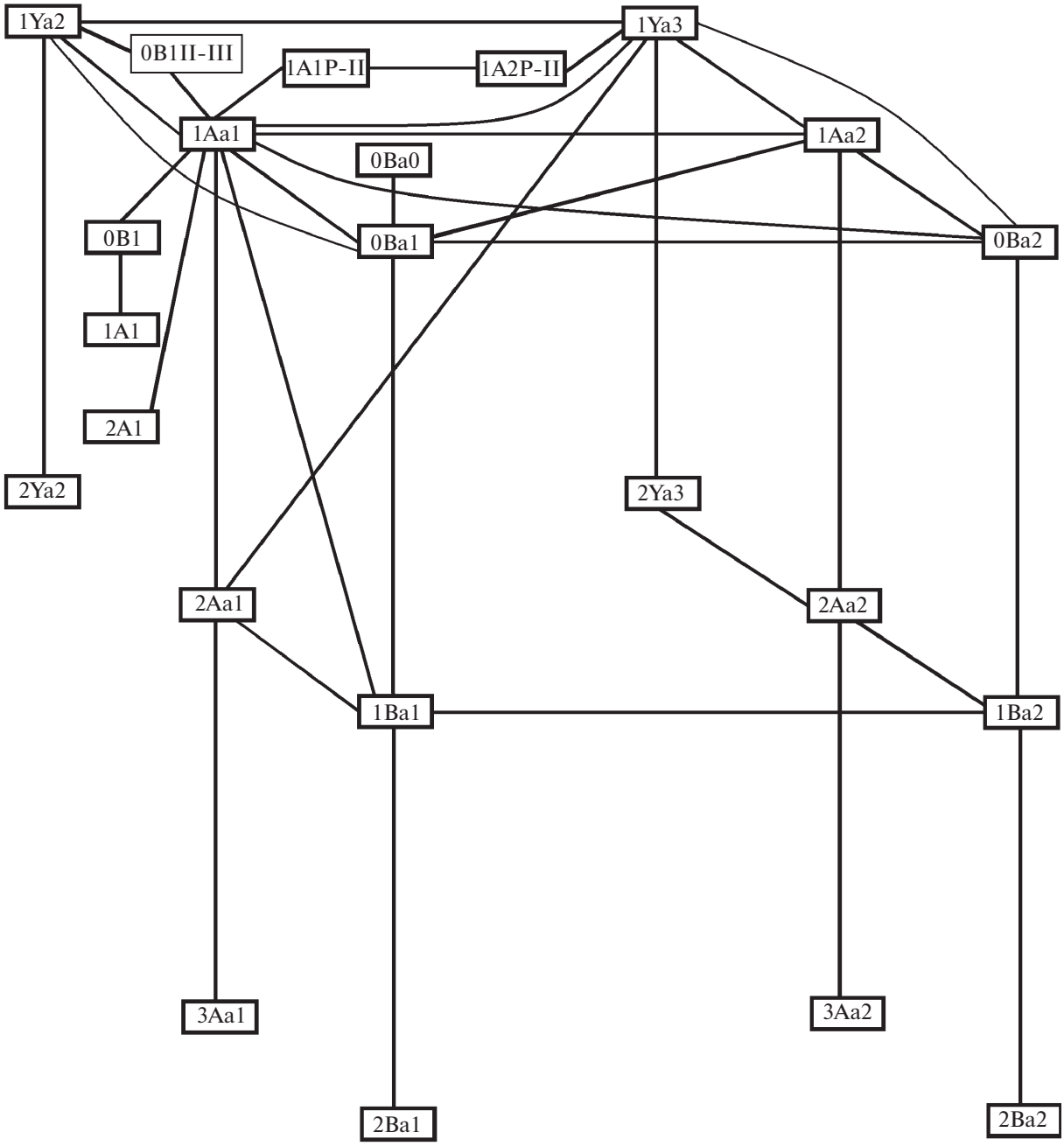

Рис. 3. Структура связей между морфотипами М3 *A. strelzowi*. Схема построена по направлениям, отражающим увеличение количества 1) замкнутых треугольников и выступающих углов на 2) лабиальной и 3) лингвальной сторонах ЗНП.

лялось по трем критериям (количеству замкнутых треугольников, количеству выступающих углов на лабиальной стороне ЗНП и количеству выступающих углов на лингвальной стороне ЗНП), то в пространстве этих трех параметров структура связей между морфотипами может быть выражена следующим образом (рис. 3).

По указанным направлениям морфотипы располагаются в плоскостях, отражающих изменение соответствующего параметра. Так, в случае увеличения количества замкнутых треугольников морфотипы образуют три плоскости: первая: 1Ya2, 1Ya3, 2Ya2 и 2Ya3, вторая: 1Aa1, 2Aa1, 3Aa1, 1Aa2, 2Aa2 и 3Aa2, третья: 0Ba0, 0Ba1, 1Ba1, 2Ba1, 0Ba2, 1Ba2 и 2Ba2 (рис. 3).

В случае увеличения количества выступающих углов на лабиальной стороне ЗНП также можно выделить три плоскости: первая: 1Ya2, 1Ya3, 1Aa1,

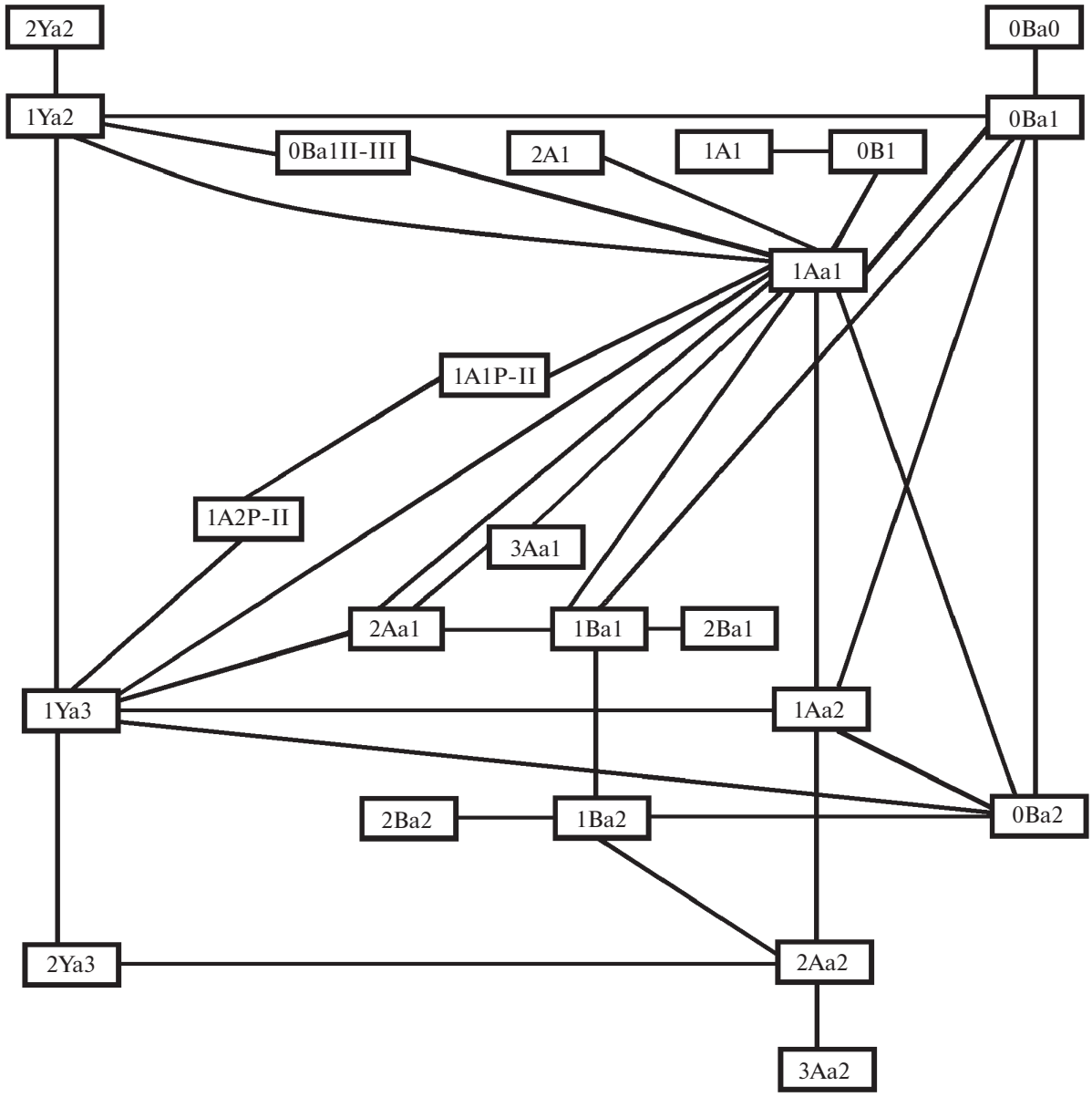

Рис. 4. Структура связей между морфотипами М3 *A. strelzowi*, построенная “экономным” способом.

1Aa2, 0Ba1, 0Ba2, вторая: 2Ya2, 2Ya3, 2Aa1, 2Aa2, 1Ba1, 1Ba2, третья: 3Aa1, 3Aa2, 2Ba1, 2Ba2 (рис. 3).

В случае увеличения количества выступающих углов на лингвальной стороне ЗНП можно выделить две плоскости: первая: 1Ya2, 2Ya2, 1Aa1, 2Aa1, 3Aa1, 0Ba1, 1Ba1, 2Ba1, вторая: 1Ya3, 2Ya3, 1Aa2, 2Aa2, 3Aa2, 0Ba2, 1Ba2, 2Ba2 (рис. 3).

Остальные морфотипы (1A1P-II, 1A2P-II, 0B1II-III, 1A1, 2A1, 0B1) по количеству замкнутых треугольников относятся к четырем разным группам, и они не формируют четко выраженные плоскости.

Если же связи между морфотипами выстроить “экономным” способом, то получается почти плоская картина (рис. 4).

Полученную картинку можно интерпретировать как срез эпигенетического ландшафта. Элемент эпигенетического ландшафта – морфотип – представляет собой реализацию морфологической структуры в ходе индивидуального развития. Соответственно, линия формирования моляра с определенным морфотипом (процесс становление морфотипа рисунка жевательной поверхности) в ходе индивидуального развития представляет собой морфогенетическую траекторию. На основании структуры связей между морфотипами

(рис. 3 и 4) можно принять, что морфогенетические траектории на срезе эпигенетического ландшафта рисунка жевательной поверхности М3 скальных полевок располагаются не линейно, как моделировал К. Уоддингтон, и не в трехмерном пространстве, как это можно было предположить на основании критериев выделения морфотипов, а в плоскости.

В таком случае в отношении рисунка жевательной поверхности М3 можно принять, что морфогенетическая траектория представляет собой не долину, как это полагается в модели эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона, а тоннель. В качестве количественного показателя, характеризующего морфогенетическую траекторию, можно предложить *диаметр тоннеля*. С этим показателем можно прямо сопоставить частоту особей в выборке с одинаковыми морфотипами на разных сторонах челюсти.

В идеальных условиях, как предполагается, моляры на разных сторонах челюсти должны быть одинаковыми, т.е. в контексте модели эпигенетического ландшафта можно сказать, что осуществление обоих зубов (их морфотипов) проходит по одной и той же морфогенетической траектории (тоннелю). Случаи, когда на разных сторонах челюсти встречены различные морфотипы, в контексте модели эпигенетического ландшафта можно объяснить тем, что в онтогенезе развитие одного из зубов стало осуществляться по другой морфогенетической траектории, т.е. в процессе развития произошел переход на другую траекторию. В рамках модели этот переход между траекториями можно представить как соединяющий их тоннель. В отношении модели следует заметить, что расстояние между морфогенетическими траекториями не имеет значения. Так, если развитие представить как прохождение шарика по тоннелю (морфогенетической траектории), то при попадании шарика в тоннель между траекториями он обязательно достигнет иной траектории. В таком случае, поскольку мы приняли, что частота особей соотносится с диаметром тоннеля морфогенетической траектории, то и диаметр тоннеля между морфогенетическими траекториями необходимо соотносить с частотой особей с асимметричным сочетанием морфотипов на разных сторонах челюсти.

Чтобы разгрузить схемы, из них исключили все морфотипы, зафиксированные менее чем у пяти особей в одинаковых вариантах на разных сторонах челюсти (в симметричном состоянии), за исключением тувинской и ольхонской полевок, у которых исключили морфотипы, зафиксированные в симметричном состоянии единично.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У гобийской полевки (*Alticola barakshin* Bannikov 1947) наибольшая доля особей с одинаковыми морфотипами на разных сторонах челюсти имеет морфотип 1Aa0 (рис. 5*А*). По сравнению с преобладающими по частоте морфотипами у других изученных видов скальных полевок у гобийской полевки этот морфотип наиболее простой. Второй по встречаемости морфотип – это 1Aa1. Способ усложнения – появление зубца на лингвальной стороне ЗНП. Наибольшая доля особей с асимметричным проявлением морфотипов – с парой морфотипов 1Aa0 и 1Aa1.

У плоскочерепной (*A. strelzowi* Kastschenko 1901) и хангайской (*A. semicanus* Allen 1924) полевок у наибольшей доли особей представлен морфотип 1Aa1 (рис. 5*Б*, 5*В*), у которого по сравнению с 1Aa0 имеется дополнительный выступающий зубец на лингвальной стороне ЗНП. У обоих этих видов второй по встречаемости морфотип 0Ba1, который получается из 1Aa1 путем замыкания треугольника на лабиальной стороне ЗНП. Также у обоих этих видов наибольшая доля особей с асимметричными морфотипами имеет именно эту пару морфотипов.

У ольхонской полевки (*A. olchonensis* Litvinov 1960) наибольшая доля особей имеет морфотип 1Aa2 (рис. 5*Г*), у которого, по сравнению с предыдущими видами, добавляется еще один зубец на лингвальной стороне ЗНП. Второй по встречаемости морфотип – это 0Ca1III-IV. Способ усложнения – смыкание полосок репаративного дентина после четвертого зубца с образованием замкнутого поля, в котором имеются зубцы как с лабиальной, так и с лингвальной стороны ЗНП. Наибольшая доля асимметричных особей именно с этими морфотипами. Но также со значительной частотой представлен и морфотип 0Ba2.

У серебристой (*A. argentatus* Severtzov 1879) и тувинской (*A. tuvinicus* Ognev 1950) полевок наибольшая доля особей имеет морфотип 0Ba1 (рис. 5*Д*, 5*Е*), который получается из морфотипа 1Aa1 путем замыкания лабиального зубца на ЗНП. У обоих этих видов второй по встречаемости морфотип 0Ba2. Способ усложнения – появление еще одного зубца на лингвальной стороне ЗНП.

ОБСУЖДЕНИЕ

Описываемая в данной статье модель эпигенетического ландшафта отличается от модели К. Уоддингтона не только изобразительными особенностями, но и направленностью объяснения. Собственно, модель эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона направлена на объяснение стабильности индивидуального развития. В этой модели склоны долин рассматриваются как имеющие разную крутизну и высоту. Соответствен-

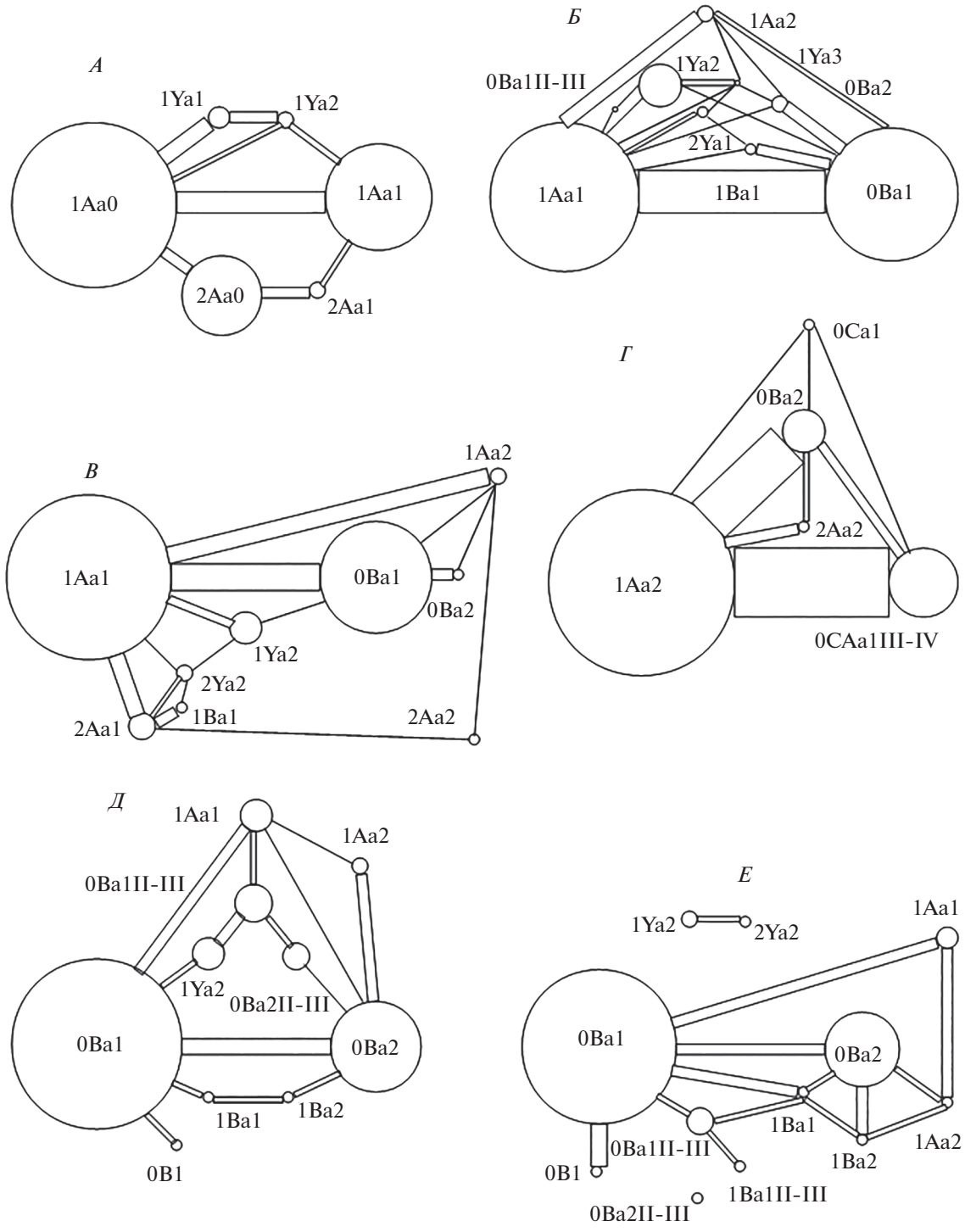

Рис. 5. Структура связей между морфотипами М3: *А – A. barakshin*, *Б – A. strelzowi*, *В – A. semicanus*, *Г – A. olchonensis*, *Д – A. argentatus*, *Е – A. tuvinicus*.

но, регуляция развития возможна, если склоны имеют среднюю крутизну. Моделируется, что различные возмущения переводят развитие со дна долины на склон. При достаточной высоте склона и его крутизне развитие снова возвращается на дно долины. Таким образом, развитие восстанавливается после нарушения. Если же склоны крутые и высокие, то развитие оказывается детерминированным (Уоддингтон, 1947).

Развитие в этой модели представляется как движение по сложно разветвленной системе долин, в которой долины могут как разветвляться,

так и сливаться. В случае, если долины разветвляются на одном уровне, то выбор направления развития может осуществляться случайным образом в результате незначительного колебания условий, в которых осуществляется развитие. Если же одна из долин располагается выше другой, то переход в эту долину возможен в случае возмущения, достаточного для преодоления порога.

Наша модель направлена на объяснение морфологического разнообразия и его структуры. Собственно, срез системы тоннелей – это совокупность реализованных вариантов строения (в нашем случае – морфотипов) на видовом уровне. В данном случае тоннели отображают траектории развития вариантов, а *креодом* будет называться траектория развития с наиболее часто реализуемым вариантом.

Траектории развития не изолированы друг от друга, поскольку в процессе развития возможен переход с одних траекторий на другие. Такие переходы регистрируются на особях, у которых на разных сторонах челюсти формируются различные морфотипы. Частота таких асимметричных особей отражает вероятность взаимных переходов между данными траекториями. Срез траекторий развития с указанием переходов между ними отражает структуру изменчивости, т.е. популяционный или видовой (в нашем случае) эпигенетический ландшафт (рис. 5).

К нашей модели очень близки схемы, отражающие структуру изменчивости перемычек круглого и овального отверстий у прометеевой полевки и морфотипов рисунка жевательной поверхности М3 лемминговидной полевки (*Alticola lemminus* Miller 1899) (Васильев, Васильева, 2009). Различия заключаются в том, что на схемах А.Г. Васильева указано количество фенов (антимер), тогда как на наших схемах – количество особей. Также графика наших схем масштабирована пропорционально количеству особей, тогда как графика схем А.Г. Васильева – не масштабирована. В целом, в выразительном отношении различия между схемами А.Г. Васильева и нашими непринципиальные.

Однако важнейшим моментом общетеоретических представлений Васильева (2005, 2008, 2009; Васильев, Васильева, 2009) является попытка синтеза эпигенетической теории и мерономии С.В. Мейена. В этом контексте мерон интерпретируется им как множество возможных (вероятных) состояний (модусов) признака. Разные таксоны могут характеризоваться одинаковым спектром модусов какого-либо признака, но могут различаться по частоте представленности этих модусов. Согласно А.Г. Васильеву, концепцию мерона можно объединить с моделью эпигенетического ландшафта[1]. Это объединение позволяет указать на процессуальный момент: “мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество” (Васильев, 2004, с. 19).

На этой теоретической основе схемы, отражающие изменчивость структуры перемычек круглого и овального отверстий у прометеевой полевки и морфотипов рисунка жевательной поверхности М3 лемминговидной полевки, он интерпретирует как визуализацию *мерона* (Васильев, Васильева, 2009, с. 257, 259), но не визуализацию эпигенетического ландшафта.

В качестве примера визуализации *эпигенетического ландшафта* он приводит “проекцию векторов, исходно вычисленных для каждой особи по главным компонентам 107 гомологичных фенов неметрических признаков” трех видов хомяков (Васильев, Васильева, 2009, с. 278).

Но указанный пример отражает оценку *межвидовой дивергенции*, выполненную на билатеральных признаках, изменчивость которых обусловлена эпигенетическими причинами.

Вполне очевидно, что модель – это представление определенного аспекта реальности, позволяющее получить ответы на изучаемые вопросы. Соответственно, выбор формы модели должен определяться поставленными вопросами.

Материалом исследования во всех указанных случаях является популяционная и видовая изменчивость билатеральных признаков, модальности которых обусловлены эпигенетическими причинами. На исследуемом коллекционном материале зафиксированы конечные состояния признаков, являющиеся результатом определенной траектории развития. В первом случае (изменчивость перемычек круглого и овального отверстий у прометеевой полевки и морфотипов рисунка жевательной поверхности М3 полевок) визуализируются конечные состояния траекторий развития разных вариантов одного признака. Во втором случае (фены неметрических признаков черепа хомяков) визуализируются конечные состояния обобщенных траекторий развития особей, полученных в результате статистического анализа большого комплекса билатеральных признаков. Все эти примеры допустимо рассматривать как примеры визуализации эпигенетического ландшафта. Проблема заключается в том,

[1] Представления К. Уоддингтона С.В. Мейен сопоставил со взглядами на ограниченность формообразования. По мнению Мейена (1974, с. 361), “Целесообразно понятие “креод” оставить в качестве обобщающего понятия для любого ограниченного формообразования. Креод, проявляющийся в онтогенезе, можно тогда назвать онтокреодом, в филогенезе — филокреодом, в пределах особи — интракреодом, между особями — экстракреодом”. Это крайне широкая трактовка понятия *креод*, выводящая его за пределы того круга понятий, в которых он был введен К. Уоддингтоном, и тем самым, лишающая его исходного смысла. Собственно, *креод* в смысле К. Уоддингтона соответствует *онтокреоду* в смысле С.В. Мейена.

на какие вопросы мы можем получить ответы с помощью этих визуализаций.

Так, во втором случае мы получаем оценку межвидовых дистанций, которую можно получить не только на эпигенетических, но и на молекулярных, морфометрических и еще каких-нибудь признаках. А в первом случае мы визуализируем структуру эпигенетических связей между вариантами какого-либо признака, которую можно получить только описанным способом.

Итак, с помощью предложенной модели выясняется, что структура эпигенетического ландшафта у всех изученных видов скальных полевок сходна. Ее основу составляют два морфотипа, преобладающих по частоте. Наибольшая доля асимметричных особей у большинства видов (за исключением тувинской полевки) именно с этими морфотипами. Остальные морфотипы в рамках модели эпигенетического ландшафта можно рассматривать как промежуточные, фиксирующие более длинные переходы между двумя основными морфотипами. Иными словами, между двумя основными морфотипами существует несколько путей перехода, а в некоторых случаях, как у плоскочерепной полевки (рис. 5*Б*), таких путей довольно много. Более длинные пути распознаются посредством одного или нескольких морфотипов, через которые они проходят.

Сопоставляя модели эпигенетического ландшафта изученных видов скальных полевок, отношения между двумя основными морфотипами можно трактовать как показывающие направление изменения эпигенетического ландшафта, т.е. возможную смену креода другим путем развития. В морфотипическом отношении это будет выражаться в смене одного преобладающего в данный момент времени по частоте морфотипа другим морфотипом. В таком случае можно сказать, что основная тенденция заключается в увеличении количества зубцов на лингвальной стороне ЗНП: 1Aa0 (*A. barakshin*) → 1Aa1 (*A. strelzowi*; *A. semicanus*) → 1Aa2 (*A. olchonensis*); 0Ba1 → 0Ba2 (*A. tuvinicus*; *A. argentatus*). Дополнительная тенденция заключается в замыкании полей: 1Aa1 → 0Ba1 (*A. strelzowi*; *A. semicanus*); 1Aa2 → 0Ca1III-IV (*A. olchonensis*). В основном тренде усложнения морфотипов отсутствует появление дополнительных зубцов на лабиальной стороны ЗНП.

Согласно молекулярным данным филогенетические отношения между изученными видами скальных полевок реконструируются следующим образом. Раньше всех обособляется гобийская полевка, затем серебристая (Lebedev et al., 2007), затем плоскочерепная (Литвинов и др., 2015). Остальные три вида по разным методикам дают разные соотношения, но последней обособляется тувинская полевка, которая состоит в сестринском отношении или с ольхонской, или с хангайской полевкой (Литвинов и др., 2015). Таким образом, положение изученных видов скальных полевок в ряду усложнения морфотипов диссонирует с последовательными этапами их филогенеза, опирающимися на молекулярные данные.

Согласно палеонтологическим данным наиболее древние остатки полевок, отнесенных к роду *Alticola*, найдены в среднем плейстоцене Китая, провинция Хэбэй (Zheng, Cai, 1991). Обнаружено несколько щечных зубов, среди которых хорошо сохранившийся M3 относится к морфотипу 0Ya1.

На территории России, согласно палеонтологическим данным (Галкина, Оводов, 1975; Alexeeva, 1998; Оводов и др., 1992; Деревянко и др., 2001; Agadjanian, Serdyuk, 2005), скальные полевки встречаются в отложениях, начиная с верхнего плейстоцена, причем видовая идентификация остатков затруднена. Принимая во внимание аллопатрическое распространение современных видов скальных полевок (Rossolimo, Pavlinov, 1992), их формирование следует рассматривать как процесс географической дифференциации в пределах ареала предковой формы. Учитывая также влияние температурных условий среды обитания полевок на их морфотипическую изменчивость (Поздняков, 2003, 2004; Montuire, Brunet-Lecompte, 2004), можно предположить, что различия в структуре эпигенетического ландшафта M3 изученных видов скальных полевок, выражающиеся в первую очередь в преобладающих по частоте морфотипах, обусловлены различиями в условиях обитания.

Следует подчеркнуть, что эти различия выражаются на фоне эволюционной тенденции к усложнению очертания жевательной поверхности M3. Иными словами, спектр морфотипической изменчивости скальных полевок при формировании современных видов на разных территориях определялся парой доминирующих по частоте морфотипов. Причем во всех случаях преобладающий по частоте морфотип оказался проще второго по частоте морфотипа. Однако эта тенденция к усложнению не является жестко детерминированной. Так, изменчивость включает спектр морфотипов, которые могут быть как сложнее, так и проще морфотипа, преобладающего по частоте.

В контексте модели эпигенетического ландшафта все эти морфотипы отражают окольные пути переходов между двумя доминирующими морфотипами, но сама структура эпигенетического ландшафта оказывается неповторимой, что выявляется при сравнении видов с одинаковыми доминирующими морфотипами (*A. strelzowi* и *A. semicanus*; *A. argentatus* и *A. tuvinicus*) (рис. 5). Указанные пары видов в филогенетическом отношении относительно далеки. Но филогенетически близкие виды (*A. semicanus*, *A. olchonensis* и

A. tuvinicus) как раз различаются по доминирующим морфотипам.

Если основываться на широко распространенном представлении, что эволюция выражается в постепенной дивергенции признаков, в том числе и эпигенетических, то по отношению к другим видам такое достаточно сильное различие филогенетически близких видов (*A. semicanus*, *A. olchonensis* и *A. tuvinicus*) по составу преобладающих по частоте морфотипов оказывается необъяснимым.

Но в данном случае различия в частотах морфотипов связаны с различиями в эпигенетических ландшафтах. Есть теоретические основания полагать, что перестройка эпигенетического ландшафта при видообразовании носит не постепенный, а пороговый характер. Соответственно, следствием таких перестроек эпигенетического ландшафта будут резкие изменения в частотах морфотипов. Поскольку фактического материала по визуализации эпигенетического ландшафта для близких видов животных крайне мало, то в отношении различий эпигенетических ландшафтов близких видов можно высказать лишь предварительные суждения, носящие предположительный характер. Необходимо накопление фактического материала, чтобы высказать определенные утверждения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Модель эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона нередко упоминается как в работах, посвященных теоретическим проблемам эволюционной теории (Шишкин, 1987), так и в работах, посвященных изучению изменчивости (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009).

Способ визуализации модели эпигенетического ландшафта, разработанный А.Г. Васильевым, перспективен, но не используется другими исследователями.

С помощью описанной в данной статье усовершенствованной методики визуализации модели эпигенетического ландшафта изучена морфотипическая изменчивость М3 скальных полевок и установлены некоторые общие закономерности.

Так, структура изменчивости определяется двумя морфотипами, преобладающими по частоте. Между этими морфотипами имеется не только прямой переход, который можно выявить по особям, у которых на разных сторонах челюстей имеются различные морфотипы, но и выявлено несколько дополнительных переходов, опосредованных другими морфотипами и потому более длинных.

Модель эпигенетического ландшафта, изложенная в настоящей статье, может быть применена для исследования популяционной и видовой изменчивости любых вариабельных дискретных билатеральных признаков, обладающих в той или иной степени асимметрией проявления на разных сторонах (фолидоз головы рептилий, рисунок на крыльях насекомых, жилкование крыльев насекомых и т.п.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу искреннюю благодарность А.Г. Васильеву, конструктивные замечания которого позволили существенно улучшить статью.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2021–2025 гг., проект 0247-2021-0002.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А.Г., 2004. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // Ученые записки НТГСПА. С. 13–23.

Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики. На пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.

Васильев А.Г., 2008. Популяционная мерономия и проблема визуализации эпигенетического ландшафта // XXII Любищевские чтения. Т. 2. Ульяновск: Ульянов. гос. пед. ун-т. С. 6–15.

Васильев А.Г., 2009. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журнал общей биологии. Т. 70. № 3. С. 195–209.

Васильев А.Г., Васильева И.А., 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 511 с.

Галкина Л.И., Оводов Н.Д., 1975. Антропогеновая териофауна пещер Западного Алтая // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука. С. 165–180.

Деревянко А.П., Агаджанян А.К., Кулик Н.А., Мартынович Н.В., Оводов Н.Д., Постнов А.В., Сердюк Н.В., Чевалков Л.М., 2001. Основные результаты изучения многослойного памятника Усть-Канская пещера в 1998–2001 гг. // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. 7. С. 109–114.

Литвинов Н.И., Литвинов Ю.Н., Поздняков А.А., 2000. Морфологическая изменчивость изолированных популяций ольхонской полевки *Alticola olchonensis* (Rodentia, Arvicolidae) с островов Байкала // Зоологический журнал. Т. 79. № 1. С. 73–79.

Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Чертилина О.В., Симонов Е.П., Лопатина Н.В., 2015. Генетическая дифференциация скальных полевок в горно-степных районах северо-востока Внутренней Азии // Изв. Иркут. гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. Т. 12. С. 23–30.

Мейен С.В., 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журнал общей биологии. Т. 35. № 3. С. 353–364.

Оводов Н.Д., Мартынович Н.В., Поздняков А.А., Орлова Л.А., 1992. Млекопитающие и птицы в окрестностях Красноярского края на рубеже плейстоцен–голоцен. Красноярск: ИАЭ СО РАН. С. 197–200.

Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы “maximowiczi” (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.

Поздняков А.А., 2003. Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Успехи современной биологии. Т. 123. № 2. С. 187–194.

Поздняков А.А., 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Успехи современной биологии. Т. 124. № 4. С. 371–377.

Поздняков А.А., 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.

Поздняков А.А., 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. Т. 72. № 2. С. 127–139.

Поздняков А.А., Абрамов С.А., Лопатина Н.В., Литвинов Ю.Н., 2017. Морфотипическая изменчивость плоскочерепной полевки (*Alticola strelzowi*, Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 10. С. 1267–1278.

Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Лопатина Н.В., 2004. Эколого-морфологическая изменчивость алтайских популяций плоскочерепной полевки *Alticola strelzowi* Kastschenko (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 579–587.

Уоддингтон К.Х., 1947. Организаторы и гены. М.: Госиздат. 240 с.

Шишкин М.А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.

Agadjanian A.K., Serdyuk N.V., 2005. The history of mammalian communities and paleogeography of the Altai Mountains in the Paleolithic // Paleontological Journal. V. 39. № Suppl. 6. P. 645–821.

Alberch P., 1980. Ontogenesis and morphological diversification // Am. Zool. V. 20. P. 653–667.

Alexeeva N.V., 1998. Paleoecology of Transbaikal *Allophaiomys* faunas // Paludicola. V. 2. № 1. P. 16–19.

Berry A.C., Berry R.J., 1967. Epigenetic variation in the human cranium // J. Anat. V. 101. P. 361–379.

Berry R.J., Searle A.G., 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. V. 140. P. 577–615.

Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I., 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene // Zool. Scripta. V. 36. P. 547–563.

Montuire S., Brunet-Lecomte P., 2004. Relation between climatic fluctuation and morphological variability in *Microtus* (*Terricola*) *grafi* (Arvicolinae, Rodentia) from Bacho Kiro (Bulgaria, Upper Pleistocene) // Lethaia. V. 37. P. 71–78.

Pankakoski E., Hanski I., 1989. Metrical and non-metrical skull traits of the common shrew *Sorex araneus* and their use in population studies // Ann. Zool. V. 26. P. 433–444.

Rossolimo O.L., Pavlinov I.J., 1992. Species and subspecies of *Alticola* s. str. (Rodentia: Arvicolidae) // Prague Studies in Mammalogy (eds I. Horacek, V. Vohralik). Prague. P. 149–176.

Waddington C.H., 1957. The strategy of the genes. L.: George Allen & Unwin Ltd. 262 p.

Wiig Ø., Lie R.W., 1979. Metrical and non-metrical skull variations in Norwegian wild mink (*Mustela vison* Schreber) // Zool. Scripta. V. 8. P. 297–300.

Zheng S., Cai B., 1991. Fossil micromammals from the Donggou section of Dongyaozitou, Yuxian County, Hebei Province // XIII International Congress of INQUA (2–9 August 1991, Beijing, China). Beijing. P. 100–131.

APPLICATION OF THE EPIGENETIC LANDSCAPE MODEL TO STUDY THE STRUCTURE OF MORPHOTYPIC VARIABILITY, M3 ROCK VOLES (*ALTICOLA*, RODENTIA, ARVICOLINAE) TAKEN AS AN EXAMPLE

A. A. Pozdnyakov*

Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia
**e-mail: pozdnyakov61@gmail.com*

Based on the morphotypes delimited using the masticatory surface of the third upper cheek tooth on the left and right sides of the jaw in six species of rock voles, epigenetic landscape models were constructed, all appearing similar. The models are rooted in two morphotypes prevailing in frequency. The largest proportion of asymmetric individuals in most species (with the exception of the Tuva vole) shows precisely these morphotypes. The remaining morphotypes within the framework of the epigenetic landscape model can be considered as intermediate, recording longer transitions between the two main morphotypes. A comparison of the epigenetic landscape models of the rock vole species studied demonstrates that the relationship between the two main morphotypes can be interpreted as showing the direction of changes in the epigenetic landscape, that is, an evolutionary trend. In the case of M3 rock voles, the main tendency is an increase in the number of anticlines on the lingual side of the posterior loop, and an additional tendency is closing the dentine fields.

Keywords: bilateral characters, molar, morphotype asymmetry, simulation, variation

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 213–227

УДК 569.3:591.4+599.32.4(571.63)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЕРВЫХ НИЖНЕКОРЕННЫХ ЗУБОВ ВОСТОЧНОЙ ПОЛЕВКИ *ALEXANDROMYS FORTIS* (BÜCHNER 1889) ОСТРОВНЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

© 2022 г. М. А. Винокурова[a], *, А. Е. Гусев[a], М. П. Тиунов[a]

[a]*Федеральный научный центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия*

**e-mail: vinmary@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.
После доработки 02.07.2021 г.
Принята к публикации 09.07.2021 г.

Проанализирована морфотипическая изменчивость антероконидной формы первого нижнего моляра ископаемых и современных (континентальные и островные популяции) восточных полевок *Alexandromys fortis* с территории Приморья (юг Дальнего Востока). Морфотипическая изменчивость учитывалась на основании изучения вариаций строения лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли и особенностей строения лингвального входящего угла 4. С помощью построенной комбинационной решетки выявлено 36 морфотипов строения непарной передней петли антероконида m1. В настоящее время наиболее распространен на континенте морфотип IIICa, преобладавший в позднем плейстоцене. Особенности морфотипического состава m1 у выделенных популяций восточной полевки на островах Дурново, Де-Ливрона, Веры (залив Петра Великого) обусловлены как фенотипическими, так и генотипическими особенностями основателей островных популяций. Оригинальность новых условий обитания инициировала высокую скорость эволюции, высвобождение скрытого разнообразия и увеличение числа редких морфотипов.

Ключевые слова: антероконид, морфотипы, острова, ископаемые, Приморье, *Alexandromys fortis*

DOI: 10.31857/S0044513422020088

Несмотря на то, что применение методов геометрической морфометрии показало значительную изменчивость рисунка жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба у восточноазиатских полевок рода *Alexandromys* (Войта и др., 2019), альтернативы использования формы этого зуба при идентификации ископаемых остатков полевок пока нет. Ископаемый материал представлен обычно отдельными зубами и определение видовой принадлежности полевок проводится преимущественно по этому наиболее информативному зубу (Semken, Wallace, 2002; Бородин, Маркова, 2014; Голенищев и др., 2018; Golenishchev et al., 2019). При этом работ, посвященных изучению внутривидовой изменчивости рисунка жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба у восточноазиатских видов полевок, за исключением *A. oeconomus* (Nadachowski, 1982; Костенко, Алленова, 1989; Поздняков, Литвинов, 1994; Фадеева, 2003, 2005), не много. Разными исследователями, занимавшимися ранее изучением изменчивости этого зуба у *A. fortis*, было выявлено от 3 до 10 морфотипов (Мейер, 1978; Алексеева, Голенищев, 1986; Поздняков, 1993, 2010; Лисовский и др., 2018; Ковалева и др., 2021).

На наш взгляд, наиболее приемлемая методика выделения морфотипов была предложена Поздняковым (1993). Основываясь на этой методике и методе построения классификационной морфологической таблицы, который использовался ранее при изучении жевательной поверхности третьих нижних премоляров северной пищухи (Гусев, Тиунов, 2021), первоочередной задачей исследования было построение подобной таблицы для *A. fortis*. Необходимо отметить, что недавно была показана возможность использования особенностей морфотипической изменчивости зубов в интерпретации палеохронологических событий в истории Arvicolinae (Markova et al., 2020). Появившиеся в последнее время сведения о морфологической и генотипической изменчивости у островных популяций этого вида на Дальнем Востоке (Шереметьева, 2003, 2020) и имеющийся в нашем распоряжении ископаемый материал определили следующую задачу – изучение морфотипической изменчивости формы антероко-

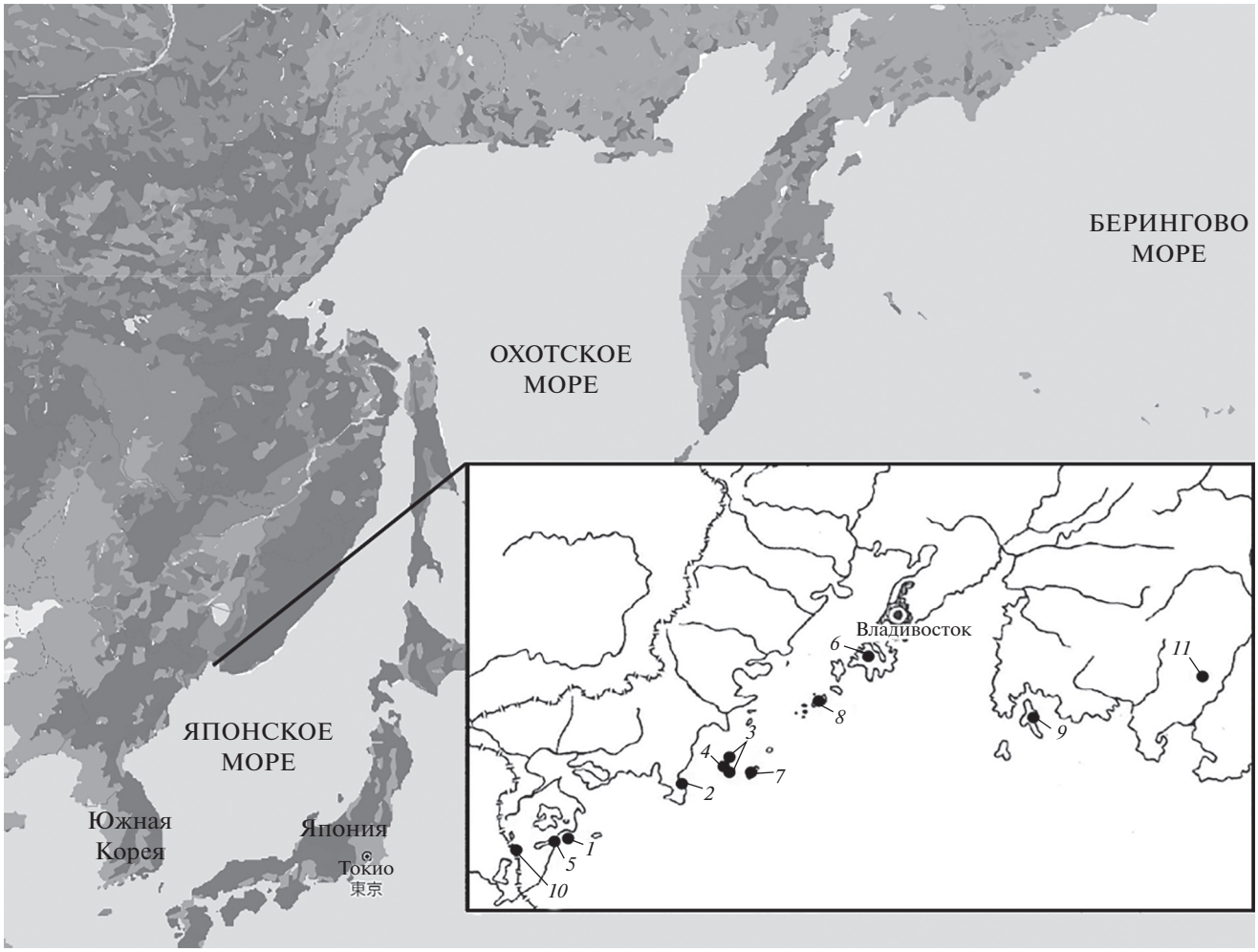

Рис. 1. Места сбора материала: *1* – о-в Веры; *2* – бухта Астафьева; *3* – острова Де-Ливрона, Дурново; *4* – о-в Гильдебрандта; *5* – о-в Фальшивый; *6* – о-в Русский; *7* – о-в Большой Пелис; *8* – о. Рикорда; *9* – о-в Путятина; *10* – пос. Хасан; *11* – пещера Медвежий Клык.

нида m1 *A. fortis* в островных популяциях залива Петра Великого (Японское море) и сравнение ее с вековой изменчивостью этого зуба у ископаемых популяций из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий Клык (Приморский край).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение изменчивости строения жевательной поверхности первых нижних коренных зубов восточной полевки проводилось на коллекционных материалах лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Было исследовано 165 зубов из 2 локалитетов материковой части юга Приморского края (окрестности пос. Хасан и побережье бухты Астафьева), 341 зуб из выборок с островов залива Петра Великого (Русский – 26 экз., Путятина – 65 экз., Рикарда – 10 экз., Пелис – 10 экз., Веры – 116 экз., Гильдебранта – 8 экз., Де-Ливрона и Дурново – 106 экз.) и 10 экз. с о-ва Фальшивый. Ранее принадлежность островных популяций именно *A. fortis* была дополнительно подтверждена молекулярно-генетическими методами (Chelomina, Sheremetyeva, 2007; Шереметьева, 2020). Кроме того, был изучен позднеплейстоцен-голоценовый ископаемый материал (125 первых нижних коренных зубов) из пещеры “Медвежий Клык” на хребте Лозовой, Партизанский р-н Приморского края (рис. 1). Войта и соавторы (2019), анализировавшие этот материал, утверждают, что все эти зубы принадлежат “*A. fortis*, однозначно определяющейся по характерной форме антероконида и крупным размерам ...” (Войта и др., 2019, стр. 333)

При оценке строения жевательной поверхности m1 использованы как морфотипический подход, так и анализ мерных признаков. При измерении зуба использовалось 6 промеров (рис. 2): L1 – расстояние между вершинами лингвального входя-

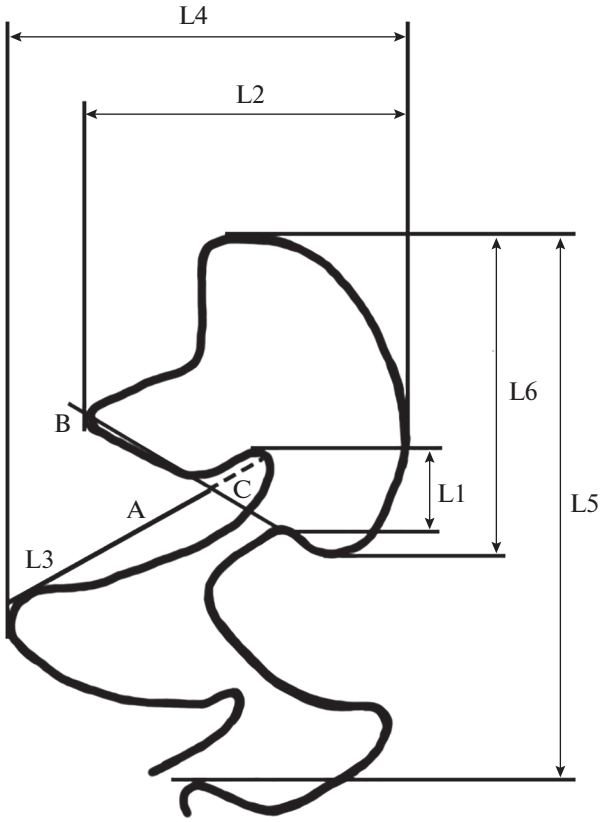

Рис. 2. Схема промеров m1 восточной полевки. Пояснение в тексте.

щего угла 4 и лабиального входящего угла 3, L2 – ширина передней непарной петли m1, L3 – результат измерения достигается следующими последовательными действиями – а) проводится линия А от вершины лингвального выходящего угла 4 до вершины лингвального входящего угла 4, б) проводится линия В от вершины входящего лабиального угла 3 до вершины выходящего лингвального угла 5, делящая линию А на два отрезка, в) определяется отношение длины отрезка С к общей длине линии А, L4 – ширина антероконида, L5 длина антероконида, L6 – длина передней непарной петли m1.

Для расчета размерных характеристик зубов в работе использовался стандартный пошаговый дискриминантный анализ, без включения и исключения переменных. Классификация групп осуществлялась с помощью вычисления расстояния Махаланобиса и функции матричной классификации методом “складного ножа” (jackknife). Так как объем исследуемой выборки $n > 100$ для вычисления достоверности расстояний Махаланобиса использовалось значение уровня значимости p-level, равное 0.01 (Наследов, 2004). Все расчеты выполнялись с помощью программного обеспечения Statistica 13 и SYSTAT 12.

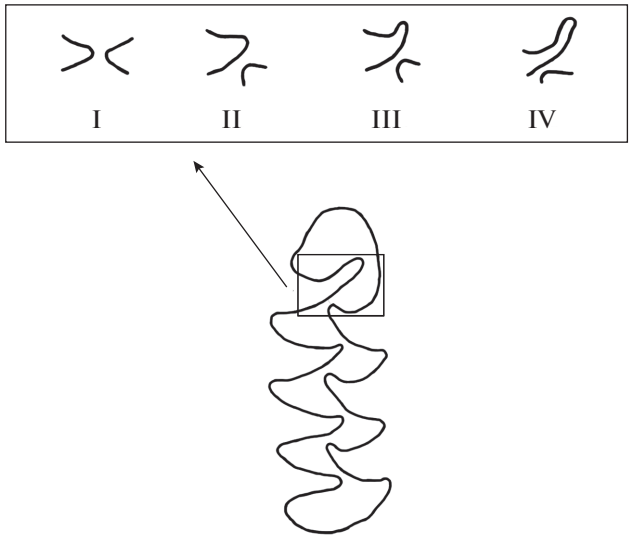

Рис. 3. Варианты строения лингвального входящего угла 4. Пояснение в тексте.

Все измерения производились с помощью стереомикроскопа Zeiss Stereomicroscope SteREO Discovery V.12. Затем для составления морфологической классификационной таблицы полученные изображения зубов на микроскопе обрабатывались в программе Photoshop CS6.

Морфотипическая изменчивость рассматривалась на основании изучения вариаций строения лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли и особенностей строения лингвального входящего угла 4, которое оценивалось на основании промера L3.

Было выделено четыре типа строения лингвального входящего угла 4, обозначенных римскими цифрами (I – II – III – V) (рис. 3).

I тип. Вершины лингвального входящего угла 4 и лабиального входящего угла 3 расположены на одном уровне один напротив другого. L3 = 0.

II, III и IV типы различаются по глубине лингвального входящего угла 4.

К **типу II** отнесены зубы, имеющие значения L3 в пределах от 0.06 до 0.20 мм.

К **типу III** при значениях L3 от 0.21 до 0.38 мм.

К **IV типу** от 0.39 мм и выше.

Формы лингвальной и лабиальной сторон были разделены на несколько типов (рис. 4).

Форма лингвальной стороны

Тип A. Лингвальная сторона без выемки.

Тип B. Лингвальная сторона имеет выемку с прямым внутренним краем.

Тип C. Лингвальная сторона имеет выемку под прямым или тупым углом.

Тип D. Лингвальная сторона имеет выемку под углом менее 90° или входящий угол.

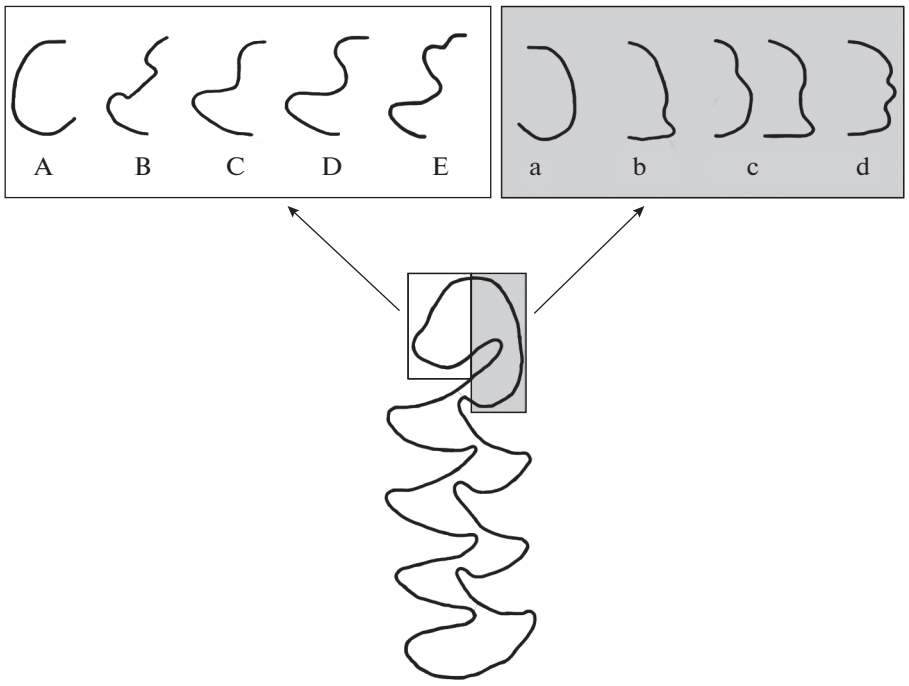

Рис. 4. Форма лингвальной (слева) и лабиальной (справа) сторон головки антероконида. Пояснения в тексте.

Тип E. Лингвальная сторона имеет две выемки.

Форма лабиальной стороны

Тип a. Лабиальная сторона без выемки.

Тип b. Лабиальная сторона имеет маленькую выемку в нижней части.

Тип c. Лабиальная сторона имеет широкую выемку, захватывающую всю срединную часть, или выемку в верхней части.

Тип d. Лабиальная сторона имеет небольшой выступ в срединной части.

В итоге, описав жевательную поверхность, мы получаем комбинацию из трех состояний признаков, например, морфотип **IIIBa**.

Далее анализ изменчивости проводился с помощью комбинативного метода (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989; Позняков, 1993).

На основе выведенных морфотипов (табл. 1) была построена матрица данных (табл. 2), которая анализировалась с помощью программы PAST – Palaeontological Statistics (версия 4.05) (Hammer, 2021) с применением метода невзвешенного попарного среднего (UPGMA), коэффициента корреляции Пирсона и бутстреп-анализа в 1000 повторениях.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дискретность сочетаний отдельных признаков позволила построить комбинативную морфологическую классификационную таблицу и проводить многомерную классификацию отдельных зубов по определенным морфотипам (табл. 1). Классификационная таблица представляет собой прямоугольную сетку, в центре которой показаны типы строения лингвального входящего угла 4. Соответственно все морфотипы левого верхнего угла таблицы имеют **I тип** строения этого угла, правого верхнего – **II тип**, правого нижнего – **III тип** и левого нижнего – **IV тип**. В вертикальном столбце посередине таблицы показаны варианты строения лингвальной стороны головки антероконида. В горизонтальной строке посередине таблицы – варианты строения лабиальной стороны. Все варианты строения расположены в порядке возрастания сложности: от I до IV, от A до E, от a до d. В полученные от пересечения столбцов и строк ячейки помещены графические схемы рисунка передней непарной петли m1. Реальное количество морфотипов меньше теоретически ожидаемого, поэтому не все ячейки заполнены. Возможно, какие-то ячейки будут заполнены в будущем, а какие-то останутся не заполненными в связи с воздействием природных факторов, ограничивающих изменчивость.

Сочетание выделенных признаков дает 36 морфотипов строения непарной передней петли антероконида, каждый из которых имеет буквенно-цифровое обозначение. Дискриминантный анализ подтвердил правильность выделения четырех типов строения лингвального входящего угла 4

Табл. 1. Морфологическая классификационная таблица

Примечания. Пояснения в тексте.

Табл. 2. Морфологические характеристики выборок m1 восточных полевок Приморья

Морфотипы	Выборки													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
IBa	0	0	0	0	0	0	0	0	0.94	0	0	0	0	0
ICa	7.69	0	0	0	0	0	0	0	2.83	0	0	0	0	0
ICc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0
IDa	2.56	0	0	0	0	0	0	0	7.55	25	0	0	0	0
IDb	2.56	0	0	0	0	0	0	0	1.89	0	0	0	0	0
IICa	18	7.41	22.2	14.8	2.56	6.25	0	2.59	25.5	25	0	10	3.85	3.08
IICb	5.13	11.1	7.41	7.41	0	0	0	0.86	2.83	0	0	10	0	3.08
IICc	0	3.7	3.7	0	0	4.17	0	0	1.89	25	0	0	7.69	4.61
IIDa	2.56	3.7	0	3.7	0.85	0	0	0	2.83	0	0	0	0	3.08
IIDb	0	7.41	0	3.7	0	0	0	0	0	0	0	20	0	3.08
IIDc	0	0	0	0	0.85	0	0	0	0	0	0	10	0	1.54
IIEc	2.56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0
IIIAa	0	0	0	0	0	0	0	1.72	1.89	0	0	0	0	0
IIIAb	0	0	0	0	0	0	0	0.86	0	0	0	0	0	0
IIIBa	2.56	0	0	0	0	0	0	0	0.94	0	0	0	0	0
IIIBb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.84	0
IIICa	23.1	22.2	22.2	14.8	38.5	35.4	70	34.5	10.4	13	50	30	34.6	33.85
IIICb	15.4	11.1	29.6	14.8	14.5	6.25	10	2.59	0	0	10	0	0	7.69
IIICc	0	7.41	0	3.7	12	14.6	10	0	0.94	0	0	0	0	1.54
IIICd	0	0	0	3.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.08
IIIDa	10.3	11.1	0	0	12	10.4	10	5.17	3.77	13	0	0	30.8	23.07
IIIDb	5.13	7.41	3.7	25.9	5.98	2.08	0	0.86	0	0	10	0	3.85	6.15
IIIDc	0	3.7	3.7	0	2.56	0	0	0.86	0	0	20	0	7.69	1.54
IIIEa	0	0	3.7	0	0	2.08	0	1.72	0	0	0	0	0	1.54
IIIEb	0	0	3.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.54
IIIEc	0	0	0	0	0	4.17	0	0	0	0	0	0	3.85	0
IVAa	0	0	0	0	0	0	0	3.45	9.43	0	0	0	0	0
IVBa	0	0	0	0	0	0	0	1.72	4.72	0	0	0	0	0
IVCa	0	0	0	0	6.84	4.17	0	17.2	10.4	0	0	0	3.85	0
IVCb	0	0	0	3.7	0	0	0	0	0.94	0	0	0	0	0
IVCc	0	0	0	0	1.71	0	0	0	0	0	0	0	0	0
IVDa	0	0	0	0	1.71	4.17	0	23.3	8.49	0	10	0	0	0
IVDb	2.56	0	0	0	0	2.08	0	0.86	1.89	0	0	0	0	1.54
IVDc	0	0	0	3.7	0	4.17	0	0	0	0	0	0	0	0
IVDd	0	0	0	0	0	0	0	0.86	0	0	0	0	0	0
IVEa	0	3.7	0	0	0	0	0	0.86	0	0	0	0	0	0

Примечания. 1 – позднеплейстоценовая выборка 1, 2 – позднеплейстоценовая выборка 2, 3 – среднеголоценовая выборка, 4 – позднеголоценовая выборка, 5 – окрестности пос. Хасан, 6 – побережье бухты Астафьева, 7 – о-в Фальшивый, 8 – о-в Веры, 9 – острова Дурново, Де-Ливрона, 10 – о-в Гильдебрандта, 11 – о-в Пелис, 12 – о-в Рикорда, 13 – о-в Русский, 14 – о-в Путятина.

Табл. 3. Оценка корректности классификации с использованием метода “складного ножа” (jacknife)

Группа	1	2	3	4	Точность классификации, %
1	17	0	0	0	100
2	1	61	0	0	98
3	0	3	184	6	95
4	0	0	0	104	100
Всего	18	64	184	110	97

(доля правильной классификации методом “складного ножа” (jacknife) составила 97% (табл. 3, рис. 5)). Для оценки полезности канонических дискриминантных функций были рассчитаны основные статистические показатели (табл. 4). Исходя из данных таблицы, можно отметить хорошую дискриминацию групп. Первые две дискриминантные функции имеют статистическую значимость. Большое значение канонической корреляции (R = 0.94) первой дискриминантной функции свидетельствует о ее лучшей разделительной способности. В свою очередь статистическая значимость третьей дискриминантной функции превышает пороговое значение ($p = 0.27$), из-за чего различие типов по этой функции не может подлежать содержательной интерпретации. Наибольший вклад в разделение морфотипов внесли промеры L1, L3 и L5. При этом промер L3, который отвечает за измерение лингвального входящего угла 4, оказался наиболее важным и ценным (Wilk`s Lambda = 0.21, Partial Lambda = 0.47). Необходимо отметить, что классификационная таблица была построена на современном материале. Идентификацию морфотипов m1 ископаемых полевок проводили на основе полученной ранее таблицы. При этом не предусмотренных в таблице новых морфотипов обнаружено не было.

Основным и наиболее часто встречающимся морфотипом в двух изученных выборках с материка является морфотип **IIICa**. Для него характерны средняя глубина лингвального входящего угла 4 (промер L3 от 0.16 до 0.38), широкая неглубокая выемка на лингвальной стороне передней непарной петли и отсутствие выемки на лабиальной стороне. В выборке из окрестностей пос. Хасан обнаружено 38% зубов с таким морфотипом, на побережье бухты Астафьева – 35%. Из остальных 11 морфотипов относительно часто встречающимися в Хасанской выборке были морфотипы **IIICb**, **IIICc** и **IIIDa** (14, 12 и 12% соответственно). В Астафьевской выборке 13 морфотипов, к основным, кроме морфотипа **IIICa**, можно отнести **IIICc** и **IIIDa** (около 15 и 10% соответственно). Один из восьми редких или резервных (Малеева, 1976) морфотипов обнаружен только в Хасанской выборке, другие распространены шире. В Астафьевской выборке один из редких морфотипов обнаружен еще в позднеголоценовой выборке, другой – на о-ве Русский, остальные 8 редких морфотипов распространены шире (табл. 2). Необходимо отметить, что в материковых выборках нет морфотипов из левого верхнего угла табл. 1, т.е. морфотипов с I типом строения.

Имеющийся в нашем распоряжении ископаемый материал из отложений пещеры Медвежий Клык можно разделить на 4 выборки. Позднеплейстоценовая выборка 1 – материал из 12 и 11 слоев, возраст отложений около 40–35 тыс. лет (Панасенко, Тиунов, 2010; Omelko et al., 2020). Позднеплейстоценовая выборка 2 – материал из наклонных слоев 6–9, возраст около 14–11 тыс. лет. Среднеголоценовая выборка – материал из слоя 5, возраст около 6 тыс. лет. Позднеголоценовая выборка – материал из слоев 3 и 4, возраст около 3–4 тыс. лет. В обеих позднеплейстоценовых выборках основным наиболее часто встречающимся морфотипом является морфотип **IIICa**. В среднеголоценовой выборке – морфотип **IIICa**, в позднеголоценовой выборке – морфотип **IIIDb**. В позднеплейстоценовой выборке 1 встречаемость более 10% отмечена также для морфотипов **IICa**, **IIICb** и **IIIDa**, в позднеплейстоценовой выборке 2 – **IICb**, **IIICb** и **IIIDa**, в среднеголоценовой – **IICa** и **IIICa**, в позднеголоценовой – **IICa, IIICa** и **IIICb** (рис. 6). Сильных колебаний количества морфотипов в ископаемых выборках не наблюдается. В позднеплейстоценовой выборке 1 зарегистрировано 13 морфотипов, в позднеплейстоценовой выборке 2–12 морфотипов, в среднеголоценовой – 9, в позднеголоценовой – 11.

В большинстве выборок из изолированных островных популяций залива Петра Великого, кроме выборок из популяций островов Дурново и Де-Ливрона, наибольшей встречаемостью также характеризуется морфотип **IIICa**. На островах

Табл. 4. Статистические результаты для дискриминантных канонических функций

Дискриминантная функция	Собственные значения	Каноническая корреляция R	Лямбда Уилка	χ^2	Уровень значимости
1	7.801516	0.942	0.1009	848.78	$p < 0.0001$
2	0.110835	0.316	0.8878	44.06	$p = 0.000003$
3	0.014066	0.118	0.9861	5.17	$p = 0.2705$

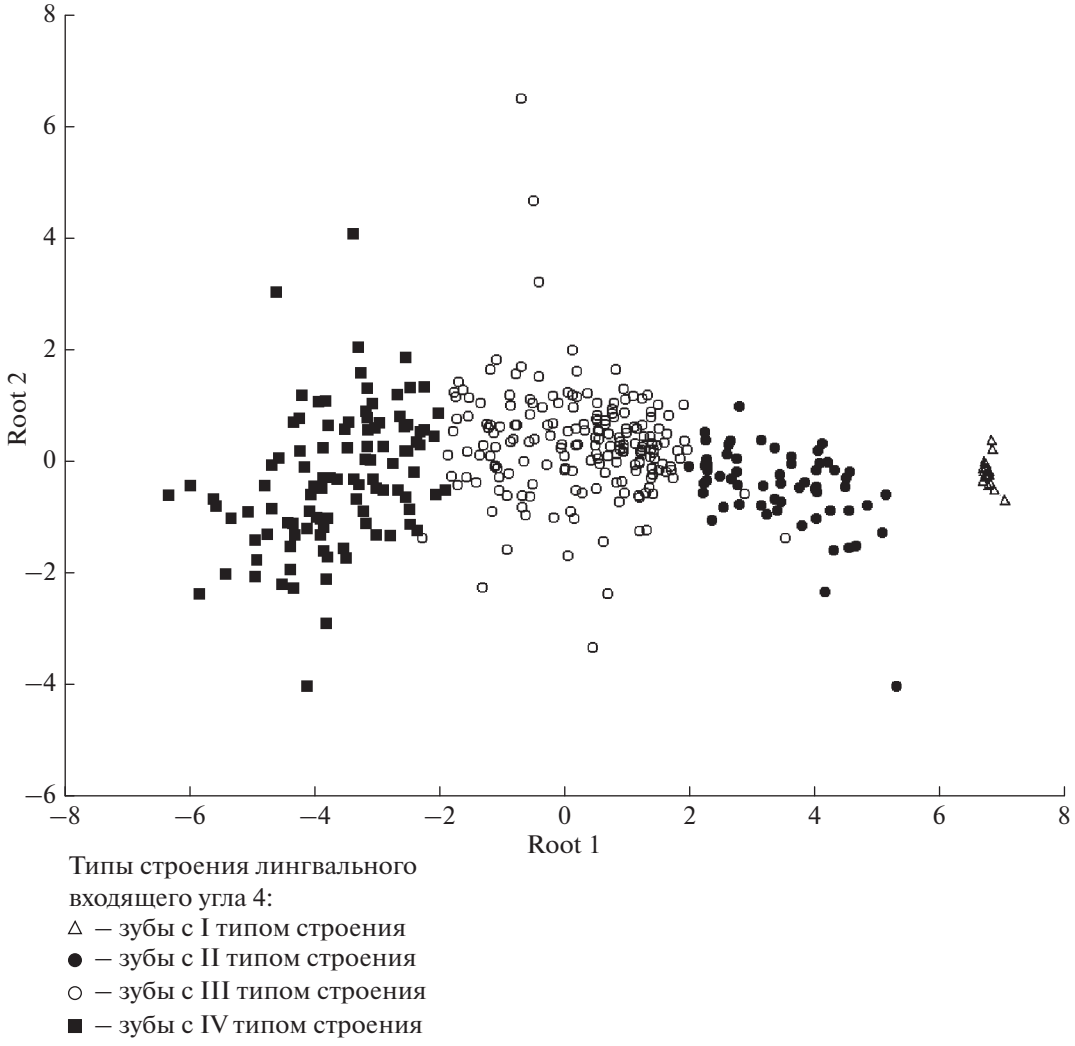

Рис. 5. Распределение исследованных первых нижних коренных зубов восточной полевки в пространстве первой (Root 1) и второй (Root 2) дискриминантных функций по результатам измерений m1.

Дурново и Де-Ливрона основным наиболее часто встречающимся морфотипом является морфотип **IICa** (~26%). Вторым по встречаемости на этих островах является морфотип **IIICa** (~10%), на третьем месте морфотип **IVCa** (рис. 7, табл. 1). На этих островах обнаружено 19 морфотипов. Это наибольшее количество среди всех рассмотренных выборок. Из 16 редко встречающихся здесь морфотипов два морфотипа отмечены только на этих островах. Два морфотипа встречаются не только на этих островах, но еще на о-ве Веры, три морфотипа – в позднеплейстоценовой выборке 1 и один морфотип встречается в позднеголоценовой выборке.

На о-ве Веры зарегистрировано 17 морфотипов строения непарной передней петли антероконида m1. Наиболее часто встречающимся морфотипом является морфотип **IIICa** (~34%), на втором месте по встречаемости находится морфотип **IVDa** (~23%), на третьем – **IVCa** (~17%). Из редких морфотипов только на о-ве Веры обнаружены 2 морфотипа, 2 морфотипа обнаружены на о-ве Веры и в позднеплейстоценовой выборке 1.

В остальных изученных выборках из островных изолированных популяций наиболее часто встречающимся морфотипом является морфотип **IIICa**. К часто встречающимся в этих выборках можно также отнести морфотипы **IIICb**, **IIICc**, **IIIDa** и **IIDb**. По одному редкому морфотипу, встречающемуся только в одной из изученных выборок, обнаружено на островах Рикорда и Русский.

ОБСУЖДЕНИЕ

Если не рассматривать выборки, количество исследованных зубов в которых явно не достаточно для анализа (о-в Гильдебранта 8 экз., о-в Фальши-

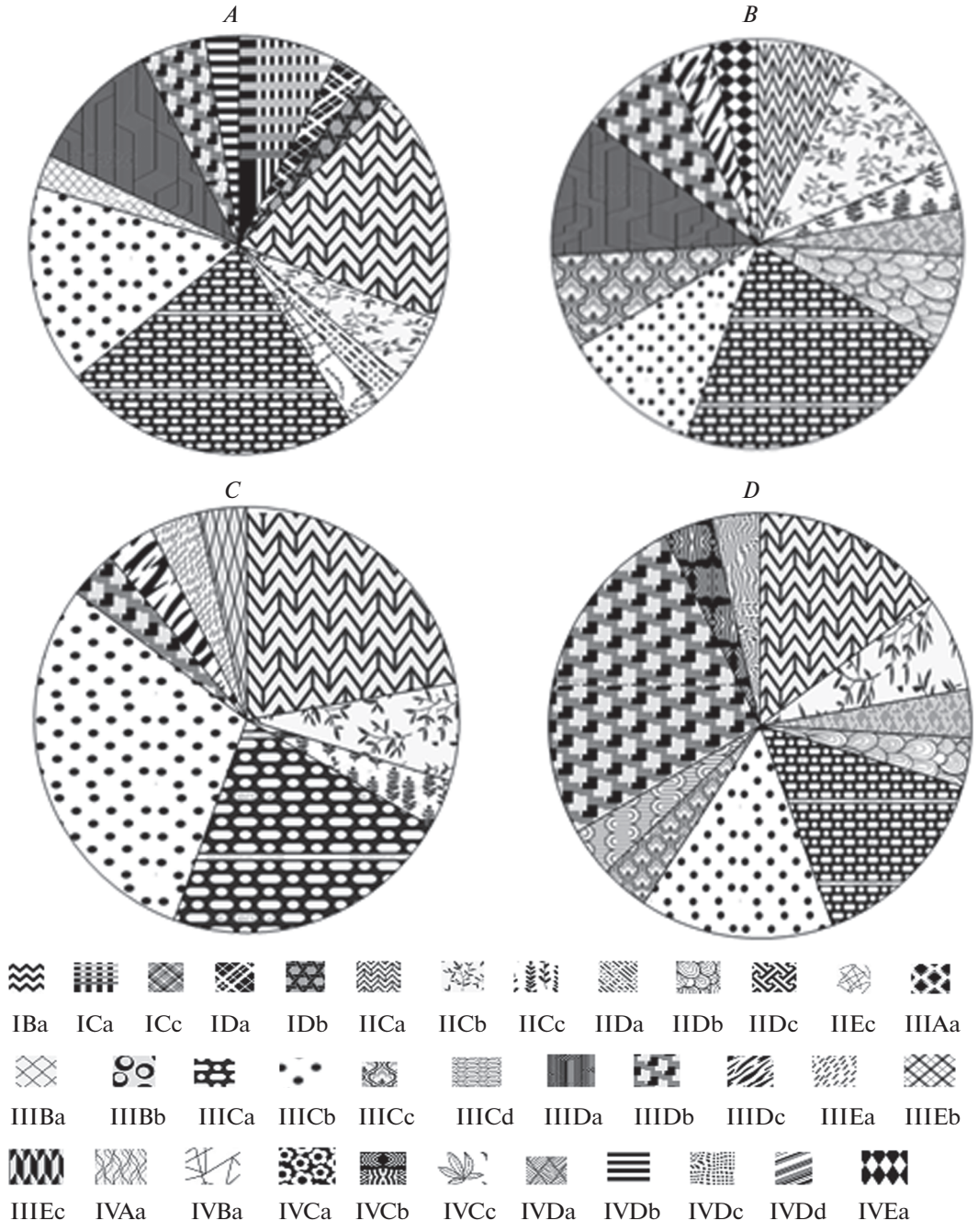

Рис. 6. Соотношение (в %) морфотипов m1 *A. fortis* в плейстоцен-голоценовом времени: *A* – позднеплейстоценовая выборка 1, *B* – позднеплейстоценовая выборка 2, *C* – среднеголоценовая, *D* – позднеголоценовая. Штриховкой показаны варианты морфотипов.

вый 10 экз., о-в Пелис 10 экз., о-в Рикорда 10 экз.), то, как показали наши исследования, во всех ископаемых, современных материковых и островных выборках m1 восточной полевки преобладающими по встречаемости являются небольшие группы, включающие от 2 до 4 морфотипов и составляющие от 55 до 77%. Преобладание небольшой группы морфотипов в выборках отмечено и для многих других видов полевок (Малеева, 1976; Большаков и др., 1980). Смена лидирующего по встречаемости морфотипа зарегистрирована только в среднеголоценовой, позднеголоценовой выборках и на островах Дурново и Де-Ливрона. Превалирующий по встречаемости в позднем плейстоцене морфотип **IIICa** сменился на морфотип **IIICb** с более сложно устроенной лабиаль-

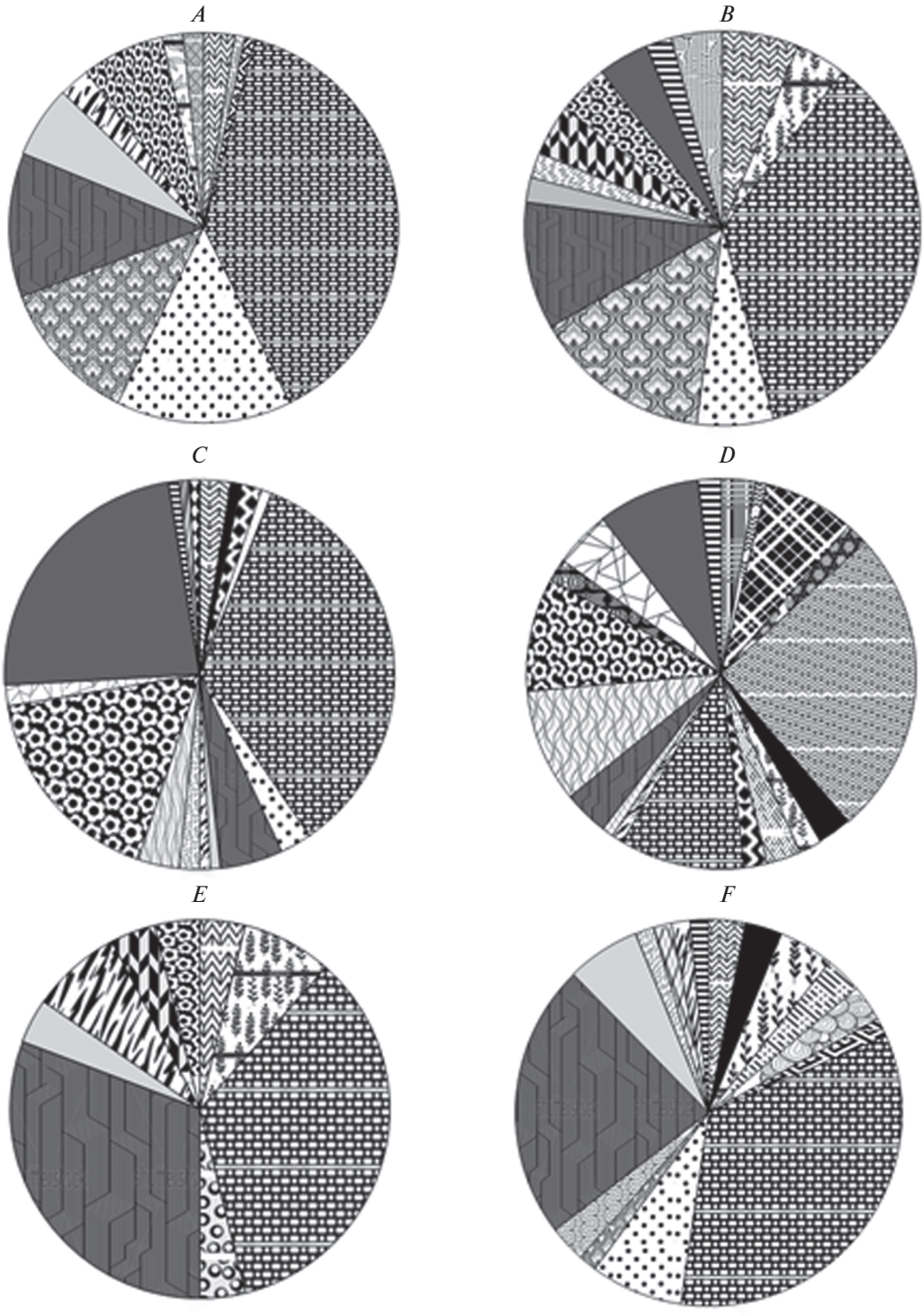

Рис. 7. Соотношение (в %) морфотипов m1 *A. fortis* в современных выборках: *A* – окрестности пос. Хасан; *B* – побережье бухты Астафьева; *C* – о-в Веры; *D* – острова Де-Ливрона, Дурново; *E* – о-в Русский; *F* – о-в Путятина. Обозначения морфотипов те же, что на рис. 6.

ной стороной, имеющей выемку в нижней части. Необходимо отметить, что если в среднеголоценовой выборке один из основных морфотипов сменил другой, то в позднеголоценовой выборке на первое место по встречаемости выходит морфотип **IIIDb**, находившийся ранее в категории редких или резервных морфотипов. В настоящее время в материковых выборках снова превалиру-

ет морфотип **IIICa**. Несмотря на то, что во временно́й промежуток между выборками позднеплейстоценовая 1 и позднеплейстоценовая 2 на рубеже 18–20 тыс. лет происходило максимальное похолодание климата, смены лидирующего морфотипа не произошло.

Интересно, что, судя по шести рисункам жевательной поверхности первых нижних коренных зубов *Alexandromys fortis*, извлеченных из позднеплейстоценовых пещерных отложений на о-ве Мияко (Япония) (Kaneko, Hasegawa, 1995), на острове в тот период встречались следующие морфотипы: **ICa** (1 зуб), **IICa** (4 зуба), **IICc** (1 зуб). Морфотип **ICa** это редкий морфотип, отмеченный в позднеплейстоценовой выборке 1 и в выборке с островов Дурново и Де-Ливрона. Морфотип **IICa** встречается во всех ископаемых выборках, на материке и островах, входит в число основных в позднеплейстоценовой выборке 1 и лидирует по встречаемости на островах Дурново и Де-Ливрона. Широко распространенный редкий морфотип **IICc** отмечен в позднеплейстоценовой выборке 2, в среднеголоценовой выборке, на материке и островах. Считается, что восточная полевка мигрировала с континента на о-в Мияко в среднем плейстоцене. В современной фауне острова этот вид не встречается (Kaneko, Hasegawa, 1995; Kawamura, 2014).

Повышенное морфотипическое разнообразие на островах Путятина, Дурново и Де-Ливрона, Веры характерно и для многих других островных популяций полевок и связано с высвобождением скрытой фенотипической изменчивостью из-за инбридинга (Markova et al., 2020).

С другой стороны, постоянное прохождение “бутылочного горлышка” является нормой для восточной полевки. Так, в период депрессии, которая может продолжаться несколько лет, абсолютная численность полевок на некоторых островах измеряется несколькими десятками особей (Катин, 1989).

Среди изолированных островных популяций восточной полевки наиболее интересный набор морфотипов наблюдается на островах Дурново, Де-Ливрона и на о-ве Веры. Лидирующий по встречаемости на островах Дурново, Де-Ливрона морфотип **IICa** входит в число основных в позднеплейстоценовой выборке 1, в среднеголоценовой и позднеголоценовой выборках. В остальных выборках он относится к категории редких.

Острова Большой Пелис, Гильдебрандта, Дурново, Де-Ливрона входят в состав архипелага Римский-Корсаков. Отделение островов этого архипелага от материка произошло ранее, чем отделение всех остальных островов залива Петра Великого – в конце позднего плейстоцена и начале голоцена (Велижанин, 1976). Вполне вероятно, что особенности морфотипической структуры популяции островов Дурново и Де-Ливрона связаны с эффектом основателя. Необходимо отметить и наличие в этой выборке значительного количества как “простых”, так и “сложных” морфотипов. Наличие “простых” морфотипов характерно еще только для позднеплейстоценовой выборки 1. Количество “сложных” морфотипов с глубоким лингвальным входящим углом 4 на островах Дурново и Де-Ливрона достигает 35.8%, на о-ве Веры – 47.4%. В других исследованных выборках встречи таких морфотипов единичны. Повышенную встречаемость в популяции полевок особей со сложной структурой жевательной поверхности зубов связывают с более грубыми кормами (Сорокина, 2011), а условия существования восточных полевок на каменистом грунте маленьких морских островов, где мало сочных растений, значительно отличаются от условий существования на материке (Чугунов, Катин, 1984).

Если острова Дурново и Де-Ливрона находятся в изоляции не менее 10 тысяч лет (а возможно и дольше, поскольку в период отступления моря это были вершины холмов, изолированные друг от друга и от материка другими ландшафтами), то о-в Веры, отделенный от материка узким неглубоким проливом шириной 480 м, отсоединился от континента гораздо позже. Восточная полевка является единственным видом грызунов, обитающим на островах Дурново, Де-Ливрона и Гильдебрандта. На о-ве Веры, кроме восточной полевки, встречается восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas 1907 (Чугунов, Катин, 1984). Однако у этих островов есть общие черты, отличающие их от других исследованных островов. Острова Дурново, Де-Ливрона и Веры являются самыми маленькими среди обследованных. Последняя территориальная связь у них была с самой южной частью Приморья (Хасанский р-н). Особи из выборки позднеплейстоценовой 1 существовали в период климатического оптимума среднего вюрма (43–33 тыс. лет) по интенсивности повышения температур и режиму увлажнения сходному с климатом среднего голоцена (Короткий и др., 1996). В периоды климатических оптимумов среднего вюрма и среднего голоцена происходило значительное смещение как зон растительности, так и фауны к северу относительно их современного положения (Короткий и др., 1988). Исходя из этого, можно предположить, что в качестве основателей популяций на этих островах принимали участие и южные формы восточной полевки, отличающиеся по гаплотипам (Gao et al., 2017). Гаплотипы, сходные с южными формами, распространенными в Китае, обнаружены как среди ископаемых полевок из отложений пещеры Медвежий Клык, так и в популяциях полевок с островов архипелага Римский-Корсаков (Haring et al., 2015; Шереметьева, 2020).

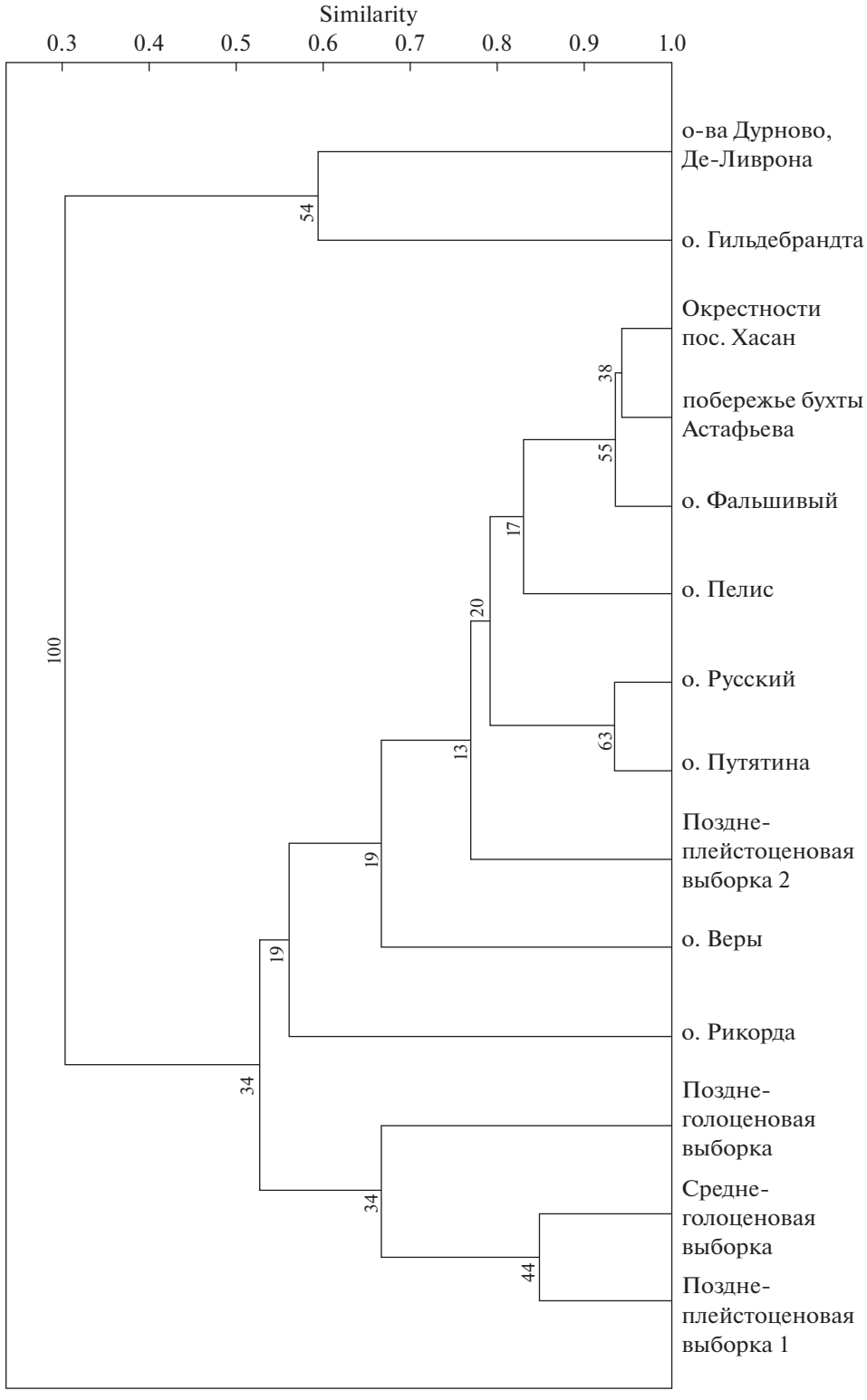

Рис. 8. Дендрограмма сходства выборок m1 восточной полевки, построенная на основании кластерного анализа.

Определенную роль в различии материковых и островных популяций играло, вероятно, и отличие внутрипопуляционных эволюционных процессов, по-разному проходящих на этих территориях (MacArthur, Wilson, 1967). Ранее было показано, что темпы морфологической эволюции в

островных популяциях млекопитающих значительно выше, чем в материковых популяциях. После начального периода ускоренных изменений (в промежутке от 21 года до 20000 лет) скорость эволюции островных видов замедляется, приближаясь к темпам на материке (Millien, 2006). Причем млекопитающие на более мелких островах развиваются быстрее, чем млекопитающие на более крупных островах (Millien, 2011).

Выборки с крупных островов Русский и Путятина, отделение которых от материка произошло около 8.5–7 тыс. лет назад, схожи между собой и близки по составу морфотипов к материку (рис. 8). Условия существования восточной полевки на этих островах не так сильно отличаются от условий существования на материке.

ВЫВОДЫ

У *Alexandromys fortis*, как и у большинства видов полевок (Малеева, 1976), во всех выборках преобладает небольшая группа морфотипов (от 2 до 4).

Отмечено вре́менное усложнение преобладающего типа жевательной поверхности m1 восточной полевки в голоцене. В настоящее время на континенте наибольшая встречаемость отмечена у морфотипа, который превалировал в позднем плейстоцене. Изменения в частоте встречаемости морфотипов, происходившие в голоцене, могут быть связаны с возобновившимся распространением, слиянием разрозненных популяций и восстановлением численности восточной полевки (Алексеева, Голенищев, 1986) после падения ее численности в период максимального похолодания климата.

Особенности морфотипического состава m1 изолированных популяций восточной полевки на островах Дурново, Де-Ливрона и Веры обусловлены как фенотипическими и генотипическими особенностями основателей островных популяций, так и своеобразием новых условий обитания, инициировавшими высокий темп эволюции, высвобождение скрытого разнообразия и увеличение количества редких морфотипов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И.О. Катину за предоставленную возможность работы с коллекционным материалом по полевкам с островов залива Петра Великого, Л.Л. Войта за использование его черновых рисунков жевательной поверхности m1 ископаемых полевок из отложений пещеры Медвежий Клык, Ф.Н. Голенищеву за ценные консультации при работе над рукописью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Э.А., Голенищев Ф.Н., 1986. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из южного Приморья (пещера “Близнец”) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 156. С. 134–142.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.

Бородин А.В., Маркова Е.А., 2014. Ключи для определения современных и плейстоценовых полевок (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири по одонтологическим признакам // Зоологический журнал. Т. 93. С. 1128–1139.

Васильева И.А., 1978. Изучение изменчивости жевательной поверхности M^3 у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5 (7). Саратов: изд-во Саратовского ун-та. С. 96–101.

Велижанин А.Г., 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. Т. 231. № 1. С. 205–207.

Войта Л.Л., Голенищев Ф.Н., Тиунов М.П., 2019. Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodencia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоологического института РАН. Т. 323. № 3. С. 313–346.

Голенищев Ф.Н., Войта Л.Л., Моролдоев И.В., Абрамсон Н.И., Петрова Т.В., Картавцева И.В., 2018. Новые находки муйской полевки (Rodencia: Cricetidae: *Alexandromys mujanensis*) в Забайкалье // Труды Зоологического института РАН. Т. 322. № 3. С. 357–384.

Гусев А.Е., Тиунов М.П., 2021. Внутривидовая изменчивость формы строения третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи (*Ochotona hyperborea* (Pallas 1811)) // Зоологический журнал. Т. 100. № 1. С. 104–114.

Катин И.О., 1989. Динамика популяций дальневосточной полевки в условиях островной изоляции // Териологические исследования на юге дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН СССР. С. 89–99.

Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М., 2021. Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности m1 серых полевок (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 434–448.

Короткий А.М., Плетнев С.П., Пушкарь В.С., Гребенникова Т.А., Разжигаева Н.Г. и др., 1988. Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен-голоцен) / Отв. ред. Краснов Е.В. АН СССР Дальневосточное отделение, Тихоокеанский институт географии. М.: Наука. 240 с.

Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С., Разжигаева Н.Г., Волков В.Г. и др., 1996. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плиоцен). Владивосток: Дальнаука. 58 с.

Костенко В.А., Алленова Т.В., 1989. Внутривидовая дифференциация полевки-экономки на Дальнем Востоке и история становления ареалов ее подви-

довых форм // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 4–25.

Круковер А.А., 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск. 39 с. (Препр. ИГиГ СО АН СССР; № 12).

Лисовский А.А., Кадетова А.А., Оболенская Е.В., 2018. Морфологическое определение видов восточноазиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 101–113.

Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 66. С. 48–57.

Мейер М.Н., 1978. Систематика и внутривидовая изменчивость серых полевок Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae) // Труды Зоологического института РАН. Т. 75. С. 3–62.

Наследов А.Д., 2004. Математические методы психологического исследования. Санкт-Петербург: Речь. 392 с.

Панасенко В.Е., Тиунов М.П., 2010. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестник ДВО РАН. № 4. С. 60–67.

Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы “maximowiczi” (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.

Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., 1994. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Arvicolidae) // Зоологический журнал. Т. 73. Вып. 2. С. 151–157.

Поздняков А.А., 2010. Морфологическое разнообразие: характеристика, структура, анализ // Труды института систематики и экологии животных СО РАН. Т. 46. С. 133–157.

Сорокина Н.В., 2011. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зуба M^3 красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) (Rodentia, Cricetidae) северной и средней тайги Тюменской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 13. № 1 (5). С. 1154–1157.

Фадеева Т.В., 2003. Сравнительная морфологическая характеристика первых нижнекоренных зубов ископаемых и рецентных полевок-экономок Урала // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 221–224.

Фадеева Т.В., 2005. Пространственно-временная морфологическая изменчивость выборок первых нижнекоренных зубов полевок-экономок // Труды Зоологического института РАН. Т. 306. С. 180–201.

Чугунов Ю.Д., Катин И.О., 1984. Численность и распределение по биотопам грызунов на островах Дальневосточного государственного морского заповедника // Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 107–121.

Шереметьева И.Н., 2003. Морфологическая изменчивость дальневосточной полевки (*Microtus fortis*, Rodencia, Cricetidae), с островов Залива Петра Великого (Японское море) // Зоологический журнал. Т. 82. № 9. С. 1138–1143.

Шереметьева И.Н., 2020. Сравнение гаплотипов мтДНК дальневосточной полевки и современных гаплотипов у островных популяций // Генетика. Т. 56. № 7. С. 848–854.

Chelomina G.N., Sheremetyeva I.N., 2007. Genetic variation of *Microtus fortis pelliceus* in mainland and island populations of the Russian Far East based on random amplified polymorphic DNA markers // Mammal Study. V. 32. P. 63–74.

Gao J., Yue L., Jiang X., Ni L., Ashraf M.A. et al., 2017. Phylogeographic Patterns of *Microtus fortis* (Arvicolinae: Rodentia) in China Based on Mitochondrial DNA Sequences. [Электронный ресурс] Режим доступа:

http://researcherslinks.com/current-issues/Phylogeographic-Patterns-Microtus-fortis-Arvicolinae-Rodentia-China-Based-%20Mitochondrial-DNA-Sequences/20/1/496/html

Дата обновления: 12.04.2021.

Golenishchev F., Malikov V., Petrova T., Bodrov S., Abramson N., 2019. Toward assembling a taxonomic, puzzle Case study of Iranian gray voles of the subgenus *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) // Mammalian Biology. V. 94. P. 98–105.

Hammer Ø., 2021. Paleontological Statistics. Version 4.0. Reference Manual [Электронный ресурс] Режим доступа: https://www.nhm.uio.no/english/research/infrastructure/past/downloads/past4manual.pdf Дата обновления: 12.04.2021.

Haring E., Voyta L.L., Daubl B., Tiunov M.P., 2015. Comparison of genetic and morphological characters in fossil teeth of grey voles from the Russian Far East (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) // Mammalian Biology. V. 80. P. 496–504.

Kaneko Y., Hasegawa Y., 1995. Some fossil arvicolid rodents from the Pinza-Abu Cave, Miyako Island, the Ryukyu Islands, Japan // Bull. Biogeogr. Soc Japan. V. 50. № 1. P. 23–37.

Kawamura Y., 2014. Research on Quaternary mammal faunas in Japan and adjacent East areas: a review of my research // The Quaternary Research (Daiyonki Kenkyu). V. 53. № 3. P. 119–142.

MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton-New Jersey: Princeton University Press. 203 p.

Markova E., Bobretsov A., Borodin A., Rakitin S., Sibiriyakov P. et al., 2020. The effects of population bottlenecks on dental phenotype in extant arvicoline rodents: Implications for studies of the quaternary fossil record // Quaternary Science Reviews. V. 228. P. 1–20.

Millien V., 2006. Morphological evolution is accelerated among island mammals // PLoS Biology. V. 4. № 4. P. 1863–1868.

Millien V., 2011. Mammals evolve faster on smaller islands // Evolution. V. 65. № 7. P. 1935–1944.

Nadachowski A., 1982. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentinion analysis of voles. Warszawa-Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 110 p.

Omelko V.E., Kuzmin Y.V., Tiunov M.P., Voyta L.L, Burr G.S., 2020. Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 324. № 1. P. 124–145.

Semken H.A.Jr., Wallace S.C., 2002. Key to arvicoline ("microtine" rodent) and arvicoline-like first lower molars recovered from late Wisconsinan and Holocene archaeological and paleontological sites of eastern North America // Journal of Archaeological Science. V. 29. P. 23–31.

A COMPARATIVE MORPHOTYPIC ANALYSIS OF THE FIRST LOWER-ROOTED TEETH OF THE EASTERN VOLE, *ALEXANDROMYS FORTIS* (BÜCHNER 1889), OF ISLAND AND FOSSIL POPULATIONS IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST (PRIMORSKY KRAI)

M. A. Vinokurova[1], *, A. E. Gusev[1], M. P. Tiunov[1]

[1]*Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

**e-mail: vinmary@mail.ru*

The morphotypic variability of the anteroconid shape of the first lower molar of fossil and modern (both continental and insular populations) eastern voles (*Alexandromys fortis*) from the territory of Primorye (south of the Russian Far East) was analyzed. Morphotypic variability was considered based on the study of variations in the structure of the labial and lingual sides of the anterior unpaired loop and the structural features of the lingual reentrant angle 4. Using a combinatory matrix developed, 36 morphotypes of the structure of the unpaired anterior loop of the anteroconid m1 were revealed. At present, morphotype IIICa, which prevailed in the Late Pleistocene, has the highest occurrence on the continent. The features of the morphotypic composition of the m1 isolated populations of the eastern vole on the islands of Durnovo, De-Livron, Vera (Peter the Great Bay) are due to both the phenotypic and genotypic characteristics of the founders of the island populations. The original new habitat conditions must have initiated a high rate of evolution, released the hidden diversity, and increased the number of rare morphotypes.

Keywords: anteroconid, morphotypes, islands, fossils, Primorye, *Alexandromys fortis*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 2, с. 228–240

УДК 599.365:591.147

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ТЕСТОСТЕРОНА И ТИРОКСИНА У САМЦОВ БЕЛОГРУДОГО ЕЖА (*ERINACEUS ROUMANICUS*, ERINACEIDAE, EULIPOTYPHLA)

© 2022 г. М. В. Рутовская[a], *, М. Е. Диатроптов[a]

[a]*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия*

**e-mail: desmana@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.12.2020 г.
После доработки 05.07.2021 г.
Принята к публикации 10.07.2021 г.

Динамика концентрации тестостерона и тироксина в сыворотке крови 9 самцов белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*) была исследована в течение года при естественном сезонном цикле (зимой ежи были в состоянии гибернации в неотапливаемом помещении, летом в вольере 100 м^2, в условиях, приближенных к естественным). Взятие образцов крови проводили каждые 12 сут, концентрацию гормонов определяли в сыворотке крови методом иммуноферментного анализа. Концентрации тестостерона и тироксина имели четкую сезонную изменчивость. Максимальные значения тестостерона наблюдали сразу после весеннего пробуждения, затем через 2 нед регистрировали резкое снижение до среднего уровня, который поддерживался до конца июня. С августа до начала декабря обнаруживали следовые количества этого гормона. Статистически значимое повышение концентрации тестостерона по сравнению с осенним уровнем наблюдали с середины декабря. Динамика концентрации тироксина в некоторой степени повторяла изменения концентрации тестостерона, но с запаздыванием на 12–24 дня. Выявлено два коротких периода, когда на фоне снижения концентрации тестостерона наблюдали повышение концентрации гормонов щитовидной железы: через 12–20 дней после пробуждения, когда происходил переход от активного поиска полового партнера к активизации пищедобывательного поведения и умеренному набору веса, и в начале июля, по окончании репродуктивного сезона и при переходе к активному запасанию жира.

Ключевые слова: насекомоядные, сезонная динамика концентрации гормонов, лесные ежи

DOI: 10.31857/S0044513421120114

Белогрудый еж (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton 1900) относится к насекомоядным животным, обитающим в лесной зоне, и имеет выраженную годовую цикличность, обусловленную зимней спячкой. Зимняя спячка у лесных ежей (род *Erinaceus*) начинается в сентябре–ноябре, в зависимости от географической широты местности, погодных условий и степени запасания жира животного (Темботова, 1997; Кучерук, Карасёва, 1980). Заканчивается в марте–апреле, в зависимости от схода снегового покрова. Зимняя спячка характеризуется понижением температуры тела в среднем до 6.3 ± 0.4°C (Rutovskaya et al., 2019), замедлением сердцебиения (с 128–210 до 2–12 уд/мин) и снижением частоты дыхания (с 50 до 4–5 дыхательных актов в минуту) (Калабухов, 1985). Общая продолжительность сезона спячки составляет от 103 до 210 сут. Во время спячки отмечены периодические пробуждения (периоды нормотермии), во время которых зверьки разогреваются до 32–34°C (Rutovskaya et al., 2019). Во время спячки у ежей останавливается развитие сперматозоидов на стадии первичных сперматоцитов (Allanson, 1934; Saure, 1969). Реактивация семенников возобновляется с середины гибернации (Saboureau, Peyre, 1970), а активная деятельность половых желез – через некоторое время после пробуждения (Калабухов, 1985).

Период гона начинается сразу после выхода животных из зимней спячки (Кучерук, Карасёва, 1980). Для ежей характерен промискуитет. Процесс спаривания у них занимает 3–10 мин. После успешного спаривания самец не охраняет самку от повторных спариваний с другими самцами. Поэтому за сезон размножения самка, как и самец, может спариваться с большим числом разных партнеров (Reeve, 1994).

Выводки рождаются в начале лета, но при потере выводка самка может снова прийти в эструс и будет покрыта (Огнев, 1928). Однако выживаемость ежат из поздних выводков на севере ареала

может быть низкой, поскольку для успешной спячки они должны успеть набрать необходимый вес (Карасева и др., 1979). При этом на юго-западе Франции обычны два успешных помета в год (Saboureau, Castaing, 1985).

Сезонность размножения и гетеротермия сопровождаются изменением концентрации стероидных и тиреоидных гормонов в плазме крови. Пик концентрации тестостерона у европейских ежей (*Erinaceus erinaceus*) отмечен в феврале–марте, затем концентрация гормона плавно снижается к июлю, а резкое снижение до следовых количеств наблюдается в августе (Fowler, 1988). Пик концентрации тироксина у самцов приходится на апрель–июль (Fowler, 1988). Фоулер (Fowler, 1988), сравнивая результаты, полученные на европейских ежах, содержащихся в Шотландии на 57° с.ш., с подобными данными из Франции на 46° с.ш., отмечал, что в более северных районах высокий уровень концентрации тестостерона держится на 2 мес меньше, а подъем и спад его концентрации происходят на месяц раньше и позже соответственно. Поздняя реактивация и ранняя инволюция семенников связаны с более коротким летом на 57° с.ш., а период сперматогенеза короче (Saboureau, Boissin, 1978; Saboureau, Dutourné, 1981; Fowler, 1988). Годовые циклы тироксина в плазме крови европейских ежей были схожи на двух широтах (Saboureau, Boissin, 1978). Однако, как и в случае с тестостероном, концентрация тироксина начинала снижаться раньше (с сентября по январь), чем на юго-западе Франции (с октября по январь), а пиковые уровни наблюдали на 2 мес позже. На обеих широтах концентрации тестостерона и тироксина в плазме крови тесно коррелировали между собой. Годовой цикл тестостерона коррелировал ($r < 0.001$) с фотопериодом, и только июльские значения (конец сезона размножения) не имели от него прямую зависимость (Fowler, 1988). Корреляцию концентраций тестостерона в плазме крови европейского ежа с продолжительностью светового дня отмечал и Омари с коллегами (Omari et al., 1989).

В филогенетическом отношении белогрудый еж близок европейскому ежу и может образовывать с ним гибриды (Банникова и др., 2003; Bogdanov et al., 2009). Белогрудый еж активно распространяется к северу, вытесняя европейского: в начале XX века северная граница ареала белогрудого ежа совпадала с южной границей ареала европейского (Огнев, 1928). К концу XX века–началу XXI века ареал белогрудого ежа расширился до северных границ Белоруссии, а также в Костромскую и Кировскую области (Гуреев, 1979), а на востоке появился в Мордовии (Андрейчев и др., 2010). На западе белогрудый еж образовал две зоны симпатрии с европейским ежом (Bolfíkova, Hulva, 2012). В середине XX веке в Московской обл. отмечали только европейского ежа, но в настоящее время по большей ее части распространился белогрудый еж, образовав зону симпатрии и гибридизации с европейским ежом (Банникова и др., 2010; Zolotareva et al., 2021).

Причины этого явления можно искать как в изменении экологических условий, так и в особенностях поведения и социальной структуры лесных ежей. Данных о социальной структуре и поведении этих видов недостаточно. Есть отдельные исследования по агрессивному поведению европейского ежа (Лозан, 1978), его оборонительному поведению (Morris, 1997). Работы по распространению, передвижению и социальной структуре представлены в основном по результатам радио прослеживания за европейским ежом. Показано, что участки обитания самцов и самок частично перекрываются (Morris, 1997), но агрессивные взаимодействия между ежами редки, чаще всего ежи избегают контактов (Reeve, 1994).

Для самцов белогрудого ежа, напротив, характерны мягко-агрессивные контакты. Для самок – опознавательные. Белогрудые ежи могут скапливаться на небольшой территории с высокой плотностью (18 особей на 1 га), в то время как для европейского ежа высокой плотностью считается уже 2.5 особи на 1 га (Morris, 1997). Высокая плотность белогрудого ежа предполагает высокую социальную активность. В отличие от европейского, белогрудый еж охотно вступал во взаимодействия: была отмечена высокая степень толерантности и персонификации взаимодействий особей, без установления ясно выраженных иерархических отношений (Берлизов и др., 2008).

Все работы по сезонной динамике уровня стероидных и тиреоидных гормонов были проведены на европейском еже (Saboureau, Boissin, 1978; Saboureau, Dutourné, 1981; Dutourné, Saboureau, 1983; Fowler, 1988). Аналогичных данных по белогрудому ежу нет. Однако в связи с высокой социальной активностью и толерантностью белогрудых ежей, что позволяет им активно расширять свой ареал, замещая европейского ежа, гормональная регуляции их поведения и обмена веществ может иметь свои особенности, в том числе в сезонной динамике концентраций гормонов.

Цель настоящей работы – определить годовой цикл изменения концентрации тестостерона и тироксина в сыворотке крови у белогрудого ежа в связи с сезонной половой активностью самцов и изменениями обмена веществ и сравнить с аналогичными данными по европейскому ежу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на научно-экспериментальной базе “Черноголовка” ИПЭЭ РАН с использование коллекции животных и оборудования

Таблица 1. Число животных, использованных в разных экспериментах и условия их содержания

№ группы	Задача исследования	Период наблюдений	Число животных	Место зимовки	Частота взятия крови
1	Основная: изучение годового цикла гормонов	6.04.2018–6.04.2019	9	Помещение	12 сут
2	Проверка влияния на уровень тестостерона частых искусственных пробуждений	Зима 2018–2019	3	Помещение	36 сут
3	Проверка влияния на уровень тестостерона зимовки в помещении	Зима 2019–2020	6	Открытая вольера	Только два раза: 27.11.2019 и 20.01.2020

ЦКП “Живая коллекция диких видов млекопитающих” в 2018–2020 гг. Все ежи были отловлены в Спасском р-не Рязанской обл. Исследования годового цикла концентрации гормонов и массы тела проведены на 9 половозрелых самцах белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton 1900) (табл. 1, группа 1). В летний период ежей содержали в вольере общей площадью 100 м^2. Ежедневно ежи получали сырой куриный фарш (мышечная ткань и кости) с добавлением сырого яйца. Вода была в свободном доступе постоянно. С осени до весны животные, у которых регулярно брали образцы крови, зимовали в неотапливаемом помещении, в котором не допускали падение температуры воздуха ниже нуля, подключая при необходимости электрические обогреватели. Ежей содержали в отсеках площадью 1 м^2 при естественном освещении. В качестве подстилки использовали опилки, в качестве гнездового материала – сено. В зимний период все ежи находились в состоянии гибернации, которое контролировали как визуально – животные не демонстрировали ночную активность, так и с помощью термонакопителей (логгеров). Всем животным внутрибрюшинно были имплантированы логгеры ДТН3-28 (ЭМБИ РЕСЕРЧ, Новосибирск) (Петровский и др., 2008). Имплантацию осуществляли под наркозом препаратом “Золетил” (Франция), в дозе 15–20 мкг/кг веса. Животные уходили в спячку с 8 сентября по 4 декабря, а выходили из нее с 27 февраля по 10 апреля. Ежи выходили из состояния спячки естественным образом, им начинали давать корм, когда они демонстрировали ночную активность вне гнезда.

Процедура взятия крови у всех животных была приурочена к суточному пику показателя тестостерона в период с 15:10 до 16:30 (Rutovskaya et al., 2020), а также к 4- и 12- дневному циклу инфрадианного ритма (Диатроптов и др., 2014; Rutovskaya et al., 2020). Концентрация тестостерона у ежей имеет высокоамплитудные колебания: показатели в акрофазе и батифазе различаются в 2–4 раза (Rutovskaya et al., 2020). Следовательно, при взятии крови на анализ не в период акрофазы концентрация тестостерона может быть очень низкой и может не отражать реальный индивидуальный уровень этого гормона.

Взятие крови проводили из поверхностных вен бедра в количестве около 0.5 мл в пробирки Эппендорфа под наркозом того же препарата “Золетил”, но в дозе 10 мкг на 1 кг веса животного. Процесс взятия крови продолжался не более 7–10 мин. Кровь центрифугировали через 30 мин после взятия при 300 g дважды в течение 15 мин. Полученную сыворотку хранили не более месяца при температуре –20°C.

В зимний период во время спячки, перед взятием крови ежей заносили в теплое помещение, и перед процедурой массировали конечности для возобновления кровообращения. Процедура взятия крови могла приводить к кратковременному пробуждению животного.

С целью оценки влияния в период гибернации частых (1 раз в течение 12 сут) искусственных пробуждений, вызванных процедурой взятия крови, на сроки начала увеличения концентрации тестостерона параллельно с основной группой животных (табл. 1, группа № 1) была использована контрольная группа животных из 3 особей (табл. 1, группа № 2), образцы крови у которых брали 1 раз в течение 36 дней. Как видно на рис. 1, достоверных различий в уровне тестостерона у исследованных групп не выявляется. Во все временны́е точки исследования, когда уже наблюдается рост концентрации тестостерона, медиана этого показателя не отличается от основной группы (для 8 ноября $p = 0.97$, $z = 0.02$; для 14 декабря $p = 0.89$, $z = -0.12$; для 20 января $p = 0.52$, $z = -0.64$; для 13 февраля $p = 0.30$, $z = -1.01$, критерий Манна–Уитни).

Также для проверки влияния многократных искусственных пробуждений и зимовки в помещении на время начала сезонного повышения концентрации тестостерона и его уровень зимой 2018–2019 г. мы двукратно провели взятие крови у ежей, зимующих в условиях, максимально при-

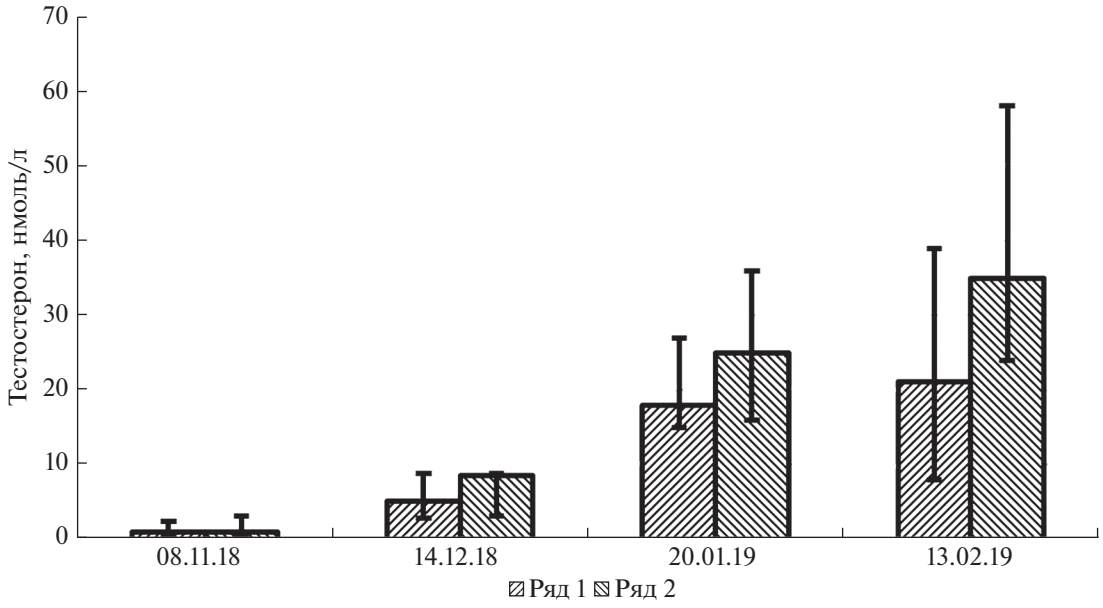

Рис. 1. Концентрация тестостерона в сыворотке крови у самцов ежей двух групп: Ряд 1 – группа (n = 9), взятие крови у которой проводили каждые 12 суток, Ряд 2 – группа (n = 3), взятие крови у ежей из которой проводили каждые 36 суток. Планки погрешностей отражают интерквартальный размах (25–75%).

ближенных к естественным (табл. 1, группа № 3). Животные этой группы (n = 6) зимовали в вольерах 100 м^2, в искусственных укрытиях, расположенных ниже уровня почвы на 40–50 см, с сеном в качестве гнездового материала, слоем лапника сверху укрытия и под естественным снеговым покровом. У этих 6 особей взятие крови проводили дважды – 27 декабря 2019 и 20 января 2020 г., для чего животных выкапывали из-под снега, а после процедуры возвращали в укрытия и засыпали снегом. Показатели концентрации тестостерона у этой группы животных 27 декабря 2019 составляли 6.8 (3.0–15.4) нмоль/л (здесь и далее: Me (25%–75%)), а 20 января 2020 – 15.1 (10.3–23.4) нмоль/л. Полученные результаты не отличались от показателей основной группы животных (группа № 1, n = 9), которые зимовали в неотапливаемом помещении и подвергал каждые 12 дней процедуре взятия крови, концентрация тестостерона у этих особей основной группы 27 декабря 2018 и 20 января 2019 составила 5.0 (4.6–5.2) нмоль/л и 18.0 (15.0–27.1) нмоль/л, соответственно (p = 0.74, z = –0.32 и p = 0.81, z = 0.20, критерий Манна–Уитни). На основании этого можно сделать вывод, что многократные искусственные пробуждения, вызванные процедурой взятия крови, не влияют на время начала сезонного повышения концентрации тестостерона и его уровень.

Мы не исключаем возможного влияния на концентрацию гормонов процедуры отогревания гибернирующего животного и массирования его конечности для возобновления кровообращения, необходимого при взятии крови. Однако начиная с середины декабря по середину января у животных, момент взятия крови у которых случайно приходился на кратковременное состояние нормотермии, концентрация тестостерона была примерно в два раза выше 16.7 (12.3–24.5) нмоль/л, чем у насильно пробуждаемых животных 8.8 (3.4–10.3) нмоль/л (p = 0.012, z = 2.48 критерий Манна–Уитни, число случаев взятия проб при нормотермии 8, а гипотермии – 31). Следовательно, если искусственное пробуждение животного и влияет на концентрацию гормонов, то в очень незначительной степени.

Концентрацию тестостерона и тироксина в сыворотке крови определяли методом иммуноферментного анализа, используя наборы “НВО Иммунотех”, Россия. Чувствительность метода определения тестостерона составляла 0.18 нмол/л, кросс-реактивность антител к 5-дигидротестостерону – 9%, к 11-гидрокситестостерону – 1%, 5-андростендиолу – 1% и менее чем 0.1% к другим стероидам. Чувствительность набора для определения общего тироксина – 5 нмоль/л, перекрестная реакция с трийодтиронином – 0.9%, тирозином – 0.001%. Концентрацию гормонов определяли в дублях и для дальнейшего анализа использовали их среднее значение. Если показатели концентрации дублей различались более чем на 5%, выполняли повторное определение. Регистрацию цветной реакции проводили при помощи многоканального ИФА ридера ANTHOS 2010, Австрия.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программного пакета Statistica Ultimate Academic 13 for Windows En. Учитывая характер распределения данных и небольшое число исследуемых животных ($n = 9$), использовали методы непараметрической статистики. Полученные данные выражали в виде медианы и интерквартильных размахов Me (25–75%). Для множественного сравнения использовали критерий Фридмана (Friedman ANOVA), использующийся для связанных выборок. Также было проведено множественное сравнение методом скользящего окна протяженностью в 2 месяца. Анализируемый временно́й интервал, равный 60 суткам включал в себя данные по 6 смежным точкам исследования, заключающим в себя пять 12-суточных отрезков (12 сут × 5 сут = 60 сут). Последовательно анализировали двухмесячные участки с шагом 1 мес: апрель–май, май–июнь, июнь–август, август–сентябрь, сентябрь–октябрь, октябрь–декабрь, декабрь–январь, январь–февраль, февраль–март. Участок март–апрель, включающий в себя данные полученные в разные годы, анализу не повергали. В случае сравнения двух не связанных групп значений использовали непараметрический тест Манна–Уитни (сравнение опыт/контроль). С целью выявления корреляционных связей рассчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Работу с животными проводили согласно рекомендациям национального стандарта по принципам надлежащей лабораторной практики Российской Федерации ГОСТ 3 53434–2009, причем было получено положительное заключение Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН № 14 от 15.01.2018 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тестостерон. Концентрация тестостерона в сыворотке крови имела четкую сезонную изменчивость (Friedman ANOVA df = 29, T = 111.5, $p < 0.0001$, здесь и далее число особей равно 9). Изменения уровня гормонов, выявленные методом скользящего окна, представлены в табл. 2. Максимальные значения тестостерона наблюдали сразу после весеннего пробуждения животных 59.1 (32.2–68.0) нмоль/л (здесь и далее: Me (25%–75%)). К концу апреля концентрация тестостерона достоверно снижалась и к концу июня уровень тестостерона был стабильным и составлял 13.8 (8.0–24.6) нмоль/л. Значимое снижение концентрации тестостерона отмечено в начале июля с 16.7 (7.7–27.8) до 0.76 (0.6–6.6) нмоль/л. В период с начала августа по ноябрь уровень тестостерона значимых изменений не имел, и мы обнаруживали следовые количества гормона 0.9 (0.6–1.8) нмоль/л (рис. 2). Статистически значимое повышение концентрации гормона наблюдали с середины декабря: 2 декабря 1.7 (0.9–2.8) нмоль/л, а 14 декабря 5.1 (2.8–8.8) нмоль/л. В период 20 января–13 февраля, когда животные находились в спячке, концентрация тестостерона составляла 21.1 (12.1–37.0) нмоль/л. В период пробуждения от спячки (26 февраля – 7 марта) концентрации тестостерона увеличилась до 61.7 (30.0–66.4) нмоль/л. В период с 26 марта по 7 апреля концентрация тестостерона резко упала и составила 15.0 (9.1–17.0) нмоль/л (табл. 2).

В 2018 г. выход ежей из спячки отмечался в последних числах марта–начале апреля, а в 2019 – в начале марта, поэтому нам удалось установить, что максимальный уровень тестостерона у ежей связан не с определенной календарной датой, а со временем пробуждения от спячки. Последующее снижение концентрации тестостерона также связано не с календарной датой, а с продолжительностью периода после пробуждения. Так, в 2019 г. по сравнению с 2018 г. ежи пробудились примерно на 24 сут раньше и снижение концентрации тестостерона у ежей в 2019 г. наблюдали также на 24 дня раньше.

Тироксин. Динамика концентрации в сыворотке крови тироксина, как и тестостерона, имела выраженные сезонные изменения (Friedman ANOVA df = 29, T = 113.6, $p < 0.0001$) (рис. 3). Концентрация тироксина имела статистически значимый максимум в конце апреля–начале мая. Максимальные концентрации тироксина весной как 2018, так и 2019 гг. наблюдали на 12–20 дней позже, чем тестостерона. Затем к середине мая показатели достоверно снижались и составляли 71.5 (51.8–105.5) нмоль/л, а затем значимо повышались по 15 августа и оставались на уровне 87.5 (73.4–117.3) нмоль/л. Резкое снижение концентрации тироксина наблюдали с середины августа к началу сентября – 44.4 (21.4–72.2) нмоль/л и следующее резкое понижение концентрации тироксина наблюдали к середине октября (2 октября 32.9 (20.7; 38.3), а 14 октября 13.6 (2.0–23.7) нмоль/л). Минимальное значение концентрации тироксина отмечали с 27 октября по 20 января, и оно составило 11.2 (5.5–13.0) нмоль/л. С 20 января, за месяц до окончания гибернации, концентрация тироксина постепенно, но достоверно повышалась и в период окончания спячки составила 23.8 (23.0–44.6) нмоль/л, только через 10 дней после окончания спячки резко увеличивалась и достигала уровня 70.6 (59.3–96.6) нмоль/л (26 февраля 23.8 (23.0–44.6) нмоль/л, а 7 марта 70.6 (59.3–99.6) нмоль/л.

Масса тела. Сразу после зимовки медиана массы тела животных составляла 808 (716–879) г. Резкое увеличение массы тела ежей наблюдали в период с середины апреля по середину мая, когда ежи начинали активно кормиться. Затем, до середины июля, вес животных держался на стабиль-

Таблица 2. Коэффициенты значимости различий показателей концентрации тестостерона и тироксина в сыворотке крови белогрудых ежей при множественном сравнении анализируемого двухмесячного интервала

Временно́й интервал	df	Концентрация тестостерона		Концентрация тироксина	
		T	*p*	T	*p*
Апрель–май	5	14.3	**0.014**	10.6	**0.031**
Май–июнь	5	5.7	0.33	10.1	0.072
Июнь–июль	5	14.7	**0.011**	4.6	0.45
Июль–август	5	9.9	0.088	12.1	**0.034**
Август–сентябрь	5	4.1	0.54	21.3	**0.001**
Сентябрь–октябрь	5	8.3	0.14	16.5	**0.005**
Октябрь–ноябрь	5	3.7	0.29	10.1	0.07
Ноябрь–декабрь	5	12.6	**0.027**	2.6	0.76
Декабрь–январь	5	16.9	**0.005**	4.5	0.34
Январь–февраль	5	16.6	**0.005**	22.0	**0.001**
Февраль–март	5	8.4	0.13	12.3	**0.015**

Примечания. Двухмесячный интервал включал в себя данные по пяти смежным временны́м точкам (12 сут × 5 сут = 60 сут) по критерию Фридмана ANOVA.
* Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

ном уровне 1250–1320 г. Начиная с середины июля, масса ежей начала резко повышаться и достигла своего максимума 1600 г в середине августа. После этого масса тела стала снижаться вплоть до середины октября. Этот временно́й интервал характеризовался снижением активности

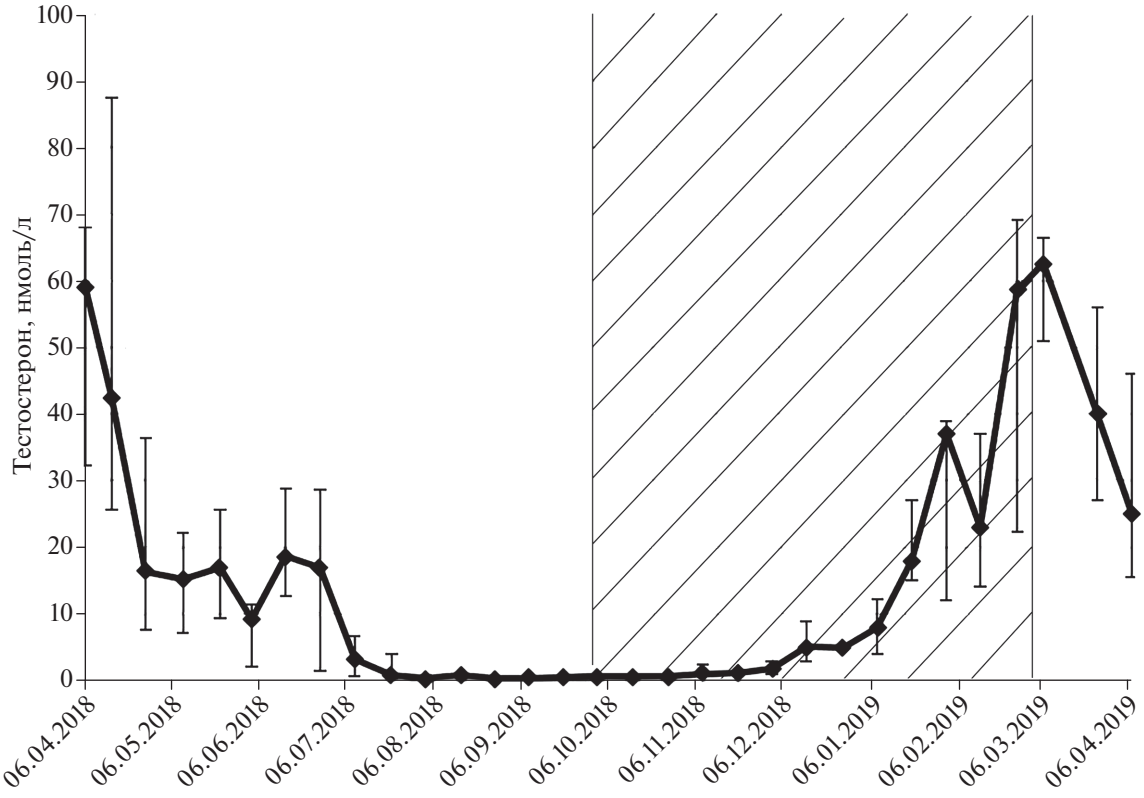

Рис. 2. Годовая динамика концентрации тестостерона в сыворотке крови самцов белогрудых ежей ($n = 9$) с апреля 2018 по апрель 2019. Планки погрешностей отражают интерквартальные размахи (25–75%). Заштрихованная область – период гибернации ежей.

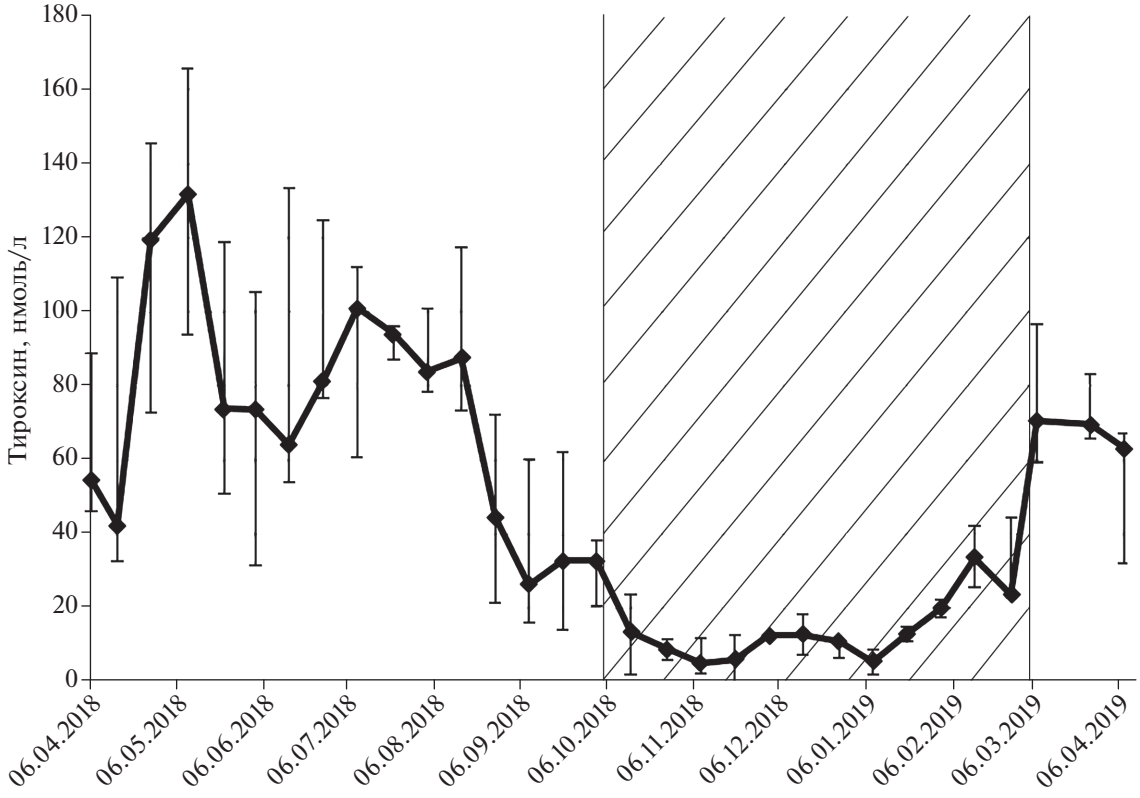

Рис. 3. Годовая динамика концентрации тироксина в сыворотке крови самцов белогрудых ежей (n = 9) с апреля 2018 по апрель 2019. Планки погрешностей отражают интерквартальные размахи (25–75%). Заштрихованная область – период гибернации ежей.

ежей и началом зимней спячки с кратковременными понижениями температуры и длительными периодами нормотермии. В период глубокой спячки с длительными снижениями температуры и короткими периодами нормотермии масса ежей снижалась незначительно. Резкое снижение массы тела начиналось с начала февраля, когда периоды нормотермии снова становились более длительными. Резкое увеличение массы тела отмечено с начала марта (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонные изменения концентрации тестостерона у самцов белогрудых ежей сходны с таковыми у европейского ежа (Omari et al., 1989; Fowler, 1988), у которого как на юге Франции (46° с.ш.), так и в более северных районах в Шотландии (57° с.ш.) повышение концентрации тестостерона начинается во время глубокой спячки в декабре. Пик концентрации тестостерона у самцов белогрудых ежей приходился на март (2019 г.) или апрель (2018 г.), что зависело от начала активности ежей. Повышение уровня тестостерона у европейского ежа коррелирует с развитием семенников, увеличением их массы, объема и началом интенсивного сперматогенеза, хотя зрелых сперматозоидов в это время еще не наблюдается (Saboureau, Dutourné, 1981). Пик концентрации тестостерона в крови у европейского ежа связан с выходом из спячки и активным гоном, о чем свидетельствует на 2 мес более короткий пик уровня тестостерона в плазме крови ежей, живущих севернее (Saboureau, Boissin, 1978; Saboureau, Dutourné, 1981). С апреля по август–сентябрь концентрация тестостерона в крови белогрудых ежей ниже практически в 4 раза, по сравнению с концентрацией гормона весной, однако остается на более высоком уровне, чем в начальный период спячки и подготовки к спячке. Это характерно и для европейского ежа (Omari et al., 1989; Fowler, 1988), и для южноафриканского лесного ежа (*Atelerix frontalis*) (Colf, Aarde, 1992), у которого динамика концентрации тестостерона в крови сходна с таковой у европейского и белогрудого ежей, однако сдвинута на 6 месяцев, поскольку этот еж живет в южном полушарии земли. Высокий уровень тестостерона в крови у самцов белогрудых ежей в середине лета, по-видимому, поддерживает активность тестикул и возможность самцов покрыть самок, которые либо потеряли первый выводок, либо поздно пришли в эструс.

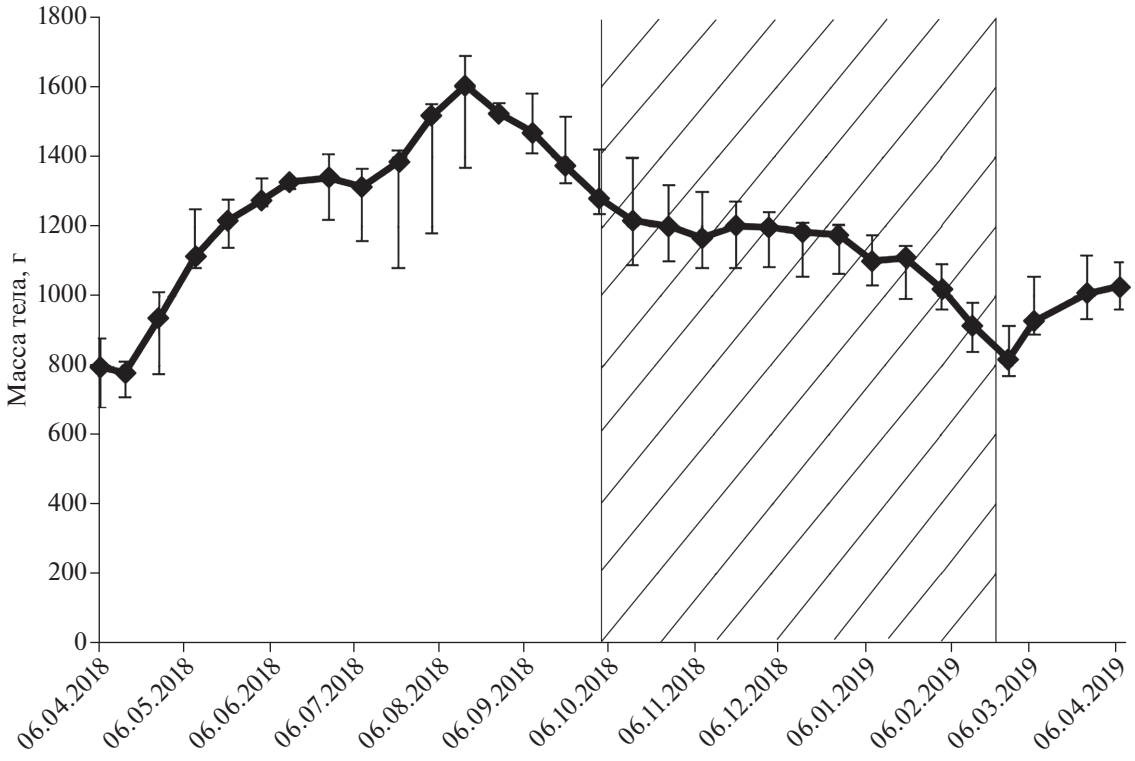

Рис. 4. Годовая динамика массы тела самцов белогрудых ежей ($n = 9$) с апреля 2018 по апрель 2019. Планки погрешностей отражают интерквартальные размахи (25–75%). Заштрихованная область – период гибернации ежей.

Повышением уровня тестостерона характеризуются многие виды зимоспящих млекопитающих только после окончания спячки: соня полчок (*Glis glis*) (Jallageas, Assenmacher, 1983), восточный бурундук (*Tamias striatus*) (Scott et al., 1981), летучие мыши, например рыжая вечерница (*Nyctalus noctula*) (Racey, 1974), суслик Уинта (*Spermophilus armatus*) (Ellis et al., 1983), золотистый суслик (*Spermophilus lateralis*) (Barnes et al., 1988) и лесной сурок (*Marmota monax*) (Concannon et al., 1989). Другие виды – европейский суслик (*Spermophilus citellus*) (Strauss et all., 2008), садовая соня (*Eliomys quercinus*) (Ambid, Berges, 1981), хомяк Брандта (*Mesocricetus brandti*) (Darrow et al., 1987) – демонстрируют повышение концентрации тестостерона за 1–2 мес до окончания периода гибернации. Ежи являются облигатными гибернаторами, у которых концентрация тестостерона повышается с середины декабря, т.е. за 2–3 месяца до окончания спячки. Таким образом, у разных видов облигатных гибернаторов начало повышения концентрации тестостерона наблюдается в разное время относительно пробуждения.

Было высказано предположение, что тестостерон играет определенную роль в прекращении спячки и препятствует впадению в торпор после окончания гибернации (Darrow et al., 1987; Barnes et al., 1988). Интересными представляются данные по изучению влияния тестостерона на спячку у хомяка Брандта. У этих животных концентрация тестостерона начинает повышаться задолго до пробуждения и, вероятно, определяет продолжительность зимней спячки (Hall, Goldman, 1980). Гонадэктомированные хомяки проводили в спячке по 8–9 месяцев, тогда как обычно она длится около 6 мес, и, напротив, импланты, содержащие тестостерон, вызывали досрочное пробуждение животных (Hall et al., 1982).

Сокращение продолжительности баутов гибернации и увеличение периода нормотермии (Rutovskaya et al., 2019) у ежей наблюдаются только в феврале. В этот период отмечено и начало повышения концентрации тироксина. Уровень тестостерона значительно повышается уже в январе. Вероятно, сокращение продолжительности баутов гибернации и увеличение периодов нормотермии определяются повышением концентрацией тироксина. Однако уменьшение длительности баутов гибернации и увеличение длительности нормотермии могут быть вызваны и дальнейшим увеличением концентрации тестостерона до эффективного уровня. Искусственное увеличение уровня тестостерона подавляет гибернацию у золотистых сусликов (Lee et al., 1990), хотя и не может полностью препятствовать их впадению в спячку.

Барнес с коллегами (Barnes et al., 1988) также отмечал, что рост концентрации тестостерона не коррелирует с ростом семенников после выхода из спячки, и поэтому тестостерон, видимо, играет основную роль в регуляции полового и агрессивного поведения. У некоторых видов, например у американского суслика (*Spermophilus parryi*) (Barnes, 1996) калифорнийского суслика (*Spermophilus beecheyi*) (Holekamp, Talamantes, 1992), садовой сони (Ambid, Berge, 1981), есть второй пик тестостерона в июле–августе, что связывают с агрессивным поведением самцов во время расселения молодых особей (Barnes, 1996; Holekamp, Talamantes, 1992). У ежей повторного пика концентрации тестостерона в конце лета не отмечено, как и у некоторых грызунов, например у суслика каскадных гор (*Spermophilus saturates*) (Barnes, 1996), суслика Уинта (LeGrande et al., 1983), что возможно связано с особенностями их социальной структуры. Так, у ежей распадение выводка происходит практически сразу после окончания молочного вскармливания и это не сопровождается демонстрацией агрессивного поведения молодых ежей (Morris, 1997; Reeve, 1994). У летучих мышей пик уровня тестостерона приходится на август перед началом спячки, но у них это связано, по-видимому, с подготовкой к спариванию во время спячки (Gustafson, Shemesh, 1976).

Динамика концентрации тироксина у самцов белогрудых ежей схожа с таковой у европейского ежа (Fowler, 1988). Повышение уровня тироксина начинается с конца февраля, примерно за месяц до выхода ежей из спячки, однако пик концентрации гормона мы отмечаем в мае–июле, когда основное время гона проходит и у самцов начинается период нажировки. Ежегодные циклы изменения концентрации тироксина в плазме крови европейских ежей были сходными в Шотландии и на юге Франции (Saboureau, Boissin, 1978), хотя и разными по длительности (на севере – с сентября по январь, на юге – с октября по январь). Однако важно, что на обеих широтах концентрации тестостерона и тироксина в плазме крови ежей положительно коррелировали. Положительная корреляция концентрации в крови тестостерона и тироксина на протяжении всего годового цикла была выявлена и у сони полчка (Jallageas, Assenmacher, 1983). Экспериментальные исследования групп тироидэктомированных животных и особей, получающих дополнительно тироксин, показали, что стимулирующее влияние щитовидной железы на уровень половых гормонов наблюдается не на всем протяжении годового цикла, а только в отдельные его периоды (Jallageas et al., 1992).

В отличие от тестостерона, высокий уровень которого отрицательно влияет на возможность ухода в спячку, уровень тироксина в крови ежей в период подготовки к спячке и во время самой спячки сохраняется на пониженном, но не нулевом уровне. Такая концентрация тироксина обеспечивает поддержание метаболизма гибернирующего животного. Относительно высокий уровень тироксина во время спячки также отмечен у суслика Ричардсона (*Spermophilus richardsoni*) (Demeneix, Henderson, 1978) и лесного сурка (Young et al., 1979). Возможно, и для ежей в это время тироксин особенно важен для регуляции температуры при периодическом пробуждении и возврате к нормотермии на короткий срок (Rutovskaya et al., 2019).

Интересно сопоставить динамику уровня исследованных гормонов с массой тела животных. Сразу после пробуждения, в период максимальных значений уровня тестостерона масса животных либо снижалась (февраль 2019 г.), либо оставалась примерно на одном уровне (6–15 апреля 2018 г.). Животные быстро набирали массу при резком увеличении концентрации тироксина. В конце мая–начале июня, на фоне стабильного среднего уровня тироксина масса животных также стабилизировалась. С 10-х чисел июля, когда концентрация тестостерона резко снизилась до фоновых значений, а уровень тироксина вырос, животные снова начали набирать массу. С 15 августа на фоне постепенного снижения уровня тироксина масса тела ежей также снижалась, что наблюдали до середины октября, когда концентрация тироксина достигла своего минимального значения. В период глубокой спячки у ежей наблюдали минимальные потери массы тела на фоне низкого уровня тироксина. С начала февраля концентрация тироксина стала повышаться и одновременно увеличились потери массы тела ежей, что, вероятно, связано с увеличением уровня метаболизма. В марте при значительном увеличении уровня тироксина ежи стали набирать массу, вероятно, за счет стимуляции аппетита. Таким образом, в осенне-зимний период на фоне низкого уровня тироксина потеря массы тела минимальна, тогда как более высокие концентрации тироксина вызывают более быструю потерю массы. В этот период корреляция между концентрацией тироксина в сыворотке крови и потерей веса животных достоверна ($r = 0.72$, $p = 0.005$).

Динамика концентрации тироксина в некоторой степени повторяет изменения концентрации тестостерона, но с запаздыванием на 12–24 дня. Корреляции между показателями тестостерона и сдвинутыми на 12 или 24 сут назад относительно него значениями концентрации тироксина достоверна ($r = 0.36$, $p = 0.047$ и $r = 0.54$, $p = 0.002$ соответственно). Через 2–3 нед после пробуждения в период резкого снижения уровня тестостерона наблюдается увеличение до максимальных значений концентрации тироксина. Также в июле сезонное резкое снижение уровня тестостерона в крови совпадает по времени с локальным максимумом концентрации тироксина. Оба этих мо-

мента являются ключевыми в сезонном половом цикле. Первый момент заключается в переходе от активного поиска полового партнера к активизации пищедобывательного поведения и умеренного набора веса после зимней спячки при поддержании репродуктивной способности. Второй момент – окончание репродуктивного сезона и переход к активному жироотложению. В эти периоды на фоне снижения концентрации тестостерона наблюдается повышение уровня гормонов щитовидной железы. Такие вре́менные реципрокные взаимоотношения между тестостероном и тироксином нами отмечены благодаря частому (1 раз в течение 12 сут) взятию образцов крови.

Гормоны щитовидной железы играют решающую роль в координации сезонных состояний. У скворцов *Sturnus vulgaris* и овец *Ovis aries* увеличение фотопериода вызывает увеличение гонад, но длинный фотопериод вызывает окончание размножения. Однако удаление щитовидной железы предотвращает прекращение размножения, определяемое длинным фотопериодом (Wieselthier, Van Tienhoven, 1972; Dardente, 2012). На джунгарских (сибирских) хомячках *Phodopus sungorus* было показано, что помещенные в срединно-базальный гипоталамус микроимпланты, выделяющие Т3 (трийодтиронин), препятствуют инактивации гонадотропной функции, обусловленной коротким фотопериодом (Barrett et al., 2007). Импланты Т3 также вызывают отсутствие таких феноменов, как: сезонное снижение аппетита, потеря веса и способность впадать в торпор (Murphy et al., 2012). Даже у не сезонных животных – крыс *Rattus norvegicus* – инъекции Т3 в область срединно-базального гипоталамуса стимулируют аппетит (прием пищи) и вызывают увеличение веса (Kong et al., 2004). Нужно отметить, что ежедневные подкожные инъекции Т3 хомячкам, подвергшимся воздействию короткого фотопериода, приводят к отмене эффектов действия короткого фотопериода (снижение аппетита, потеря веса и способность впадать в торпор) (Freeman et al., 2007). У птиц введение больших доз тироксина вызывает преждевременное прекращение размножения и начало послебрачной линьки (Дольник и др., 1982). Большинство эндокринных систем свертываются перед спячкой, а нормально функционировать начинают перед окончанием спячки. Но те гибернаторы, у которых повышена активность эндокринных систем, особенно щитовидной железы, либо не уходят в спячку, либо спячка у них становится короче (Popovic, 1960).

Регуляцию сезонных изменений концентраций гормонов многие авторы традиционно связывают с сезонным изменением фотопериода (Saboureau, 1981). Омари с коллегами (Omari et al., 1989) отмечал, что у ежей концентрация лютеинизирующего гормона (ЛГ) повышается с декабря по февраль, следуя параллельно с увеличением уровня тестостерона. Резкое снижение концентрации ЛГ наблюдается в августе. Учитывая, что в период спячки у ежей нет световых ориентиров времени года, возможно, реактивация гонад у ежей происходит через определенное время после резкого снижения концентрации тестостерона в июле–августе, а основным синхронизатором годового цикла является снижение продолжительности фотопериода. Однако у зимоспящих млекопитающих выявлен эндогенный годовой цикл потребления пищи, массы тела и обмена веществ, который проявляется при постоянном фотопериоде и стабильной температуре среды (Davis, 1976; Ward, Armitage, 1981). Таким образом, сезонный цикл ЛГ у ежа может быть эндогенным и может регулироваться внешними (например, фотопериодом, температурой) факторами. Чтобы установить, так ли это, необходимо проведение экспериментов по определению влияния фотопериода на продолжительность репродуктивного периода ежей и выявлению связи времени реактивации гонад в зависимости от момента их инактивации.

Таким образом, тиреоидные гормоны интегрируют и координируют сезонные физиологические изменения, в том числе прекращение размножения и адаптивное накопление жировых запасов, что подтверждают и наши данные. Выявленные в настоящей работе закономерности показывают, что сезонные репродуктивные, поведенческие и метаболические программы у ежей, также как у других млекопитающих, впадающих в спячку, скоординированы, а тиреоидные гормоны играют ключевую роль в их контроле (Hanon et al., 2009; Dardente et al., 2014). Динамика уровня исследуемых гормонов у европейского и белогрудого ежей сходна, что, видимо, допускает межвидовую гибридизацию.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИПЭЭ РАН “Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных” АААА-А18-118042690110-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрейчев А.В., Кузнецов В.А., Лапшин А.С., 2010. Еж белогрудый в фауне млекопитающих Мордовии // Фундаментальные науки и практика. Т. 1. № 3. Сборник научных работ с материалами трудов 2-й международной телеконференции. Томск. С. 55.

Банникова А.А., Лебедев В.С., Рутовская М.В., Хляп Л.А., Рожнов В.В., 2010. Генетическая идентификация и гибридизация обыкновенных ежей Центральной России // Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация. Материалы конференции 12-17 мая 2010 г. Петергоф. С. 9.

Банникова А.А., Крамеров Д.А., Василенко В.Н., Дзуев Р.И., Долгов В.А., 2003. Полиморфизм ДНК ежей рода *Erinaceus* и политипичность таксона *E. concolor* (Insectivora, Erinaceidae) // Зоологический журнал. Т. 82. № 1. С. 1–11.

Берлизов А.В., Рутовская М.В., Рожнов В.В., 2008. Социальное поведение самцов белогрудого ежа в экспериментальных условиях // Молодежная конференция "Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых". М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 54–60.

Гуреев А.А., 1979. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2. Насекомоядные. Труды ЗИН АН СССР. Л.: Наука. 502 с.

Диатроптов М.Е., Макарова О.В., Диатроптова М.А., 2014. Закономерности инфрадианных биоритмов митотической активности эпителия пищевода у японских перепелов (*Coturnix japonica*) и крыс Вистар // Геофизические процессы и биосфера. Т. 13. № 4. С. 82–96.

Дольник В.Р., Виноградова Н.В., Гаврилов В.М., Ильина Т.А., Люлеева Д.С. и др., 1982. Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. 301 с.

Калабухов Н.И., 1985. Спячка млекопитающих. М.: Наука. 264 с.

Карасева Е.В., Готфрид А.Б., Дубинина Н.В., 1979. Образ жизни обыкновенных ежей (*Erinaceus europaeus*) и их роль в природном очаге лептоспироза в Ярославской области (по наблюдениям за мечеными особями) // Зоологический журнал. Т. 58. № 5. С. 705–715.

Кучерук В.В., Карасева Е.В., 1980. Ежи // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука. С. 47–57.

Лозан А.М., 1978. Территориальное агрессивное поведение ежа (*Erinaceus europaeus* L.) //Фауна, экология и физиология животных. Кишинев. С. 46–53.

Огнев С.И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1 Насекомоядные и Летучие мыши. М.-Л.: Госиздат. 631 с.

Петровский Д.В., Новиков Е.А., Мошкин М.П., 2008. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1504–1508.

Темботова Ф.А., 1997. Ежи Кавказа. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН. 80 с.

Allanson M., 1934. The reproductive processes of certain Mammals. Vll-Seasonal variation in the reproductive organs of the male hedgehog // Philosophical Transactions of the Royal Society, London. V. 223. P. 277–303.

Ambid L., Berges R., 1981. Seasonal rhythm in plasma testosterone levels and gonadal activity in the hibernating garden dormouse // Cryobiology. V. 18. P. 88–89.

Barnes B.M., 1996. Relationships between hibernation and reproduction in male ground squirrels // In: Adaptations to the cold: tenth international hibernation symposium. F. Geiser, A.J. Hulbert and S.C. Nicol, eds]. Armidale: University of New England Press. P. 71–80.

Barnes B.M., Kretzmann M., Zucker I., Licht P., 1988. Plasma androgen and gonadotropin levels during hibernation and testicular maturation in Golden-mantled ground squirrels // Biology of Reproduction. V. 38. P. 616–622.

Barrett P., Ebling F.J., Schuhler S., Wilson D., Ross A.W., Warner A., et al., 2007. Hypothalamic thyroid hormone catabolism acts as a gatekeeper for the seasonal control of body weight and reproduction // Endocrinology. V. 148. P. 3608–3617. https://doi.org/10.1210/en.2007-0316

Bogdanov A.S., Bannikova A.A., Pirusskii Yu.M., Formozov N.A., 2009. The first genetic evidence of hybridization between west european and northern white-breasted hedgehogs (*Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus*) in Moscow Region // Biology Bulletin. V. 36. № 6. P. 647–651.

Bolfikova B., Hulva P., 2012. Microevolution of sympatry: landscape genetics of hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus* in Central Europe // Heredity. V. 108. P. 248–255.

Colf W.J., Aarde R.J., 1992. Seasonal changes in plasma testosterone levels in the male South African hedgehog (*Atelerix frontalis*) // South African Journal of Zoology. V. 27. № 1. P. 11–13.

Concannon P.W., Fullam L.A., Baldwin B.H., Tennant B.C., 1989. Effects of induction versus prevention of hibernation on reproduction in captive male and femal woodchucks (*Marmota monax*) // Biology of Reproduction. V. 41. P. 255–261.

Dardente H., 2012. Melatonin-dependent timing of seasonal reproduction by the pars tuberalis: pivotal roles for long daylengths and thyroid hormones // Journal of Neuroendocrinology. V. 24. P. 249–266. https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2011.02250.x

Dardente H., Hazlerigg D.G., Ebling F.J.P., 2014. Thyroid hormone and seasonal rhythmicity // Frontiers in Endocrinology. V. 5. 26 February 2014. https://doi.org/10.3389/fendo.2014.00019

Darrow J.M., Yogev L., Goldman B.D., 1987. Patterns of reproductive hormone secretion in hibernating Turkish hamsters // The American Journal of Physiology. V. 253. P. R329–336.

Davis D.E., 1976. Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels // The Quarterly Review of Biology. V. 51. № 4. P. 477–514. https://doi.org/10.1086/409594

Demeneix B.A., Henderson N.E, 1978. thyroxine metabolism in active and torpid ground squirrels, *Spermophilus richardsoni* // General and comparative endocrinology. V. 35. P. 86–92.

Dutourné B., Saboureau M., 1983. An endocrine and histophysiology study of the testicular annual cycle in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) // General and comparative endocrinology. V. 50. P. 324–332.

Ellis L.C., Palmer R.A., Balph D.F., 1983. The reproductive cycle of male Uinta ground squirrels: some anatomical and biochemical correlates // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 74A. P. 239–245.

Hanon E.A., Routledge K., Dardente H., Masson-Pe'vet M., Morgan P.J., Hazlerigg D.G., 2009. Effect of photoperiod on the thyroid-stimulating hormone neuroendocrine system in the european hamster (*Cricetus cricetus*) // Journal of Neuroendocrinology. V. 22. P. 51–55.

Hall V., Goldman B., 1980. Effects of gonadal steroid hormones on hibernation in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) // Journal of comparative physiology. V. 135 P. 107–114.

Hall V.D., Bartke A., Goldman B.D., 1982. Role of the testis in regulating the duration of hibernation in the turkish hamster, *Mesocricetus brandti*' // Biology of reproduction. V. 27. P. 802–810.

Holekamp K.E., Talamantes F., 1992. Seasonal fluctuations in hormones and behavior of freeliving male california ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) // Hormones and behavior. V. 26. P. 7–23.

Gustafson A.W., Shemesh M., 1976. Changes in plasma testosterone levels during the annual reproductive cycle of the hibernating bat, *Myotis lucifugus lucifugus* with a survey of plasma testosterone levels in adult male vertebrates // Biology of Reproduction. V. 15. P. 9–24.

Fowler P.A., 1988. Seasonal endocrine cycles in the European hedgehog, *Erinaceus europaeus* // Journal of Reproduction and Fertility. V. 84. P. 259–272.

Freeman D.A., Teubner B.J., Smith C.D., Prendergast B.J., 2007. Exogenous T3 mimics long day lengths in Siberian hamsters // The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 292. P. 2368–2372. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00713.2006

Jallageas M., Assenmacher I., 1983. Annual plasma testosterone and thyroxine cycles in relation to hibernation in the edible dormouse *Glis glis* // General and comparative endocrinology. V. 50. P. 452–462.

Jallageas M., Mas N., Gautron J-P., Saboureau M., Roussel J.-P., 1992. Seasonal changes in thyroid-gonadal interactions in the edible dormouse, *Glis glis* // Journal of Comparative Physiology B. V. 162. P. 153–158.

Kong W.M., Martin N.M., Smith K.L., Gardiner J.V., Connoley I.P., Stephens D.A, et al., 2004. Triiodothyronine stimulates food intake via the hypothalamic ventromedial nucleus independent of changes in energy expenditure // Endocrinology. V. 145. P. 5252–5258. https://doi.org/10.1210/en.2004-0545

Lee T.M., Pelz K., Licht P., Zucker I., 1990. Testosterone influences hibernation in Golden-mantled ground squirrels // The American Journal of Physiology. V. 259. P. 760–767.

LeGrande C.E., Palmer R.A., Balph D.F., 1983. The reproductive cycle of male uinta ground squirrels: some anatomical and biochemical correlates // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 74A. № 2. P. 239–245.

Morris P.A., 1997. The Hedgehog. Mammals. Shire Natural History Series. P. 1–32.

Murphy M., Jethwa P.H., Warner A., Barrett P., Nilaweera K.N., Brameld J.M., et al., 2012. Effects of manipulating hypothalamic triiodothyronine concentrations on seasonal body weight and torpor cycles in Siberian hamsters // Endocrinology. V. 153. P. 101–112. https://doi.org/10.1210/en.2011-1249

Omari B. El., Lacroix A., Saboureau M., 1989. Daily and seasonal variations in plasma LH and testosterone concentrations in the adult male hedgehog (*Erinaceus europaeus*) // Journal of Reproduction and Fertility. V. 86. P. 145–155.

Popovic V., 1960. Endocrines in hibernation // Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Univ. P. 124, 105–130.

Racey P.A., 1974. The reproductive cycle in male noctule bats, *Nyctalus noctula* // Journal of Reproduction and Fertility. V. 41. P. 169–182.

Reeve N.J., 1994. Hedgehogs. London: T. and A.D. Poyser. 313 p.

Rutovskaya M.V., Diatroptov M.E., Kuznetzova E.V., Anufriev A.I., Feoktistova N.Y., Surov A.V., 2019. The dynamics of body temperature of the eastern european hedgehog (*Erinaceus roumanicus*) during winter hibernation // Biology Bulletin. V. 46. № 9. P. 1136–1145.

Rutovskaya M.V., Kosyreva A.M., Diatroptov M.E., 2020. Ultradian and infradian rhythms in the dynamic of testosterone concentration in the serum of white-breasted hedgehog *Erinaceus roumanicus* // Scientific Reports. V. 10. № 1. P. 6334. https://doi.org/10.1038/s41598-020-63399-5

Saboureau M., 1981. Environmental factors and regulation of the annual testicular cycle in a breeding hibernating mammal: the hedgehog // In Photoperiodism and Reproduction in Vertebrates. Eds Ortavant R., Pelletier J. & Ravault J.P. Les colloques de n.N.R.A. INRA, Nouzilly. P. 319–337.

Saboureau M., Boissin J., 1978. Variations saisonnières de la testosteronemie et de la thyroxinemie chez le hérisson (*Erinaceus europaeus* L.) // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. V. 286. P. 1479–1482.

Saboureau M., Castaing L., 1985. Hibernation and reproduction in the female hedgehog // In Endocrine Regulations as Adaptive Mechanisms to the Environment. Eds Assenmacher I. & Biossin J., CNRS, Paris. P. 191–208.

Saboureau M., Dutourné B., 1981. The reproductive cycle in the male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): a study of endocrine and exocrine testicular functions // Reproduction Nutrition Development. V. 21. P. 109–126. https://doi.org/10.1051/rnd:19810110

Saboureau M., Peyre A., 1970. Le decalage des activités endocrine et spermatogenique du testicule au cours du réveil printanier chez le hérisson male // Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie. V. 164. P. 2364–2367.

Saure L., 1969. Histological studies on the sexual cycle of the male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) // Aquilo. Ser. Zool. V. 9. P. 1–43.

Scott I., D'Agostino G., Cernova T., Becker L., Giovinazzo L., 1981. Seasonal testosterone in the eastern chipmunk, *Tamius striatus* // Cryobiology. V. 18. P. 89.

Strauss A., Hoffmann I.E., Vielgrader H., Millesi E., 2008. Testis development and testosterone secretion in captive European ground squirrels before, during, and after hibernation // Acta Theriologica. V. 53. № 1. P. 47–56.

Ward J.M. Jr., Armitage K.B., 1981. Circannual rhythms of food consumption, body mass, and metabolism in yellow-bellied marmots // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. V. 69. № 4. P. 621–626.

Wieselthier A.S., Van Tienhoven A., 1972. The effect of thyroidectomy on testicular size and on the photorefractory period in the starling (*Sturnus vulgaris* L.) // Journal of Experimental Zoology. V. 179. P. 331–338. https://doi.org/10.1002/jez.1401790306

Zolotareva K.I., Belokon M.M., Belokon Y.S., Rutovskaya M.V., Hlyap L.A., Starykov V.P., et al., 2021. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe // Biological Journal of the Linnean Society. V. 132. P. 174–195. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa135

Young R.A., Danforth E., Vagenakis A.G., Krupp P.P., Frink R., Sims E.A.H., 1979. Seasonal variation and the influence of body temperature on plasma concentrations and binding of thyroxine and triiodothyronine in the woodchuck // Endocrinology. V. 104. № 4. P. 996–999.

SEASONAL CHANGES IN TESTOSTERONE AND THYROXINE CONCENTRATIONS IN WHITE-CHESTED HEDGEHOG MALES (*ERINACEUS ROUMANICUS*, ERINACEIDAE, EULIPOTYPHLA)

M. V. Rutovskaya[1, *], M. E. Diatroptov[1]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

**e-mail: desmana@yandex.ru*

Seasonal dynamics of testosterone and thyroxine concentrations was studied in the blood serum of white-breasted hedgehogs (*E. roumanicus*). Nine males were kept under semi-natural conditions during a year. In winter, hedgehogs hibernated in an unheated room, in summer they stayed in an aviary of 100 m^2. Blood samples were taken every 12 days. The hormone concentrations in blood serum were determined using enzyme immunoassays. Both testosterone and thyroxine concentrations showed evident seasonal variations. The maximum level of testosterone was observed immediately after spring awakening of the animals (up to 61.7 nmol/L). Two weeks following the awakening, testosterone concentrations decreased down to 14 nmol/L, this level being maintained until the end of June. From August to early December, the hormone level was in trace amounts (0.9 nmol/L). A statistically significant increase in testosterone concentrations started from mid-December. The dynamics of testosterone concentrations followed the thyroxine ones, but with a delay of 12–24 days. The maximum thyroxine concentration (131.8 nmol/L) was observed in spring; its decrease to 26.4 nmol/L was recorded by the end of summer, and during hibernation its level was 11.2 nmol/L. Two exceptions were revealed: when, against the background of testosterone decreasing, the concentration of thyroid hormones was increased: (1) 12–20 days after spring awakening during the transition from an active search for a sexual partner to an increase in food-gathering behavior and a moderate weight gain; (2) in early July, at the end of the reproductive season and the transition to active fat deposition.

Keywords: insectivores, hormone, seasonal dynamics