СОДЕРЖАНИЕ

Том 101, номер 5, 2022

Сравнительная морфология биссусной бороздки ноги у трех видов митилид (Bivalvia, Mytilidae) из Японского моря
Е. Е. Вехова 483

Аспекты биогеографии гельминтов, паразитирующих у птиц Баренцева моря: особенности распространения и гостального распределения
В. В. Куклин 492

О возможных причинах выброса *Acanthogammarus victorii* (Crustacea, Amphipoda) на берег Южного Байкала в декабре 2013 года
И. В. Механикова, А. А. Жданов, В. А. Оболкин 518

Сезонная динамика повреждения насекомыми-филлофагами листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала
И. В. Ермолаев, А. А. Васильев 525

Новый вид пилильщика рода *Spinarge* Wei 1998 (Hymenoptera, Argidae) с Джунгарского Алатау
С. В. Василенко 537

Пространственно-типологическая структура и организация населения земноводных и пресмыкающихся Предалтайской равнины
А. В. Макаров, Е. Н. Бочкарёва, З. М. Сергазинова 541

Изменения области распространения и статуса дупеля (*Gallinago media*, Charadriiformes, Scolopacidae) на северо-западе России за последние 150 лет
А. В. Артемьев 556

Особенности агонистического и маркировочного поведения у самцов лабораторных мышей (*Mus musculus*) разных инбредных линий при формировании социальной иерархии
М. А. Клещев, А. В. Осадчук, Л. В. Осадчук 568

Особенности структуры популяции снежного барана (*Ovis nivicola*, Artiodactyla, Bovidae) хребта Кодар (Забайкалье, Россия)
Ю. А. Баженов 581

Временна́я и географическая изменчивость окраски мехового покрова соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) в Якутии
Е. С. Захаров, В. М. Сафронов, Н. Н. Захарова, Л. П. Корякина, Н. С. Григорьева, В. В. Филиппова 590

Contents

Volume 101, No 5, 2022

Comparative Morphology of the Byssal Groove of the Foot in Three Species of Mytilids (Bivalvia, Mytilidae) from the Sea of Japan
E. E. Vekhova 483

Biogeographic Aspects of the Helminthes Recorded from Barents Sea Birds: Spatial Distribution and Host-Range
V. V. Kuklin 492

Acanthogammarus victorii (Crustacea, Amphipoda) Cast Ashore in the Southern Lake Baikal in December 2013: Possible Causes
I. V. Mekhanikova, A. A. Zhdanov, V. A. Obolkin 518

Seasonal Dynamics of Phyllophagous Insects Damaging the Foliage of the Pedunculate Oak (*Quercus robur*) in the Northeast of Its Distribution Area
I. V. Ermolaev, A. A. Vasil'ev 525

A New Species of Sawfly of the Genus *Spinarge* Wei 1998 (Hymenoptera, Argidae) from the Dzungarian Alatau Mountains, Kazakhstan
S. V. Vasilenko 537

Spatio-Typological Structure and Organization of the Communities of Amphibians and Reptiles on the Cis-Altai Plain
A. V. Makarov, E. N. Bochkareva, Z. M. Sergazinova 541

Changes in the Distribution and Status of the Great Snipe (*Gallinago media*, Charadriiformes, Scolopacidae) in the Northwest of Russia Over the Past 150 years
A. V. Artemyev 556

Agonistic and Marking Behaviors in Male Laboratory Mice (*Mus musculus*) during Social Hierarchy Formation
M. A. Kleshchev, A. V. Osadchuk, L. V. Osadchuk 568

Population Structure of the Snow Sheep, *Ovis nivicola* (Artiodactyla, Bovidae), in the Kodar Mountain Ridge, Transbaikalia, Russia
Yu. A. Bazhenov 581

The Timing and Geographic Variability of the Sable (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) Pelage Colour in Yakutia
E. S. Zakharov, V. M. Safronov, N. N. Zakharova, L. P. Koryakina, N. S. Grigorieva, V. V. Filippova 590

EDN: YFGFRY
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 483–491

УДК 594.124

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ БИССУСНОЙ БОРОЗДКИ НОГИ У ТРЕХ ВИДОВ МИТИЛИД (BIVALVIA, MYTILIDAE) ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Е. Е. Вехова*

Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия

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

Поступила в редакцию 18.03.2021 г.
После доработки 03.11.2021 г.
Принята к публикации 03.11.2021 г.

У массовых видов митилид *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus* из Японского моря изучены особенности морфологического строения биссусной бороздки ноги. Сравнительный анализ показал, что эти виды различаются длиной, шириной, глубиной биссусной бороздки и особенностями ее строения, а также размерами и формой дистальной ямки, где происходит образование биссусной нити и прикрепительного диска соответственно. Особенности морфологического строения биссуса у *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* объясняются различиями в строении секреторного органа.

Ключевые слова: биссус, мидии, *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus*, биссусообразование

DOI: 10.31857/S0044513422050063

Двустворчатые моллюски семейства Mytilidae часто являются доминирующим компонентом бентосных сообществ прибрежных вод Японского моря. Кроме этого, митилиды играют важную роль в структуре и функционировании морских экосистем (Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981). По мнению этого автора (Скарлато, 1981), митилиды обитают в верхней сублиторали Японского моря на глубине 1–60 м, образуя основные промысловые скопления не глубже 20 м.

Для выживания в прибойной зоне верхней сублиторали такие виды митилид как мидия блестящая (*Mytilus coruscus* Gould 1861), мидия Грея (*Crenomytilus grayanus* (Dunker 1853)) и модиолус (*Modiolus modiolus* (Linnaeus 1758)) на протяжении всей жизни прикрепляются к субстрату биссусом, возникшим у них в результате неотении (Yonge, 1962; Lutaenko, Noseworthy, 2012). Для мест обитания этих видов митилид характерна высокая волновая активность, соответствующая 3-й степени прибойности побережья (Лукин, Фадеев, 1982). Их биссусные нити прикрепляются к субстрату по направлению к макушке, заднему концу раковины и в боковых направлениях. Это позволяет смягчить фронтальное, отраженное и боковые воздействия волн на раковину этих митилид (Denny, 1987; Denny et al., 1998). На протяжении всей жизни эти двустворчатые моллюски могут отбросить биссус и, переместившись с помощью ноги в пригодное местообитание, вновь образовать новый биссус с помощью желез ноги (Waite, 1983, 1997; Vekhova, 2019, 2021; Вехова, 2007).

В настоящее время морфология биссусной бороздки ноги митилид изучена методами сканирующей электронной микроскопии лишь у немногих представителей этого семейства. Среди них такие представители рода *Mytilus*, как *Myt. edulis* и *Myt. trossulus* (Pujol, 1967; Allen et al., 1976; Price, 1983; Vekhova, 2021; Вехова, 2021; Бергер и др., 1985). Строение биссусной бороздки ноги у *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* до сих пор не изучено. По данным автора (Vekhova, 2006), при повторном прикреплении к антропогенным субстратам (бетону, дереву и железу) каждый из этих видов имел свои особенности поведения. *C. grayanus* предпочитал прикрепляться к твердому субстрату (бетону), а *Mod. modiolus* прикреплялся ко всем субстратам, кроме дерева. Сведения о колонизации антропогенных субстратов *Myt. coruscus* в научной литературе в настоящее время отсутствуют. Для *Myt. coruscus*, *C. grayanus* и *Mod. modiolus* установлено, что они различаются

размерами и морфологией биссусных нитей (Vekhova, 2019; Вехова, 2007), т.е. имеют видоспецифические адаптации к прикрепленному образу жизни. По-видимому, на строение биссуса влияют особенности строения секреторного органа, что определяет прочность прикрепления к субстрату и выживаемость видов в верхней сублиторали.

Цель работы – провести сравнительное исследование особенностей морфологического строения биссусной бороздки ноги у *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus* из залива Восток Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения особенностей морфологии биссусной бороздки ноги использовали моллюсков, собранных с крупных валунов и скал в 2019–2021 гг. с помощью водолазной службы Национального научного центра морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН на глубине 1.5–3 м в заливе Восток Японского моря (42°53′03.35″ с.ш., 132°43′41.72″ в.д.). В лабораторных условиях у 10 экз. каждого вида с помощью штангенциркуля с точностью до ± 0.1 мм измеряли длину раковины (мм). По наружным кольцам роста на поверхности раковины определяли возраст двустворчатых моллюсков (Золотарев, 1989). Далее перед анатомированием каждую исследуемую особь двустворчатого моллюска расслабляли с помощью инъекции 1 М раствора хлорида калия. Используя метод световой микроскопии (СМ), у 30 особей каждого вида размером 40.0 ± 4.0 мм удаляли биссус с биссусными нитями, при этом у каждой особи отрезали ногу и изучали ее параметры под бинокуляром при окулярах ×8 и тубусе ×0.6, оценивали длину ноги (мм) и ее ширину (мм).

У 5 экз. каждого вида митилид изучали особенности морфологического строения биссусной бороздки ноги методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Для этого использовали одновозрастных моллюсков размером 40.0 ± 4.0 мм. Для СЭМ образцы ног митилид фиксировали в 2.5% растворе глютаральдегида, приготовленном на 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.4), в течение 2–4 ч при температуре 4°С. После этого образцы промывали в 0.1 М какодилатном буфере в течение 15–20 мин. Далее образцы обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации, постепенно доводя образцы до чистого ацетона (Миронов и др., 1994). После этого образцы окончательно высушивали в диоксиде углерода по методике сушки в критической точке, используя прибор critical point dryer 030 фирмы “BAL-TEC”, помещали на поверхность алюминиевых столиков и напыляли хромом, используя вакуумный прибор для покрытия тонких мембран Q 150T ES. Далее особенности морфологии образцов биссусной бороздки ноги митилид исследовали на сканирующем электронном микроскопе Carl Zeiss, Sigma 300 VP.

Все полученные изображения редактировали с использованием графической программы Adobe Photoshop CS6. С помощью программы Smartiff измеряли длину и ширину биссусной бороздки ноги, глубину биссусной бороздки, а также оценивали размер дистальной ямки на дистальном конце биссусной бороздки ноги, измеряли длину ресничек и сосочков на дне и стенке биссусной бороздки и дистальной ямки. Измеряли ширину складок на стенке и дне биссусной бороздки. Статистическую обработку данных выполняли на персональном компьютере по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете прикладных программ Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология ноги

Секреторную функцию формирования биссусных нитей и биссуса в целом выполняет нога, которая по внешнему виду напоминает язык. Как правило, в ноге очень много мышц, поэтому нога очень подвижна и может увеличиваться в длину, превышающую ее оригинальный размер. Кроме этого, мышцы ноги поддерживают железы, которые локализованы в ноге. С помощью ноги эти виды могут передвигаться по поверхности субстрата, покидая неблагоприятные местообитания.

Так, у вскрытой мидии *Myt. coruscus* размером 40 мм длина ноги 7.65 ± 0.40 мм, ширина ноги 5.0 ± 0.3 мм. Нога – сильно пигментированный с вентральной поверхности темно-бордового цвета орган, способный при секреции биссусных нитей вытягиваться, увеличиваясь в длину в 2 раза. С дорсальной поверхности нога желтого цвета.

Результаты показали, что у *C. grayanus* размером 40 мм длина ноги 5.2 ± 0.4 мм, ширина ноги 3.3 ± 0.5 мм. Нога окрашена в оранжевый цвет с двух сторон. Как и в случае с *Myt. coruscus*, мидия *C. grayanus* способна при формировании биссусных нитей удлинять ногу в 2–3 раза по сравнению с ее оригинальной длиной.

У модиолуса *Mod. modiolus* размером 40 мм длина ноги 4.2 ± 0.2 мм, ширина ноги 3.3 ± 0.2 мм. Нога полностью окрашена в желтый цвет. В про-

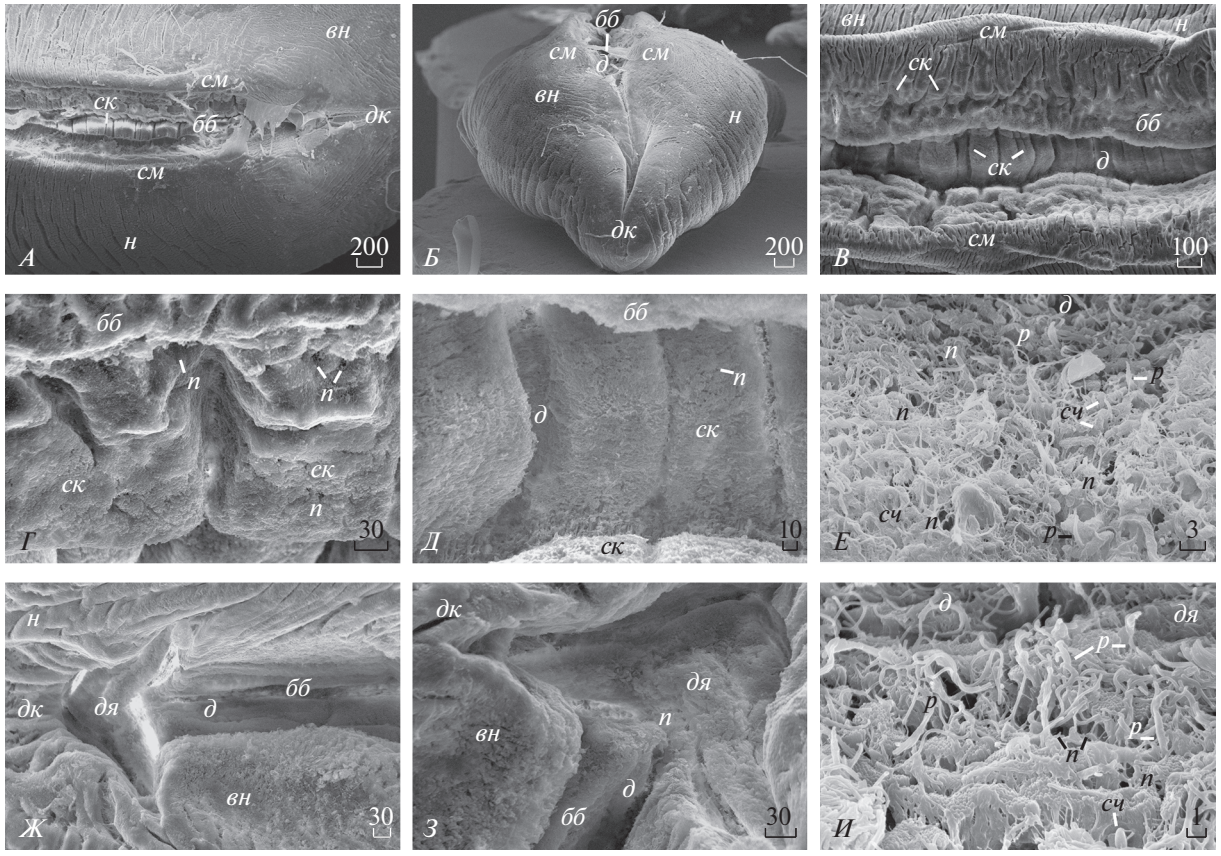

Рис. 1. Морфологическое строение (мкм) биссусной бороздки ноги у мидии блестящей (*Mytilus coruscus*) (СЭМ): *А* – вентральная поверхность ноги и биссусной бороздки, вид сверху; *Б* – дистальный конец ноги, фронтально; *В* – биссусная бороздка, вид сверху; *Г* – боковая стенка биссусной бороздки, увеличение; *Д* – дно биссусной бороздки, вид сверху; *Е* – дно и боковая поверхность стенки биссусной бороздки, увеличение; *Ж* – дистальная ямка на вентральной поверхности ноги с участком биссусной бороздки; *З* – дистальная ямка на дистальном конце ноги, увеличение; *И* – дно дистальной ямки ноги, увеличение.

цессе формирования биссусных нитей нога может удлиняться в 4 раза.

Строение биссусной бороздки ноги

На вентральной поверхности ноги *Myt. coruscus*, *C. grayanus* и *Mod. modiolus* расположена биссусная бороздка, где образуется биссус. Согласно результатам СЭМ, у этих видов бороздка располагается вдоль центральной оси ноги и ее длина приближается к длине ноги (рис. 1*А*, 1*Б*; 2*А*, 2*Б*; 3*А*, 3*Б*).

По данным СЭМ, длина ноги у мидии *Myt. coruscus* 3870–4450 мкм. Длина биссусной бороздки ноги 3850–4250 мкм (рис. 1*А*). В отличие от двух других видов, у *Myt. coruscus* с двух сторон вдоль биссусной бороздки ноги тянутся продольные смыкающие складки (рис. 1*А*–1*В*). Ширина ноги в центральной части 2367–2680 мкм (рис. 1*Б*). Ширина биссусной бороздки в этой части ноги 750–875 мкм (рис. 1*В*). Глубина биссусной бороздки 233–275 мкм (рис. 1*Б*, 1*Г*). Складки стенок биссусной бороздки ноги имеют форму, напоминающую квадраты и прямоугольники разного размера (рис. 1*А*, 1*В*, 1*Г*). Поверхность складок стенок и дна биссусной бороздки покрыта многочисленными порами (рис. 1*Г*, 1*Д*). Ширина складок стенки биссусной бороздки варьирует и составляет 90.0–187.5 мкм (рис. 1*Г*). У *Myt. coruscus* стенки биссусной бороздки располагаются относительно параллельно друг другу (рис. 1*А*–1*В*, 1*Д*, 1*Ж*). Ширина дна биссусной бороздки 120–135 мкм (рис. 1*Д*). На дне биссусной бороздки ноги образуются складки в виде поперечных прямоугольников (рис. 1*Д*). Ширина складок дна биссусной бороздки ноги 40.0–67.0 мкм. Поверхность дна биссусной бороздки ноги покрыта многочисленными порами и ресничками (длиной

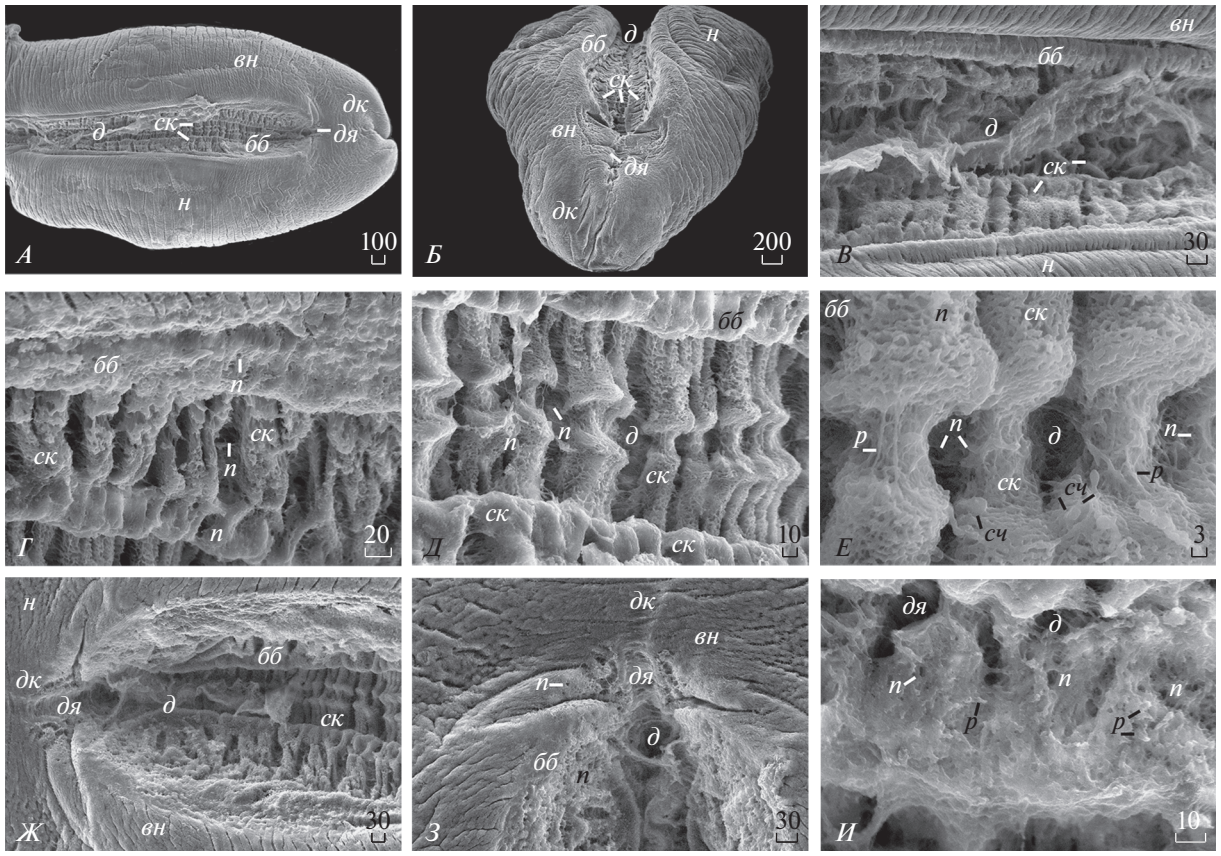

Рис. 2. Морфологическое строение (мкм) биссусной бороздки ноги у мидии Грея (*Crenomytilus grayanus*) (СЭМ): *А* – вентральная поверхность ноги и биссусной бороздки, вид сверху; *Б* – дистальный конец ноги, фронтально; *В* – биссусная бороздка, вид сверху; *Г* – боковая стенка биссусной бороздки, увеличение; *Д* – дно биссусной бороздки, вид сверху; *Е* – дно и боковая поверхность стенки биссусной бороздки, увеличение; *Ж* – дистальная ямка на вентральной поверхности ноги с участком биссусной бороздки; *З* – дистальная ямка на дистальном конце ноги, увеличение; *И* – дно дистальной ямки ноги, увеличение.

3.0–3.75 мкм) и сосочками (длиной 2.0–2.25 мкм) (рис. 1*Д*, 1*Е*). На дистальном конце ноги располагается чашевидная, хорошо заметная дистальная ямка (ее поперечная ширина 250–270 мкм, продольная ширина ямки 128–138 мкм) (рис. 1*Ж*, 1*З*). Поверхность дистальной ямки покрыта многочисленными, хорошо заметными порами (рис. 1*И*). Длина многочисленных ресничек на дне дистальной ямки 2.0–3.3 мкм (рис. 1*И*). Длина сосочков на дне дистальной ямки 0.7–1.0 мкм (рис. 1*И*). В этом месте нога более узкая. Биссусная бороздка ноги также сужается на дистальном конце ноги, ее ширина здесь 86–112 мкм (рис. 1*Ж*).

Результаты СЭМ показали, что длина ноги у мидии *C. grayanus* 3700–4500 мкм, ширина ноги в ее центральной части 2280–2500 мкм (рис. 2*А*, 2*Б*). Длина биссусной бороздки 2050–2365 мкм (рис. 2*А*). Глубина биссусной бороздки 262–343 мкм (рис. 2*Б*). Ширина биссусной бороздки в центральной части ноги 300–320 мкм (рис. 2*В*). Стенки и особенно дно биссусной бороздки ноги имеют длинные и округлые складки, напоминающие по внешнему виду колонны, которые сужаются или расширяются вдоль своей длины (рис. 2*Д*). Ширина складок стенки биссусной бороздки 10.0–30.0 мкм (рис. 2*Г*). Поверхность стенок и дна биссусной бороздки покрыта многочисленными порами (рис. 2*Г*–2*Е*). У *C. grayanus* стенки биссусной бороздки располагаются параллельно друг другу (рис. 2*А*–2*В*, 2*Д*). Ширина дна биссусной бороздки 125–200 мкм (рис. 2*Д*). Ширина складок дна биссусной бороздки 19.5–36.0 мкм (рис. 2*Д*, 2*Е*). Дно биссусной бороздки покрыто ресничками (длиной 10.5–13.5 мкм) и сосочками (длиной 3.75–4.5 мкм) (рис. 2*Е*). На дистальном конце нога сужается, также сужается биссусная бороздка, ширина которой в этом месте 115–240 мкм (рис. 2*Ж*). На дистальном конце ноги располагается дистальная ямка, покрытая

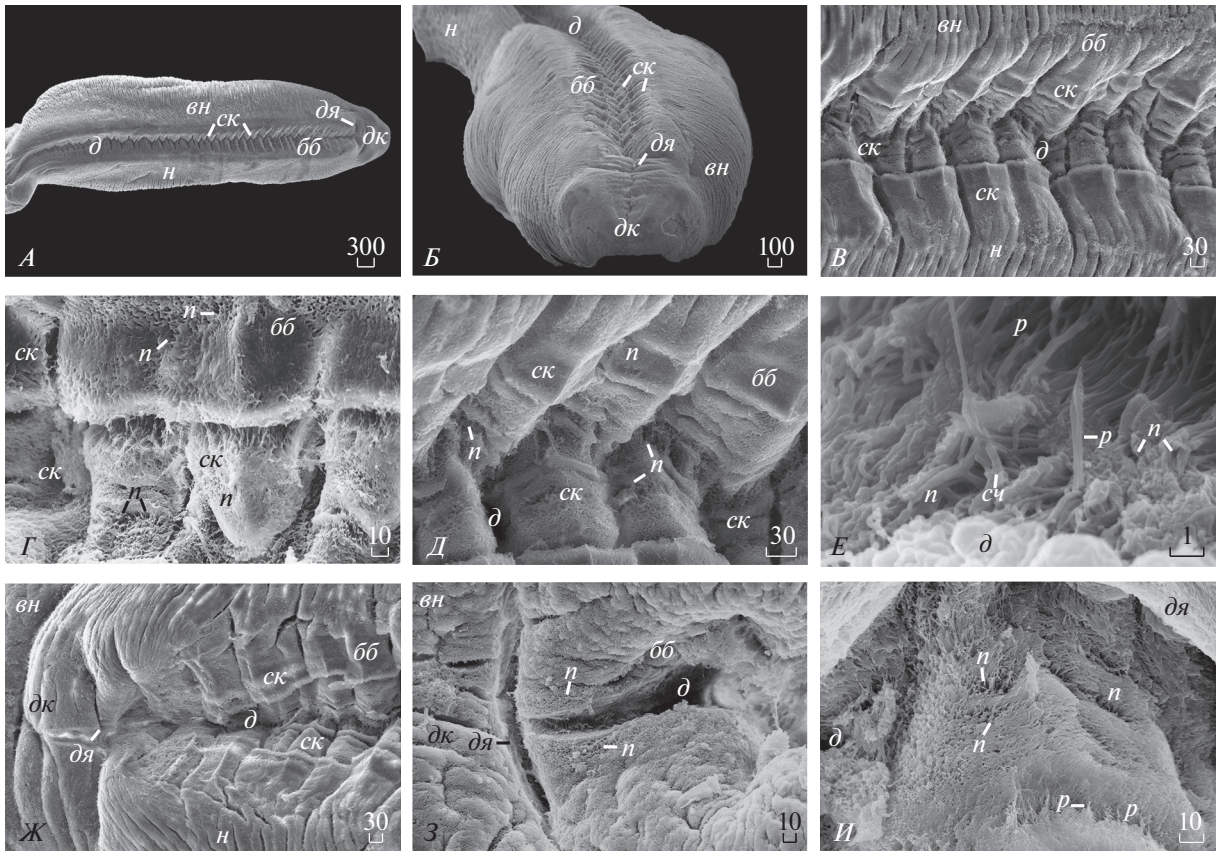

Рис. 3. Морфологическое строение (мкм) биссусной бороздки ноги у модиолуса (*Modiolus modiolus*) (СЭМ): *А* – вентральная поверхность ноги и биссусной бороздки, вид сверху; *Б* – дистальный конец ноги, фронтально; *В* – биссусная бороздка, вид сверху; *Г* – боковая стенка биссусной бороздки, увеличение; *Д* – дно биссусной бороздки, вид сверху; *Е* – дно и боковая поверхность стенки биссусной бороздки, увеличение; *Ж* – дистальная ямка на вентральной поверхности ноги с участком биссусной бороздки; *З* – дистальная ямка на дистальном конце ноги, увеличение; *И* – дно дистальной ямки ноги, увеличение.

многочисленными порами (рис. 2*А*, 2*З*). По внешнему виду дистальная ямка напоминает полумесяц (рис. 2*Ж*, 2*З*). Поперечная длина дистальной ямки 300–400 мкм (рис. 2*Ж*, 2*З*). Продольная длина дистальной ямки 30.0–50.0 мкм (рис. 2*Ж*, 2*З*). Длина ресничек на дне дистальной ямки 7.0–8.0 мкм (рис. 2*И*).

Результаты СЭМ показали, что длина ноги у модиолуса *Mod. modiolus* 4457–5225 мкм, ширина ноги 1114.3–1500 мкм (рис. 3*А*, 3*Б*). Длина биссусной бороздки, которая проходит вдоль центральной оси ноги, 3857–4125 мкм (рис. 3*А*). Ширина биссусной бороздки может варьировать вдоль ноги моллюска и составляет в ее центральной части 300–375 мкм (рис. 3*В*). Глубина биссусной бороздки варьирует вдоль ее длины и составляет 115–180 мкм (рис. 3*Б*, 3*В*). Стенки биссусной бороздки образуют складки под углом около 90° и более (рис. 3*Д*). Ширина складок 75–100 мкм. Поверхность складчатых стенок и дна биссусной бороздки покрыты хорошо заметными, многочисленными порами, ресничками и сосочками (рис. 3*Д*, 3*Е*). У модиолуса стенки биссусной бороздки соединяются под углом, образуя узкий, зигзагообразный желоб на дне бороздки (рис. 3*А*–3*В*, 3*Д*). Ширина дна биссусной бороздки 45–65 мкм (рис. 3*Д*). Ширина складок дна биссусной бороздки 66–126 мкм (рис. 3*Д*). Длина ресничек на дне бороздки 2.6–3.2 мкм. Длина сосочков на дне биссусной бороздки 1.0–1.35 мкм (рис. 3*Е*). К дистальному концу нога модиолуса сужается и ее ширина на самом конце 429–600 мкм (рис. 3*А*). Здесь рядом располагается длинная, щелевидная дистальная ямка, покрытая многочисленными порами (рис. 3*А*, 3*Ж*, 3*З*). Поперечная длина дистальной ямки 165–183 мкм, продольная длина дистальной ямки 8.5–10.0 мкм (рис. 3*Ж*, 3*З*). Дно дистальной ямки покрыто многочисленными порами и ресничками длиной 5.0–7.5 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши результаты СЭМ и сравнительный анализ литературных данных показали, что нога митилид *Myt. coruscus*, *C. grayanus* и *Mod. modiolus*, как и у *Myt. trossulus* (Vekhova, 2021; Вехова, 2021), преобразована в биссусообразующий орган, имеющий биссусную бороздку, где образуется биссус (Carter et al., 2012). У исследованных видов митилид бороздка располагается на вентральной стороне ноги вдоль центральной оси и ее длина приближается к длине ноги. Наряду со сходством эти виды характеризуются также некоторыми различиями особенностей морфологии биссусной бороздки, обусловленными обитанием этих видов митилид в разных биотопах (Vekhova, 2013; Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981).

У одноразмерных вскрытых моллюсков размером 40 мм самую длинную и широкую ногу имеет мидия *Myt. coruscus* (длина ноги 7.65 ± 0.4, ширина 5.0 ± 0.3 мм). У трех других видов различия в длине и ширине ноги носят случайный характер. У *C. grayanus* длина ноги составляет 5.2 ± 0.4, ширина ноги 3.3 ± 0.5 мм, у *Mod. modiolus* и у *Myt. trossulus* размер ноги сходный (длина 4.2 ± 0.2, ширина 3.3 ± 0.2 мм).

Мы сравнили результаты СЭМ строения биссусной бороздки ноги у исследуемых видов митилид из Японского моря. По нашим предыдущим данным (Vekhova, 2021; Вехова, 2021), *Myt. trossulus*, *Myt. coruscus*, *C. grayanus* и *Mod. modiolus* имеют особенности длины, ширины и глубины биссусной бороздки (рис. 1*А*–1*Г*; 2*А*–2*Г*; 3*А*–3*Г*). Длина биссусной бороздки у *C. grayanus* 2050–2365 мкм, что значительно меньше, чем у других видов митилид. У *Myt. coruscus* длина биссусной бороздки 3850–4250 мкм, у *Mod. modiolus* 3857–4125, у *Myt. trossulus* – 3600 мкм. Наиболее широкая биссусная бороздка у *Myt. coruscus*, ширина которой 750–875 мкм. У *C. grayanus* этот параметр 240–320 мкм, у остальных двух видов – *Mod. modiolus* 300–375 мкм, *Myt. trossulus* 286–300 мкм. Самую глубокую биссусную бороздку имеет *C. grayanus* (300–343 мкм). У *Myt. coruscus* глубина бороздки составляет 233–275 мкм. Отметим, что других два вида не различаются глубиной биссусной бороздки: у *Mod. modiolus* 115–180 мкм, а у *Myt. trossulus* 70.0–250 мкм. При этом в отличие от трех других видов только *Myt. coruscus* имеет биссусную бороздку в виде смыкающихся складок, проходящих по двум сторонам от биссусной бороздки (рис. 1*А*–1*В*). Все это объясняет различия в размере биссуса и биссусных нитей у этих видов и других видов митилид (Brown, 1952; Tamarin, Keller, 1972; Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974; Tamarin, 1975; Allen et al., 1976; Vekhova, 2019, 2021; Бергер и др., 1985; Вехова, 2007, 2021).

Сравнительный анализ наших результатов СЭМ и литературных данных (Vekhova, 2021; Вехова, 2021) свидетельствует о различиях в особенностях строения и размерах стенок, а также дна биссусной бороздки ноги у *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* и *Myt. trossulus* (рис. 1*Г*, 1*Д*; 2*Г*, 2*Д*; 3*Г*, 3*Д*). У *Myt. coruscus* стенки и дно биссусной бороздки образуют складки в форме прямоугольников разной ширины (у стенок 90.0–187.5, у дна 40.0–67.0 мкм), которые расположены параллельно друг другу. У *Myt. coruscus* ширина дна биссусной бороздки 120–135 мкм. Дно выстилают реснички размером 3.0–3.75 и сосочки длиной 2.0–2.25 мкм (рис. 1*Г*–1*Е*). У *C. grayanus* складки стенок (шириной 10.0–30.0 мкм) расположены параллельно друг другу и складки дна (шириной 19.5–36.0 мкм) имеют форму колон, которые сужаются или расширяются вдоль их длины. У *C. grayanus* ширина дна биссусной бороздки составляет 125–200 мкм; дно выстлано ресничками размером 10.5–13.5 мкм и сосочками размером 3.75–4.5 мкм (рис. 2*Г*–2*Е*). В отличие от *Myt. coruscus* и *C. grayanus*, у *Mod. modiolus* стенки биссусной бороздки образуют складки под углом 90°, которые сужаются ко дну и образуют зигзагообразный желоб на дне (рис. 3*В*–3*Д*). Ширина складок стенок может варьировать и составляет в среднем 75–100 мкм. У *Mod. modiolus* ширина дна биссусной бороздки 45–65 мкм. Дно биссусной бороздки у *Mod. modiolus* покрыто ресничками длиной 2.6–3.2 мкм и сосочками длиной 1.0–1.35 мкм (рис. 3*Е*). По данным автора (Vekhova, 2021; Вехова, 2021), у *Myt. trossulus* стенки биссусной бороздки образуют округлые складки размером 100–200 мкм, которые сужаются ко дну (их ширина 50.0–67.0 мкм), образуя на дне зигзагообразный желоб, чем напоминают биссусную бороздку модиолуса *Mod. modiolus*. По данным автора (Vekhova, 2021; Вехова, 2021), у *Myt. trossulus* ширина дна биссусной бороздки 65 мкм. При этом стенки и дно биссусной бороздки покрыты ресничками длиной 1.5–2.0 мкм и сосочками длиной 3.4 мкм.

Литературные данные (Tamarin, Keller, 1972; Eckroat, Steel, 1993; Vekhova, 2021; Вехова, 2021) и анализ полученных результатов показали (рис. 1*А*, 1*Б*; 2*А*, 2*Б*; 3*А*, 3*Б*), что на дистальном конце нога у *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* и *Myt. trossulus*, как и у других видов митилид, сужается. Также сужается покрытая многочисленными порами биссусная бороздка, образуя на конце дистальную ямку (рис. 1*Ж*, 1*З*; 2*Ж*, 2*З*; 3*Ж*, 3*З*). Все эти виды различаются между собой строени-

ем и размерами дистальной ямки. У *Myt. coruscus* дистальная ямка чашевидная (ее поперечная ширина 250–270, продольная ширина 128–138 мкм). У *Myt. coruscus* на дне дистальной ямки длина ресничек 2.0–3.3 мкм, длина сосочков 0.7–1.0 мкм (рис. 1*Ж*–1*И*). У *C. grayanus* дистальная ямка напоминает полумесяц (ее поперечная ширина 300–400, продольная ширина 30.0–50.0 мкм). У *C. grayanus* длина ресничек на дне дистальной ямки 7.0–8.0 мкм, сосочки не обнаружены (рис. 2*Ж*–2*И*). У *Mod. modiolus* щелевидная дистальная ямка (поперечная ширина дистальной ямки 165–183, продольная ширина 8.5–10.0 мкм). У *Mod. modiolus* длина ресничек составляет 5.0–7.5 мкм, сосочки не обнаружены (рис. 3*Ж*–3*И*). По данным автора (Vekhova, 2021; Вехова, 2021), у *Myt. trossulus* дистальная ямка узкая щелевидная (поперечная ширина 180, продольная ширина 5.0 мкм). У этого вида дно биссусной бороздки покрыто ресничками длиной 1.0 мкм и сосочками длиной 0.7–1.0 мкм.

Согласно литературным данным, при сходстве внешнего строения биссуса и биссусных нитей у *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* и *Myt. trossulus* размеры прикрепительных дисков и биссусных нитей и степень их армированности существенно различаются (Vekhova, 2019, 2021; Вехова, 2007, 2021). Показано, что формирование биссуса тесно связано со сходной для митилид природой механических процессов, протекающих в биссусной бороздке и дистальной ямке ноги в момент формирования биссусной нити и ее прикрепления к поверхности субстрата (Pujol, 1967; Price, 1983; Waite, 1983). В значительной мере различия в строении биссусной нити вызваны морфологическими особенностями строения биссусной бороздки ноги, ее размером и топографией поверхности у этих митилид (рис. 1*А*–1*И*; 2*А*–2*И*; 3*А*–3*И*). По-видимому, не последнюю роль здесь играют формы складок стенок и дна биссусной бороздки (Carter et al., 2012). Многочисленные поры, которые пронизывают стенки и дно биссусной бороздки ноги, а также дистальную ямку, – это протоки желез, которые также играют важную роль в процессе образования биссуса. Биссусообразование – биохимический процесс, при этом секреты пяти желез ноги вытекают через протоки желез в биссусную бороздку. Поверхность биссусной бороздки ноги покрыта сосочками и многочисленными ресничками, с помощью которых при формировании биссусных нитей секреты всех желез смешиваются в вентральной бороздке ноги у этих видов митилид (рис. 1*Г*–1*Е*; 2*Г*–2*Е*; 3*Г*–3*Е*). Важную роль при формировании биссуса имеют форма и строение дистальной ямки, где образуется прикрепительный диск биссусной нити (рис. 1*Ж*–1*И*; 2*Ж*–2*И*; 3*Ж*–3*И*), которые существенно различаются у разных видов митилид (Pujol, 1967; Price, 1983; Eckroat, Steel, 1993; Vekhova, 2021; Вехова, 2021). Известно, что в биохимическом процессе формирования биссусной нити важную роль играет количество секрета, вырабатываемого каждой из пяти желез ноги. На этот процесс также оказывает влияние скорость его смешивания с помощью многочисленных ресничек и сосочков, выстилающих стенки и дно биссусной бороздки ноги (рис. 1*Д*, 1*Е*, 1*З*, 1*И*; 2*Д*, 2*Е*, 2*З*, 2*И*; 3*Д*, 3*Е*, 3*З*, 3*И*). Образование нового биссуса происходит после поступления продуктов секреции пяти желез в биссусную бороздку и дистальную ямку ноги (Allen et al., 1976; Бергер и др., 1985), посредством сокращения мощной мускулатуры ноги и в результате дальнейшего задубливания фенолами (Allen et al., 1976; Price, 1983; Vekhova, 2021; Вехова, 2021).

Таким образом, биссус митилид имеет неклеточное белковое строение (Waite, 1983, 1997). Это продукт синтеза биохимических веществ (включая коллаген), секретирующихся в пяти железах ноги. В момент образования биссусной нити большое количество продуктов секреции желез попадает через многочисленные протоки в биссусную бороздку и там смешивается ресничками и сосочками, затем происходит фенольное задубливание белкового материала, в т.ч. автозадубливание биссуса (Pujol, 1967; Price, 1983). Предположительно, морфологическое разнообразие в строении биссуса у *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* и *Myt. trossulus* вызвано структурными особенностями секреторного органа, поскольку образование биссусной нити в биссусной бороздке ноги происходит по принципу отливки в фильерах (Vekhova, 2019, 2021; Вехова, 2007, 2021).

Буквенные обозначения на рис. 1, 2 и 3: *бб* – биссусная бороздка ноги, *вн* – вентральная поверхность ноги, *д* – дно биссусной бороздки, *дк* – дистальный конец, *дя* – дистальная ямка, *н* – нога моллюска, *п* – протоки желез, *р* – реснички биссусной бороздки, *ск* – складки биссусной бороздки, *см* – смыкающие складки биссусной бороздки ноги, *сч* – сосочек биссусной бороздки ноги.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность Д.В. Фомину (Центр коллективного пользования Национального научного центра морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН) за помощь в использо-

вании сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss, Sigma 300 VP.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке. Работа поддержана Малакологическим Обществом Лондона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бергер В.Я., Летунов В.Н., Вшевцов Г.В., Саранчова О.Л., 1985. Морфофункциональные и экологические аспекты биссусообразования у мидии (*Mytilus edulis* L.) // Экология обрастания в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР. С. 67–75.

Вехова Е.Е., 2007. Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 86. № 2. С. 154–162.

Вехова Е.Е., 2021. Биссусный аппарат мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*, Bivalvia, Mytilidae) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 483–492.

Золотарев В.Н., 1989. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.

Лукин В.И., Фадеев В.И., 1982. Особенности планирования гидробиологических работ на акваториях большой протяженности // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 13–20.

Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А., 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине: методическое руководство. СПб.: Наука. 400 с.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др., 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Исследования фауны морей. Т. 5. № 13. С. 5–61.

Скарлато О.А., 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 479 с.

Allen J.A., Cook M., Jackson D.J. et al., 1976. Observations on the rate of production and mechanical properties of the byssus threads of *Mytilus edulis* L. // Journal of Molluscan Studies. V. 42. № 2. P. 279–289.

Brown C.H., 1952. Some structural proteins of *Mytilus edulis* // The Quarterly Journal of Microscopical Science. V. 93. P. 487–502.

Bairati A., Vitellaro-Zuccarello L., 1974. The ultrastructure of the byssal apparatus of *Mytilus galloprovincialis*. II. Observations by microdissection and scanning electron microscopy // Marine Biology. V. 28. P. 145–158.

Carter J.G., Harries P.J., Malchus N., Sartori A.F., Anderson L.C., Bieler R., Bogan A.E., Coan E.V., Cope J.C.W., Cragg S.M., Cartìa-March J.R., Hylleberg J., Kelley P., Kleemann K., Kříž J., McRoberts C., Mikkelsen P.M., Pojeta J., Jr., Tëmkin I., Yancey T., Zieritz A., 2012. Illustrated Glossary of the Bivalvia. Treatise online № 48. V. 1. P. 15.

Denny M.W., 1987. Lift as a mechanism of patch initiation in mussel beds // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 113. P. 231–245.

Denny M., Gaylord B., Helmuth B., Daniel T., 1998. The menace of momentum: Dynamic forces of flexible organisms // Limnology and Oceanography. V. 43. № 5. P. 955–968.

Eckroat L.R., Steel L.M., 1993. Comparative morphology of the byssi of *Dreissena polymorpha* and *Mytilus edulis* // American Malacological Bulletin. V. 10. P. 103–108.

Lutaenko K.A., Noseworthy R.G., 2012. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 247 p.

Price H.A., 1983. Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia) // Journal of Molluscan Studies. V. 49. № 1. P. 9–17.

Pujol J.P., 1967. Le complex byssogéne des mollusques bivalves: Histochimie comparee des secretions chez *Mytilus edulis* et *Pinna nobilis* // Bulletin de la Société Lennéenne de Normandie. V. 10. P. 308–332.

Tamarin A., Keller P.J., 1972. An ultrastructural study of the byssal thread forming system in *Mytilus* // Journal of Ultrastructure Research. V. 40. P. 401–416.

Tamarin A. 1975. An ultrastructural study of byssus stem formation in *Mytilus califomianus* // Journal Morphology. V. 145. P. 151–178.

Vekhova E.E., 2006. Reattachment of certain species of mytilid bivalves to various substrates // Russian Journal of Marine Biology. V. 32. № 5. P. 308–311.

Vekhova E.E., 2013. Growth and shell morphology of three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan // Biology Bulletin. V. 40. № 9. P. 728–737.

Vekhova E.E., 2019. The adaptive morphology of byssus in *Mytilus coruscus, Crenomytilus grayanus,* and *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) from the Sea of Japan // Biology Bulletin. V. 46. № 9. P. 1030–1044.

Vekhova E.E., 2021. The byssal apparatus in the Pacific mussel, *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae), from the Sea of Japan // Biology Bulletin. V. 48. № 9. P. 1443–1451.

Waite J., 1983. Adhesion in byssally attached bivalves // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. V. 58. № 2. P. 209–231.

Waite J.H., 1997. Marine bioadhesion: unraveling the chemistry // Journal of The Adhesion Society of Japan. V. 33. № 5. P. 186–194.

Yonge C.M., 1962. On the primitive significance of the byssus in the Bivalvia and its effects in evolution // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 42. № 1. P. 113–125.

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE BYSSAL GROOVE OF THE FOOT IN THREE SPECIES OF MYTILIDS (BIVALVIA, MYTILIDAE) FROM THE SEA OF JAPAN

E. E. Vekhova*

A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

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

Morphological features of the byssal groove of the foot are studied in three mytilid species, *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus modiolus*, common in the Sea of Japan. A comparative analysis shows these species to differ by the length, width and depth of the byssal groove of the foot and certain features of its structure, as well as by the size and shape of the distal depression whence the process of byssal thread formation and attachment disk starts. Morphological features of the byssus in *Myt. coruscus*, *C. grayanus* and *Mod. modiolus* are explained by differences in the structure of the secretory organ.

Keywords: byssus, mussels, *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus*, byssus-forming process

EDN: TELPHL
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 492–517

УДК 576.895.1:598.2

АСПЕКТЫ БИОГЕОГРАФИИ ГЕЛЬМИНТОВ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ У ПТИЦ БАРЕНЦЕВА МОРЯ: ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ГОСТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

© 2022 г. В. В. Куклин*

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

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

Поступила в редакцию 12.02.2021 г.
После доработки 03.03.2021 г.
Принята к публикации 04.03.2021 г.

На сегодняшний день в желудочно-кишечном тракте и других внитренних органах птиц Баренцева моря обнаружено 53 вида гельминтов, циркуляция которых осуществляется в пелагических и прибрежных биоценозах. В представленной работе автором по итогам собственных многолетних исследований и изучения данных научной литературы произведен анализ распространения и гостального распределения этих паразитов в других географических областях. Установлено, что единственным эндемиком Баренцева моря является цестода *Tetrabothrius morschtini.* В Северной Атлантике обнаружено 52 вида, в Северной Пацифике – 48, в Южной Атлантике и в Австрало-Новозеландской области – по 6, в Антарктике – 5, в Южной Пацифике – 4, в бассейне Индийского океана – 3. Анализ позволил определить, что для указанных паразитов характерны 2 основных типа распределения. Амфибореальное распределение, отмеченное у большинства видов, – следствие существования единого трансарктического ареала многих промежуточных и окончательных хозяев гельминтов в Плиоцене, а также следствие дисперсии их инвазионного начала птицами в межледниковые периоды Плейстоцена. Биполярное распределение, характерное для 12 видов, вероятно, обусловлено переносом паразитов из Голарктики окончательными хозяевами в ходе видовой дивергенции или при совершении сезонных миграций. Не исключено, что некоторые виды гельминтов переселились вместе с окончательными хозяевами из приантарктических районов в Голарктику. Проведена оценка роли ключевых эволюционно-экологических факторов (мобильность окончательных хозяев, наличие промежуточных хозяев, продолжительность жизни половозрелых стадий гельминтов), определяющих закономерности биогеографии различных паразито-хозяинных комплексов.

Ключевые слова: паразитические черви, морские птицы, биоразнообразие, фауногенез, Арктика
DOI: 10.31857/S0044513422030072

В морских экосистемах (включая арктические) круг хозяев и ареалы паразитов, как правило, ограничены генеалогическими и экологическими связями. При этом гельминтофауна каждого вида животных обычно имеет мозаичную структуру и может включать и автохтонные, и аллохтонные компоненты с разными типами распространения – от повсеместного до локально-очагового. Особенности распределения могут быть связаны с эволюционной историей паразитов и хозяев, абиотическими условиями среды в разных районах, степенью подвижности окончательных хозяев и особенностями жизненных циклов гельминтов. Исследования в области познания путей и направлений расселения гельминтов и на региональном, и на глобальном уровнях представляют большой интерес.

С учетом сложной геологической и ледниковой истории Баренцева моря вопросы географии биоты (включая паразитов) в указанном регионе требуют тщательного и детального рассмотрения. С одной стороны, современный биологический режим Баренцева моря почти полностью определяется привносимыми водами Северной Атлантики, с другой – около 75% разнообразия северо-атлантической биоты составляют виды северо-тихоокеанского происхождения (Golikov et al., 1990). В значительной степени состав и структура фауны и в Северной Атлантике, и в Северной Пацифике формировались под влиянием долговременных и крупномасштабных геологических событий Плиоцена-Плейстоцена. Изменяющиеся во времени и в пространстве условия среды неизбежно влияли, в том числе, на встречаемость, пути циркуляции и распределение гельминтов морских птиц.

Паразитофауне морских птиц в плане изучения исторической биогеографии до определенного времени уделялось незначительное внимание. Лишь на рубеже XX–XXI столетий рост объема первич-

ного материала и использование современных методов эмпирических и филогенетических исследований позволили определить базовые временны́е рамки и эволюционно-экологические механизмы формирования паразитофауны птиц в Голарктике (концепция арктических рефугиумов) (Hoberg, Adams, 2000). Анализ современных данных по паразитам баренцевоморской орнитофауны может существенно расширить представление о биогеографии гельминтов, циркулирующих в морских биоценозах.

Основная цель представленной работы – зоогеографический анализ распространения гельминтов птиц, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе и циркулирующих в морских экосистемах, определение закономерностей и наиболее вероятных причин географического распределения различных паразито-хозяинных комплексов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При проведении зоогеографической ревизии проанализирована информация о встречаемости гельминтов птиц с морскими жизненными циклами, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе (по результатам собственных исследований автора), в других географических областях (Северная и Южная Атлантика, Северная и Южная Пацифика, бассейн Индийского океана, Австралия и Новая Зеландия, Антарктика) (по материалам научной литературы). Учитывались сообщения о регистрации как половозрелых стадий паразитов, так и их личинок в промежуточных хозяевах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные результаты исследования представлены в табл. 1. Согласно полученным данным, из 53 рассмотренных видов в качестве единственного эндемика Баренцева моря можно выделить цестоду *Tetrabothrius morschtini*. 52 вида гельминтов зарегистрировано в Северной Атлантике, 48 – в Северной Пацифике. Встречаемость изученных паразитов в других регионах была не столь массовой (в Южной Атлантике и Австрало-Новозеландской области отмечено по 6 видов, в Антарктике – 5, в Южной Пацифике – 4 вида, в бассейне Индийского океана – 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку Баренцево море освободилось от ледникового покрова лишь около 9 тыс. лет назад (Иванова и др., 2016), правомочно предположить, что в этом регионе паразито-хозяинные комплексы в своем подавляющем большинстве представляют собой следствие экспансии из Северной Атлантики в постледниковый период. В свою очередь, амфибореальное распространение многих видов гельминтов – это результат трансарктического расселения их промежуточных и окончательных хозяев в Плиоцене после открытия Берингова пролива. В условиях свободного сообщения Северной Атлантики, Полярного бассейна и Северной Пацифики в указанный период в трех океанах сформировались общие группировки разных видов морской биоты. Это, по всей видимости, способствовало широкой и активной дисперсии инвазионного начала паразитов многих морских животных (в том числе и птиц) и их распространению в пределах трансарктического ареала хозяев (Галактионов, 2016; Hoberg, Adams, 2000). В ряде случаев для гельминтов птиц, переселившихся в новые районы, в местных экосистемах уже имелись подходящие промежуточные хозяева – в частности, атлантические прибрежные и пелагические ракообразные, имеющие общее происхождение с тихоокеанскими формами, но уже прошедшие определенные этапы дивергенции (Цветкова, 1975; D'Amato et al., 2008; Spiridonov, Casanova, 2010; Hou, Sket, 2016). Похолодание в конце Плиоцена, сопровождавшееся развитием ледников, морскими регрессиями и восстановлением Берингийского моста суши, привело к фрагментации ареалов большинства видов животных. В Плейстоцене колебательный характер климата (чередование периодов оледенений и относительно теплых межледниковых эпох) был причиной того, что в развитии биоты и паразито-хозяинных комплексов этапы относительной изоляции (в ледниковых рефугиумах) сменялись эпизодическими расселениями на освободившиеся территории. Соответственно, обмен фаунами между Северной Атлантикой и Северной Пацификой неоднократно возобновлялся, причем между представителями предыдущих и последующих этапов переселения возникали новые контакты. Это было характерно для многих групп, в число которых входили и промежуточные хозяева гельминтов (полихеты, ракообразные, моллюски, рыбы) (Laakkonen et al., 2020), и их окончательные хозяева – морские птицы (Morris-Pocock et al., 2008; Sonsthagen et al., 2012; Tigano et al., 2015; Sauve et al., 2019).

Амфибореальному распространению многих гельминтов в результате многократной дисперсии их инвазионного начала птицами в Плиоцене и в межледниковые периоды Плейстоцена во многом способствовала и высокая продолжительность жизни половозрелых стадий многих из этих паразитов – прежде всего цестод и скребней (Denny, 1969; Thompson, 1985). Поэтому диверсификация между атлантическими и тихоокеанскими изолятами у многих форм отражает лишь их внутривидовую изменчивость и не продвинулась дальше появления подвидов или географических рас (Hoberg, 1984b; Muzaffar et al., 2007; Gonchar, Galaktionov, 2017).

Таблица 1. Встречаемость гельминтов, обнаруженных в птицах Баренцева моря, у птиц в других географических районах

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Trematoda *Cryptocotyle lingua* (Lühe 1899)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш, гагарка, атлантический чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра	Серебристая чайка, морская чайка, сизая чайка, моевка, хохотунья, клуша, озерная чайка, гагарка, красношейная поганка, полярная гагара, скопа (Nicoll, 1923; Pemberton, 1963; Threlfall, 1968, 1968a; Bakke, 1972; Eydal et al., 1994; Kinsella et al., 1996; Daoust et al., 1998; Forrester, Spalding, 2003; Sanmartin et al., 2005)	–	Восточно-сибирская чайка, тихоокеанская чайка, сизая чайка, чернохвостая чайка, бургомистр, серокрылая чайка, очковый чистик (Белогуров и др., 1968; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Yamaguti, 1939; Ching, 1960; Lee et al., 2020)	–	–	–	–
Cryptocotyle concavum (Creplin 1825)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш	Сизая чайка, хохотунья, клуша, озерная чайка, полярная гагара, хохлатый баклан, обыкновенная гага (Nicoll, 1923; Pemberton, 1963; Bakke, 1972; Daoust et al., 1998; Borgsteede et al., 2005; Sanmartin et al., 2005)	–	Метацеркарии – в трехиглой колюшке *Gasterosteus aculeatus* (Wotton, 1957)	–	–	–	–
Himasthla larina (=*littorinae*) (Stunkard, 1966) Ishkulov et Kuklin 1998	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр	Серебристая чайка (эксперимент), партениты – в гастроподах рода *Littorina*, метацеркарии – в мидиях *Mytlus edulis* (Stunkard, 1966)	–	Партениты – в гастроподах *Littorina sitkana* (К.В. Галактионов, личное сообщение)	–	–	–	–
Himasthla leptosoma (Creplin, 1829) Dietz, 1909	Морской песочник	Серебристая чайка, озерная чайка, травник, большой улит, чернозобик, перевозчик, исландский песочник (Rayski, Fahmy, 1962; Loos-Frank, 1967; Threlfall, 1967; Creutz, Gottschalk, 1969)	–	Чернозобик, черная камнешарка (Schmidt, Neiland, 1968; Ching, 1990)	–	–	Малый веретенник (Allison, 2001)	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Gymnophallus deliciosus (Olsson, 1893)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, гага-гребенушка	Серебристая чайка, морская чайка, полярная чайка, бургомистр, хохотунья, клуша, сизая чайка (Odhner, 1905; Nicoll, 1923; Pemberton, 1963; Threlfall, 1967, 1968, 1968a; Bakke, 1972; Fraser, 1974; Brinkmann, 1975; Sanmartin et al., 2005)	–	Серебристая чайка, западная чайка, конюга-крошка, турпан, каменушка; метацеркарии – в мидиях *Mytlus edulis* (Алексеев, Сметанина, 1970; Белогуров и др., 1968; Леонов и др., 1963; Reish, 1950; Ching, 1991)	–	–	–	Доминиканская чайка, белая ржанка, южнополярный поморник (Jones, William, 1968; Hoberg, 1984c; Zdzitowiecki et al., 1989)
Gymnophallus choledochus (Odhner, 1900)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка	Серебристая чайка, морская чайка, сизая чайка, обыкновенная гага, гага-гребенушка, пеганка, пестроносый турпан, синьга, кулик-сорока; спороцисты – в бивальвиях *Cerastoderma edule*, метацеркарии – в полихетах *Diopatra neapolitana* (Odhner, 1905; Loos-Frank, 1969; Bishop, Threlfall, 1974; Brinkmann, 1975; Bourgeois, 1980; Rangel, Santos, 2009; Feis et al., 2015; Skirnisson, 2015)	–	–	–	–	–	–
Gymnophallus somateriae (Levinsen, 1881) Odhner, 1900	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, морской песочник	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, синьга, пеганка; спороцисты и метацеркарии – в бивальвиях *Macoma balthica* (Odhner, 1905; Loos-Frank, 1971; Pekkarinen, Ching, 1994; Borgsteede et al., 2005)	–	Синьга, пестроносый турпан, морянка, исландский гоголь; спороцисты и метацеркарии – в бивальвиях рода *Macoma* (Ching, 1973, 1991)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Gymnophallus bursicola (Odhner, 1900)	Гага-гребенушка	Обыкновенная гага, синьга, пестроносый турпан, морянка (Odhner, 1905; Brinkmann, 1956; Bourgeois, 1980; Skirnisson, 2015)	–	Турпан, синьга (Yamaguti, 1939)	–	–	–	–
Parvatrema affinis (Jameson, Nicoll, 1913) James, 1964	Кулик-сорока	Серебристая чайка, полярная крачка, кулик-сорока, кряква (эксперимент), метацеркарии – в бивальвиях *Macoma balthica* (Зеликман, 1953; Swennen, Ching, 1974)	–	Бургомистр, тихоокеанская чайка, моевка, речная крачка, обыкновенная гага, морянка, метацеркарии – в бивальвиях *Macoma balthica* (Орловская, Леонов, 1975; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Атрашкевич и др., 2005; Pekkarinen, Ching, 1994)	–	–	–	–
Parvatrema borealis (Stunkard, Uzmann, 1958)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага, спороцисты и метацеркарии – в бивальвиях *Gemma gemma* (Stunkard, Uzmann, 1958; Stunkard, 1962)	–	Перепончатопалый улит, спороцисты и метацеркарии – в бивальвиях *Gemma gemma*, *Nutricola tantilla* и в полихетах *Nereis* (*Neanthei*) *succinea* (Oglesby, 1965; Ching, 1990, 1991)	–	–	–	–
Parvatrema margaritense (Ching, 1982) Galaktionov, Irwin, Saville, 2006	Морской песочник	Серебристая чайка, обыкновенная гага (эксперимент) (Galaktionov et al., 2006)	–	Метацеркарии – в гастроподах *Margarites costalis*, *M. helicinus*, *M. pupillus* (Ching, 1982)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Ornithobilharzia canaliculata (Rudolphi, 1819)	Западно-сибирская чайка	Хохотунья, делавэрская чайка, черноголовая чайка, речная крачка, партениты – в гастроподах *Batillaria minima* (Леонов, 1958; Lauer, Fried, 1975; Lockyer et al., 2003; Sanmartin et al., 2005)	Доминиканская чайка (Gonzales-Acuña et al., 2009)	Западная чайка (Brant, 2017)	–	Аденская чайка (Wittenberg, Lendy, 1967)	Доминиканская чайка (Rind, 1984)	–
Renicola somateriae (Belopolskaja, 1952)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка	Обыкновенная гага, гага-гребенушка (Skirnisson, Jonson, 1996; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага, морянка (Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965)	–	–	–	–
Microphallus pygmaeus (Levinsen, 1881) Odhner, 1905	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, обыкновенная гага, морской песочник	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, синьга, серебристая чайка (Леонов, 1958; Nicoll, 1923; Brinkmann, 1956; Deblock, Tran Van Ky, 1966; Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	–	–	–	–	–	–
Microphallus pseudopygmaeus (Galaktionov, 1980)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, морской песочник	Обыкновенная гага, стеллерова гага (Галактионов, 2009)	–	Обыкновенная гага, морянка, каменушка; метацеркарии – в гастроподах *Falsingula athera*, *Littorina sitkana*, *Boreocyngula martini* (Атрашкевич и др., 2008; Галактионов, 2009; Ching, 1961)	–	–	–	–
Microphallus triangulatus (Galaktonov, 1984)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага (Galaktionov et al., 2012)	–	Обыкновенная гага (Galaktionov et al., 2012)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Microphallus piriformes (Odhner, 1905) Galaktionov, 1983	Серебристая чайка, морская чайка, морской песочник	Серебристая чайка, кулик-сорока (Galaktionov et al., 2012)	–	–	–	–	–	–
Microphallus similis (Jaegerskioeld, 1900)	Серебристая чайка, морская чайка	Серебристая чайка, морская чайка, клуша, озерная чайка, пестроносая крачка, кулик-сорока, чернозобик, исландский песочник, обыкновенная гага, синьга (Леонов, 1958; Nicoll, 1923; Rayski, Fahmy, 1962; Deblock, Tran Van Ky, 1966)	–	Тихоокеанская чайка, серокрылая чайка, морской песочник, чернозобик; метацеркарии – у краба *Cancer magister* (Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965; Орловская, Леонов, 1975; Ching, 1965, 1991; Galaktionov et al., 2012)	–	–	–	–
Maritrema arenaria (=*gratiosum*) (Hadley, Castle, 1940)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр	Серебристая чайка, хохотунья, камнешарка, обыкновенная гага; метацеркарии – в усоногих раках *Semibalanus balanoides* (Hadley, Castle, 1940; Irwin, Prentice, 1976; Borgsteede et al., 2005; Sanmartin et al., 2005)	–	Исландский гоголь, камнешарка; метацеркарии – в усоногих раках *Balanus glandula* (Ching, 1978)	–	–	Новозеландский кулик-сорока, малый веретенник (Allison, 2000, 2001)	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Maritrema echinocirrata (=*eroliae*) (Leonov, 1958)	Серебристая чайка	Серебристая чайка, клуша, речная крачка, пестроносая крачка (Леонов, 1958)	Камнешарка, белолобый зуек, доминиканская чайка (Deblock, Canaris, 1992; Canaris et al., 2003; Gonzales-Acuña et al., 2009)	Чернозобик, горный дупель (Uchida et al., 1991)	–	–	Камнешарка, красношапочный зуек (Deblock, Canaris, 1996)	–
Maritrema linguilla (Jägerskiöld, 1909)	Морской песочник	Морской песочник, перевозчик, хохотунья; метацеркарии – в амфиподах *Ampithoe rubricata* и в мокрицах *Ligia oceanica* (Deblock, Tran Van Ky, 1966; Benjamin, James, 1987; Sanmartin et al., 2005)	–	Морской песочник (Белогуров, 1965)	–	–	–	–
Levinseniella propinqua (Jägerskiöld, 1907)	Морской песочник	Хохотунья, песочник-крошка, пятнистый перевозчик, кулик-сорока, галстучник, перепончатопалый галстучник, зуек Вильсона, обыкновенная гага; метацеркарии – в крабах *Carcinus maenas* (Rankin, 1939; Cable et al., 1960; Sanmartin et al., 2005; Skirnisson, 2015)	Камнешарка, белолобый зуек (Canaris et al., 2003)	Глупыш, тихоокеанская чайка, морянка, каменушка, сибирский пепельный улит, черная камнешарка, галстучник, американская ржанка (Губанов, 1952; Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965; Ching, 1960, 1965; Deblock, Rausch, 1972)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Tristriata anatis (Belopolskaja, Skrjabin, 1953)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, стеллерова гага	Обыкновенная гага, песец (Skirnisson et al., 1993; Gonchar, Galaktionov, 2017)	–	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, морянка, морская чернеть, каменушка, пестроносый турпан (Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965; Frame, 1969; Gonchar, Galaktionov, 2017)	–	–	–	–
Catatropis verrucosa (Frölich, 1789) Odhner, 1905	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага, гага-гребенушка (Odhner, 1905; Borgsteede et al., 2005; Skirnisson, 2015)	–	Американский бекасовидный веретенник (Бондаренко, Контримавичус, 1999)	–	–	–	–
Parapronocephalum symmetricum (Belopolskaja, 1952)	Морской песочник	Метацеркарии – в гастроподах р. *Littorina* (James, 1969; Irwin et al., 1989)	–	–	–	–	–	–
Cestoda *Alcataenia armillaris* (Rudolphi, 1810)	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, моевка	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, гагарка (Ransom, 1909; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)	–	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, очковый чистик, тихоокеанский чистик, тупик-носорог, ипатка, конюга-крошка, серокрылая чайка (Кротов, Делямуре, 1952; Белопольская, 1963; Сметанина, 1979; Hoberg, 1984)	–	–	–	–
Alcataenia campylacantha (Krabbe, 1869)	Атлантический чистик, тупик	Тонкоклювая кайра, атлантический чистик (Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009; Haukisalmi, 2015)	–	Атлантический чистик, очковый чистик, тихоокеанский чистик (Белопольская, 1963; Сметанина, 1979; Hoberg, 1984a)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Alcataenia dominicana (Railiet, Henry, 1912)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, западносибирская чайка, толстоклювая кайра	Серебристая чайка, хохотунья, сизая чайка, черноголовая чайка, озерная чайка, морской голубок (Корнюшин, Гребень, 2012; Pomeroy, Burt, 1964)	Доминиканская чайка (Labriola, Suriano, 2001)	Серебристая чайка, чернохвостая чайка, озерная чайка, обыкновенная крачка; личинки – у супралиторальной талитриды *Traskorchestia ochotensis* и у гаммарид *Locustogammarus locustoides* и *Spinulogammarus ochotensis* (Белогуров и др., 1968; Атрашкевич и др., 2005)	Доминиканская чайка (Gonzales-Acuña et al., 2009)	–	–	Доминиканская чайка (Zdzitowiecki, Cielecka, 1984; Georgiev et al., 1996)
Alcataenia larina (Krabbe, 1869)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш, атлантический чистик, тупик	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, клуша, сизая чайка, тупик (Baer, 1956; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1968a; Muzaffar et al., 2007; Haukisalmi, 2015)	–	Обыкновенная крачка, длиннохвостый поморник, моевка, красноногая говорушка, серокрылая чайка, глупыш, большая и малая конюги, обыкновенный старик (Белогуров и др., 1968; Schiller, 1951; Hoberg, 1984b)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Anomotaenia micracantha micracantha (Krabbe, 1869)	Серебристая чайка, бургомистр, моевка	Тонкоклювая кайра, серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, полярная чайка, хохотунья, клуша, сизая чайка, озерная чайка (Baer, 1956; Pemberton, 1963; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1968, 1971; Bakke, 1985; Sanmartin et al., 2005; Muzaffar, 2009)	–	Моевка, красноногая говорушка (Schiller, 1951)	–	–	–	Доминиканская чайка (Zdzitowiecki, Cielecka, 1984)
Neovalipora sp. (*parvispinae* ?)	Толстоклювая кайра	Полярная гагара, краснозобая гагара, обыкновенная гага (Kinsella, Forrester, 1999; Haukisalmi, 2015; Skirnisson, 2015)	–	Чернозобая гагара, белоклювая гагара (Регель, 2008)	–	–	–	–
Fimbriarioides intermedia (Fuhrmann, 1913)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага, гага-гребенушка; цистицеркоиды – в усоногих раках *Semibalanus balanoides* (Schiller, 1955; Регель, 2008)	–	Куриный гусь (Meggritt, 1933)	–	–
Lateriporus teres (Krabbe, 1869)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	–	Гага-гребенушка; морянка (Schiller, 1955)	–	–	–	–
Arctotaenia tetrabothrioides (Loennberg, 1890)	Серебристая чайка, бургомистр, морской песочник	Морской песочник, чернозобик (Baer, 1956, 1962)	–	Кулик-лопатень (Юрпалова, Коновалов, 1969)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Laricanthus lateralis (Mayhew, 1925)	Серебристая чайка, бургомистр, западносибирская чайка	Серебристая чайка, клуша, сизая чайка (Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967; Bakke, 1985)	–	Серебристая чайка, бургомистр, сизая чайка; метацестоды – в амфиподах *Eogammarus schmidti* и *Monoporea* sp. (Белогуров и др., 1968; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Регель, 2008)	–	–	–	–
Microsomacanthus diorchis (Fuhrmann, 1913)	Обыкновенная гага, стеллерова гага, бургомистр, моевка, морской песочник, полярная крачка	Обыкновенная гага, свиязь (Baer, 1962; Bishop, Threlfall, 1974; Haukisalmi, 2015; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага (Galkin et al., 2008)	–	–	–	–
Microsomacanthus ductilis (Linton, 1927)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, западносибирская чайка, тонкоклювая кайра, полярная крачка	Серебристая чайка, морская чайка, полярная чайка, бургомистр, клуша, хохотунья, сизая чайка, обыкновенная гага (Baer, 1956; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968a; Bakke, 1985; Sanmartin et al., 2005; Skirnisson, 2015)	–	Серебристая чайка, бургомистр, сизая чайка, бонапартова чайка; метацестоды – в амфиподах *Lagunogammarus setosus* (Бондаренко, Контримавичус, 1999; Регель, Атрашкевич, 2008; Uchida et al., 1991)	–	–	–	–
Microsomacanthus jaegerskioeldi (Fuhrmann, 1913)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, очковая гага, каменушка, морянка (Schiller, 1955a; Galkin et al., 2006)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Microsomacanthus microsoma (Creplin, 1829)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, стеллерова гага, бургомистр, глупыш, морской песочник	Обыкновенная гага (Haukisalmi, 2015; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, очковая гага (Галкин, Регель, 2010)	–	–	–	–
Microsomacanthus somateriae (Ryzhikov, 1965)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага; метацестоды – в амфиподах *Lagunogammarus setosus* (Регель, Атрашкевич, 2008)	–	–	–	–
Wardium cirrosa (Krabbe, 1869)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, глупыш	Серебристая чайка, морская чайка, клуша, хохотунья, сизая чайка, озерная чайка (Pemberton, 1963; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968a; Bakke, 1985; Sanmartin et al., 2005)	–	Дальневосточная чайка (Кротов, Делямуре, 1952)	–	–	–	–
Wardium fryei (Mayhew, 1925)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр	Серебристая чайка (Pomeroy, Burt, 1964; Threlfall, 1968)	–	Дальневосточная чайка, моевка, красноногая говорушка, серокрылая чайка, сизая чайка; цистицеркоиды – в полихетах *Alitta brandti* и *Nereis vexillosa* (Бондаренко, 1997; Бондаренко, Пяткявичюте, 1998; Бондаренко, Контримавичус, 1999, 2006)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Tetrabothrius cylindraceus (Rudolphi, 1819)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, полярная чайка, клуша, хохотунья, тонкоклювая кайра, краснозобая гагара, большая поганка (Baer, 1956, 1962; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968, 1971; Haukisalmi, 2015; Parejo et al., 2015)	Доминиканская чайка (Diaz et al., 2011)	Серебристая чайка, серокрылая чайка, моевка, западная чайка, чернохвостая чайка (Белогуров и др., 1968; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Uchida et al., 1991; Hoberg et al., 1995)	Доминиканская чайка (Gonzales-Acuña et al., 2009)	–	–	Антарктический поморник (Odening, 1982)
Tetrabothrius erostris (Loennberg, 1889)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, западносибирская чайка, толстоклювая кайра, короткохвостый поморник	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, полярная чайка, клуша, хохотунья, озерная чайка, тонкоклювая кайра (Baer, 1956, 1962; Pemberton, 1963; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968a, 1971; Sanmartin et al., 2005)	–	Тихоокеанская чайка, сизая чайка, чернохвостая чайка, обыкновенная крачка (Белогуров и др., 1968; Uchida et al., 1991)	–	Крачка Берга (Shipley, 1903)	–	–
Tetrabothrius immerinus (Abilgaard, 1790)	Серебристая чайка, моевка	Тонкоклювая кайра, атлантический чистик, полярная гагара, краснозобая гагара (Baer, 1962; Kinsella, Forrester, 1999; Haukisalmi, 2015)	–	Краснозобая гагара, западно-американская поганка, сероще-кая поганка (Белогуров, 1965; Stock, Holmes, 1988)	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Tetrabothrius jaegerskioeldi (Nybelin, 1916)	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, атлантический чистик	Атлантический чистик (Nybelin, 1916; Baer, 1956)	–	Тонкоклювая кайра, атлантический чистик, очковый чистик, тихоокеанский чистик, длинноклювый пыжик, тупик-носорог, серокрылая чайка, берингов баклан (Хоберг, 1992; Hoberg, 1979; Hoberg, Soudachanh, 2020)	–	–	–	–
Tetrabothrius minor (Loennberg, 1893)	Глупыш	Глупыш, большой пестробрюхий буревестник, средиземноморский буревестник (Baer, 1956, 1962; Riley, Owen, 1975; Foster et al., 1996; Hervias et al., 2013)	–	Глупыш, серая вилохвостая качурка (Темирова, Скрябин, 1978)	Галапагосский альбатрос, антарктический буревестник (Темирова, Скрябин, 1978; Mariaux et al., 2017)	–	–	–
Tetrabothrius morschtini (Muravijova, 1968)	Бургомистр, моевка	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Nematoda *Seuratia shipleyi* (Stossich, 1900)	Обыкновенная гага	Тупик, большой поморник, большой пестробрюхий буревестник, средиземноморский буревестник (Threlfall, 1971; Alvarez et al., 1988; Foster et al., 1996; Hervias et al., 2013)	Большой поморник, большой пестробрюхий буревестник, обыкновенный буревестник (Hoberg, Ryan, 1989; de Melo et al., 2012)	Ипатка (Хоберг, 1992)	Темноспинный альбатрос, большой фрегат, белошейный тайфунник (Vassart, Meline, 1988; Langston, Hillgarth, 1995; Diaz et al., 2007)	–	24 вида птиц (альбатросы, фрегаты, буревестники, антарктический глупыш, крачки) (Mawson et al., 1986)	Светлоспинный дымчатый альбатрос (Mawson, 1953)
Stegophorus stellaepolaris (Parona, 1901)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш, атлантический чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, обыкновенная гага, гага-гребенушка	Гагарка, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, тупик, глупыш, большой пестробрюхий буревестник, моевка (Baer, 1956; Threlfall, 1971; Foster et al., 1996; Olafdottir et al., 1996; Muzaffar, 2009)	–	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, чернохвостая чайка, белоспинный альбатрос (Алексеев, Сметанина, 1968; Хоберг, 1992; Nagasawa et al., 1998; Iwaki et al., 2006)	–	–	Тонкоклювый буревестник (Mawson et al., 1986)	–

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Stegophorus stercorarii (Leonov, Sergeeva, Zimbaluk, 1966)	Атлантический чистик	Песцы, поедавшие мертвых глупышей (Skirnisson et al., 1993)	–	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, ипатка, старик, большая конюга, конюга-крошка, белобрюшка, глупыш, длиннохвостый поморник (Леонов и др., 1966; Алексеев, Сметанина, 1968; Белогуров и др., 1968; Хоберг, 1992; Yokohata, 2002)	–	–	–	–
Acanthocephala *Polymorphus phippsi* (Kostylew, 1922)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, обыкновенная гага, гага-гребенушка, стеллерова гага, полярная крачка	Обыкновенная гага (Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага, очковая гага, гага-гребенушка, берингов баклан, толстоклювая кайра, ипатка; акантеллы – в амфиподах *Lagunogammarus setosus* (Хохлова, 1986; Атрашкевич, 2009; Атрашкевич и др., 2005)	–	–	–	–
Profilicollis botulus (van Cleave, 1916)	Обыкновенная гага, морской песочник	Обыкновенная гага; акантеллы – в крабах *Carcinus maenas* (Clarc et al., 1958; Bishop, Threlfall, 1974; Thompson, 1985; Borgsteede et al., 2005; Skirnisson, 2015)	–	Турпан, пестроносый турпан, синьга, обыкновенный гоголь, исландский гоголь, морская чернеть; акантеллы – у краба *Hemigrapsus oregonensis* (Bourgeois, Threlfall, 1982; Ching, 1989)	–	–	–	–

T. morschtini – единственный вид цестод, который пока отмечался исключительно в Баренцевоморском регионе. Распространение этих гельминтов, возможные пути их видообразования и формирования связей с окончательными хозяевами были проанализированы ранее (Куклин и др., 2020). Валидность *T. morschtini* требует детального подтверждения на основании молекулярно-генетических методов. Кроме того, нельзя исключить, что инвазия этими паразитами может быть характерна для чаек в центральном и восточном секторах Российской Арктики, где интенсивность паразитологических исследований до настоящего времени остается незначительной.

В то же время 4 вида трематод (*Gymnophallus choledochus*, *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes* и *Paraprionocephalum symmetricum*), зарегистрированных в птицах Баренцева моря, отмечены в Северной Атлантике, но не найдены в северной части Тихого океана (табл. 1). Причины эндемичности атлантических микрофаллид группы “pygmaeus” (ускоренные темпы видообразования на фоне узкой специфичности к промежуточным хозяевам, кратких сроков жизни половозрелых стадий в окончательных хозяевах и прерывания потока генов в ледниковые периоды) детально обсуждались и анализировались в работах Галактионова и соавторов (Галактионов, 2016; Galaktionov et al., 2012). По остальным видам пока полной ясности нет. Можно лишь отметить, что в генетической структуре различных североатлантических популяций *G. choledochus* (Дания, Нидерланды, Ирландия, Франция, Марокко) не выявлено заметных различий, что может быть связано с недавней колонизацией региона, а также высокой численностью и подвижностью окончательных хозяев (обыкновенных гаг), обеспечивающих эффективный поток генов между популяциями (Feis et al., 2015). Сообщения о находках марит *P. symmetricum* в птицах Северной Атлантики на сегодняшний день отсутствуют, хотя личинки этих трематод в промежуточных хозяевах (гастроподах рода *Littorina*) регистрировались неоднократно (табл. 1).

Особое внимание следует уделить гельминтам баренцевоморских птиц, которые отмечены в Южном полушарии, а также их окончательным хозяевам. К настоящему времени известно о находках 12 видов таких паразитов (табл. 1). Для 6 из них в качестве окончательного хозяина зарегистрирована доминиканская чайка (*Larus dominicanus*), причем для трех видов она является единственным дефинитивным хозяином. По всей видимости, это связано с тем, что доминиканская чайка имеет северо-атлантическое происхождение. Согласно данным молекулярно-генетических исследований, вид *L. dominicanus* имел общего предка с атлантической клушей (*Larus fuscus*), а дивергенция этих видов произошла 241 тыс. лет назад (Liebers-Helbig et al., 2010; de Mendosa et al., 2012). Впоследствии доминиканская чайка переселилась в Южное полушарие и в настоящее время обитает там на всех основных континентах (Южная Америка, Австралия, Антарктида). Вероятно, для некоторых представителей гельминтофауны этих птиц, “унаследованной” от предковой северо-атлантической формы, в Южном полушарии нашлись подходящие промежуточные хозяева (двустворчатые моллюски для трематод *Gymnophallus deliciosus*, пелагические ракообразные для цестод *Alcataenia dominicana* и т.д.), что позволило паразитам успешно циркулировать в новых географических областях. При этом впоследствии некоторые гельминты смогли “освоить” и новых окончательных хозяев (ржанки, поморники – табл. 1), имеющих трофические связи с промежуточными.

У нескольких видов трематод, найденных в Южном полушарии (*Himasthla leptosoma*, *Levinseniella propinqua*, представители р. *Maritrema*), роль окончательных хозяев играют различные виды куликов. Практически все эти гельминты были найдены у птиц, прилетающих в Южное полушарие на зимовку после гнездового периода, проводимого в полярных широтах Палеарктики и Неарктики (камнешарка (*Arenaria interpres*), малый веретенник (*Limosa lapponica*)) (Гладков и др., 1986). Однако некоторые из них зарегистрированы и у птиц, ведущих оседлый образ жизни в Южном полушарии, – в частности, *Maritrema echinocirrata* (=*eroliae*) и *L. propinqua* у белолобого зуйка (*Charadrius marginatus*) в Намибии, а также *Maritrema arenaria* (=*gratiosum*) у новозеландского кулика-сороки (*Haematopus finschi*) в Новой Зеландии. Возможно, что ситуация с распространением этих трематод в чем-то аналогична той, что была описана выше – для некоторых заносимых перелетными куликами паразитов из Северного полушария в районах зимовки птиц оказались в наличии все необходимые условия для реализации жизненных циклов (прежде всего промежуточные и окончательные хозяева из представителей аборигенной фауны). Однако для проверки этой гипотезы необходимы экспериментальные исследования по определению сроков жизни марит указанных трематод в окончательных хозяевах, а также паразитологическое обследование потенциальных промежуточных хозяев в разных областях Южного полушария. Вполне возможно, что “экспорт” паразитофауны из бореальных районов в Южное полушарие за счет переноса перелетными птицами имеет место и в настоящее время, если принять во внимание пути миграций ряда представителей северной орнитофауны – в частности, уже упомянутых куликов, а также полярных крачек (Зубакин, 1988; Волков и др., 2017).

Анализ распределения и встречаемости у окончательных хозяев в Южном полушарии цестод *Tetrabothrius minor*, а также нематод *Seuratia shipleyi* и *Stegophorus stellaepolaris* пока не позволяет сде-

лать однозначных выводов об исторических маршрутах этих гельминтов. Можно лишь отметить, что в Южном полушарии в подавляющем большинстве случаев все три вышеупомянутых вида регистрировались у представителей отряда трубконосых (Procellariiformes) (табл. 1). С учетом монофилетичности этой группы (Double, 2003) и того факта, что около 70% видов и более 80% особей трубконосых гнездятся в Южном полушарии (Hamer, 2019), вполне возможно, что происхождение *T. minor*, *S. shipleyi* и *S. stellaepolaris* связано с приантарктическими областями. В бореальные районы Северного полушария эти паразиты могли быть занесены окончательными хозяевами, прежде всего буревестниками и предковыми формами атлантического глупыша после дивергенции северного и южного видов в Плиоцене (около 2. 95 млн лет назад) (Kerr, Dove, 2013). В Арктике и Субарктике впоследствии мог произойти горизонтальный переход гельминтов на новых окончательных хозяев, и в настоящее время эту роль для них могут играть птицы, не имеющие близких филогенетических связей с исходными дефинитивными хозяевами (табл. 1). Но следует подчеркнуть, что прямых доказательств этого предположения на текущий момент не имеется.

Гельминты, использующие в баренцевоморском регионе в качестве окончательных хозяев морских уток (Anseriformes, Mergini), в Южном полушарии полностью отсутствуют. Это вполне объяснимо, поскольку из представителей этой группы птиц южнее экватора обитает лишь бразильский крохаль (*Mergus octosetaceus*) – очень немногочисленный вид, к тому же перешедший к жизни на пресных водоемах (Silveira, Bartmann, 2001). В таких условиях реализация жизненных циклов паразитов, специфичных для морских уток, невозможна.

Наименьшее количество гельминтов, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе, отмечено у птиц в бассейне Индийского океана. Этот факт достаточно предсказуем с учетом комплекса абиотических условий Индо-Вестпацифики, стабильности среды на протяжении разных геологических эпох и своеобразия морской фауны, включающей большое количество эндемиков. Одинаково успешная циркуляция и в бореальных, и в тропических областях возможна лишь для немногих паразитов с высокой степенью толерантности к абиотическим условиям среды и использующих в качестве промежуточных и окончательных хозяев широкий круг животных. Следует также учесть, что находки цестод *Fimbriarioides intermedia* и *Tetrabothrius erostris* в бассейне Индийского океана были единичными, а заражение трематодами-кровепаразитами *Ornithobilharzia canaliculata*, отмеченное у аденских чаек (*Ichthyaetus hemprichii*) в Красном море, могло произойти в бассейне Средиземного моря во время кочевок птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распространения гельминтов птиц, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе и циркулирующих в морских биоценозах, позволил определить, что большинство из них имеют амфибореальное распределение. По всей видимости, это следствие существования единого трансарктического ареала многих промежуточных и окончательных хозяев гельминтов в Плиоцене после открытия Берингова пролива, а также схожести абиотических условий в Северной Атлантике и в Северной Пацифике в указанный период. В дальнейшем в связи с развитием в Арктическом бассейне ледников, восстановлением Берингийского моста суши и океаническими регрессиями атлантические и тихоокеанские популяции паразитов и хозяев оказались разделены, хотя поток генов между ними мог возобновляться в межледниковые периоды Плейстоцена. Поэтому географическая изоляция не вызвала заметной диверсификации у большинства гельминтов. Ускоренное видообразование в Северной Атлантике происходило только у отдельных видов трематод (микрофаллид группы “pygmaeus”), для которых были характерны узкая специфичность к промежуточным хозяевам и краткие сроки жизни половозрелых стадий в окончательных хозяевах.

Биполярное распространение ряда видов гельминтов может быть обусловлено и эволюционно-историческими, и экологическими причинами. Паразиты, специфичные для чаек, вероятно, были перенесены южнее экватора из Голарктики предковой формой доминиканской чайки (*Larus dominicanus*), которая имеет северо-атлантическое происхождение, но в Плейстоцене переселилась в Южное полушарие. В настоящее время аналогичные процессы могут иметь место в случаях дальних перелетов некоторых птиц (кулики, крачки) после гнездового периода в районы зимовки. Результаты исследования показали, что при наличии в новых регионах подходящих промежуточных хозяев гельминты могут впоследствии перейти к паразитированию уже у представителей аборигенной авифауны, использующих те же кормовые объекты, что и перелетные птицы.

Нельзя исключать, что некоторые виды гельминтов переселились вместе с окончательными хозяевами в обратном направлении – из приантарктических районов в Голарктику (например, нематоды родов *Seuratia* и *Stegophorus* с глупышами после дивергенции северного и южного видов в Плиоцене).

Безусловно, видовую идентичность многих паразитов с амфибореальным и в особенности паразитов с биполярным распределением еще только предстоит установить с помощью молекулярно-генетических методов. К тому же сведения о гельминтах морских птиц зачастую сложно кор-

ректно сравнивать из-за неравномерности количества и качества исследований в разных географических областях. Поэтому представленные данные следует расценивать как первую попытку систематизировать имеющиеся материалы по биогеографии и паразито-хозяинным связям гельминтов, циркулирующих в пелагических и прибрежных экосистемах и обнаруженных в птицах Баренцева моря. На современном этапе проведенный анализ позволяет сформулировать основу для понимания региональной истории гельминтофауны птиц и определить временны́е рамки появления и закономерности распространения паразито-хозяинных комплексов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность заведующему лабораторией паразитических червей и протистов Зоологического института РАН К.В. Галактионову за ценные консультации в области биологии и зоогеографии гельминтов и помощь в выборе научной литературы.

Работа выполнена в рамках программы исследований по Государственному заданию ММБИ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.М., Сметанина З.Б., 1968. Нематоды рыбоядных птиц островов Римского-Корсакова // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 97–104.

Алексеев В.М., Сметанина З.Б., 1970. Трематоды рыбоядных птиц островов Римского-Корсакова // Паразитологические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. Ученые записки ДВГУ. Т. 16. С. 96–101.

Атрашкевич Г.И., 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. № 3. С. 350–358.

Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В., 2005. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Изд-во Дальнаука. С. 175–251.

Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., 2008. Первые сведения о паразитах охотоморской популяции обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.) // Материалы IV Всерос. съезда Паразитологического общества при РАН “Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения”. СПб.: Изд-во “Лемма”. С. 36–39.

Белогуров О.И., 1965. Паразитические черви наземных позвоночных материкового побережья Охотского моря (фауна, экология, география). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 20 с.

Белогуров О.И., Леонов В.А., Зуева Л.С., 1968. Гельминтофауна рыбоядных птиц (чаек и чистиков) побережья Охотского моря // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 105–124.

Белопольская М.М., 1963. Паразитофауна птиц Судзухинского заповедника (Приморье). IV. Ленточные черви // Труды ГЕЛАН. Т. XIII. М.: Наука. С. 144–163.

Бондаренко С.К., 1997. Жизненный цикл *Wardium fryei* (Cestoda: Hymenolepididae) // Паразитология. Т. 31. № 2. С. 142–156.

Бондаренко С.К., Пяткявичюте Р., 1998. О типовом виде рода *Wardium* – *Wardium fryei* (Cestoda: Hymenolepididae: Aploparaksinae) // Паразитология. Т. 32. № 3. С. 221–235.

Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л., 1999. Гельминтофауна ржанкообразных Аляски: зоогеографические особенности и происхождение // Зоологический журнал. Т. 78. № 6. С. 643–653.

Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л., 2006. Основы цестодологии. Аплопараксиды диких и домашних птиц. Т. 14. М.: Наука. 443 с.

Волков А.Е., Лоонен М., Волкова Е.В., Денисов Д.А., 2017. Новые данные о миграции полярных крачек Онежского полуострова Белого моря // Орнитология. Т. 41. С. 216–245.

Галактионов К.В., 2009. Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Паразитология. Т. 43. № 4. С. 289–299.

Галактионов К.В., 2016. Эволюция и биологическая радиация трематод: краткий очерк идей и мнений // Труды Зоологического института РАН. Т. 320. № S4. С. 74–126.

Галкин А.К., Регель К.В., 2010. Диагностические признаки *Microsomacanthus microsoma* (Creplin, 1829) – типового вида рода *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942 – как основа для ревизии рода // Паразитология. Т. 44. № 5. С. 389–405.

Гладков Н.А., Рустамов А.К., Флинт В.Е., 1986. Подотряд Куликовые (Charadrii) // Жизнь животных. Т. 6. Птицы. М.: Просвещение. С. 216–245.

Губанов Н.М., 1952. Гельминтофауна промысловых животных Охотского моря и Тихого океана. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Москва. 19 с.

Зеликман Э.А., 1953. О жизненном цикле птичьей трематоды *Gymnophallus affinis* (Jameson et Nicoll, 1913) // Доклады АН СССР. Т. 91. № 4. С. 982–992.

Зубакин В.А., 1988. Полярная крачка – *Sterna paradisea* Pontoppidan, 1763 // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. С. 337–348.

Иванова Е.В., Мурдмаа И.О., Емельянов Е.М., Сейткалиева Э.А., Радионова Э.П. и др., 2016. Послеледниковые палеоокеанологические условия в Баренцевом и Балтийском морях // Океанология. Т. 56. № 1. С. 125–138.

Корнюшин В.В., Гребень О.Б., 2012. Цестодофауна чайковых птиц в районе Черноморского биосферного заповедника // Природный альманах. № 18. С. 25–38.

Кротов А.И., Делямуре С.А., 1952. К фауне паразитических червей млекопитающих и птиц СССР // Труды ГЕЛАН. Т. VI. М.: Наука. С. 278–292.

Куклин В.В., Куклина М.М., Ежов А.В., 2020. Гельминты моевок (*Rissa tridactyla* Linneus, 1758) и толстоклювых кайр (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) залива Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) // Биология моря. Т. 46. № 6. С. 392–401.

Леонов В.А., 1958. Гельминтофауна чайковых птиц Черноморского заповедника и сопредельной территории Херсонской области // Ученые записки Горьковского педагогического института. Т. 20. С. 289–299.

Леонов В.А., Рыжиков К.М., Цимбалюк А.К., Белогуров О.И., 1963. Трематоды гусиных птиц Камчатки // Гельминты домашних и диких животных Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. С. 196–207.

Леонов В.А., Сергеева Т.П., Цимбалюк А.К., 1966. Новая нематода – *Stegophorus stercorarii* nov. sp. (Nematoda: Acuaridae) // Труды ГЕЛАН. Т. XVII. М.: Наука. С. 91–94.

Орловская О.М., Леонов С.А., 1975. Трематоды птиц Чаунской низменности // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 27–42.

Регель К.В., 2008. Цестоды гагар северной Чукотки // Материалы IV Всерос. съезда Паразитологического общества при РАН “Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения”. СПб.: Изд-во “Лема”. С. 79–82.

Регель К.В., Атрашкевич Г.И., 2008. Роль морских амфипод беринговоморского побережья Чукотки в жизненных циклах цестод рода *Microsomacanthus*. Первые итоги исследования // Паразитология. Т. 42. № 1. С. 31–40.

Сметанина З.Б., 1979. Цестоды рыбоядных птиц Приморского края // Материалы науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов. Вып. 31. Цестоды и цестодозы. М.: Изд-во АН СССР. С. 120–128.

Темирова С.И., Скрябин А.С., 1978. Основы цестодологии. Тетработриаты и мезоцистоидаты. М.: Наука. 186 с.

Хоберг Э.П., 1992. Экология гельминтов морских птиц острова Талан (предварительный обзор) // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 116–136.

Хохлова И.Г., 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука. 277 с.

Цветкова И.Л., 1975. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука. 257 с.

Цимбалюк А.К., 1965. Гельминты позвоночных животных Берингова моря (фауна, экология, география). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.

Юрпалова Н.М., Коновалов Ю.Н., 1969. Четыре вида дилепидид от куликов Чукотки // Паразиты позвоночных животных. Кишинев: Изд-во Картя Молдовеняскэ. С. 136–145.

Allison F.R., 2000. Cestodes and trematodes from New Zealand pied oystercatcher *Haematopus osralegus finschi* Martens, and the New Zealand variable oystercatcher *Haematopus unicolor* Forster // Records of the Canterbury Museum. V. 14. P. 51–54.

Allison F.R., 2001. Records of trematodes and cestodes of bar-tailed godwit, *Limosa lapponica bayeri* Nauman from New Zealand // Records of the Canterbury Museum. V. 15. P. 9–10.

Alvarez M.F., Santamarina F.M.T., Sanmartin D.M.L., 1988. The presence in Spain of *Seuratia shipley* (Stossich, 1900) (Nematoda, Acuariidaae), a parasite of the Giant Skua, *Stercorarius skua* // Revista Iberica de Parasitologia. V. 48. I. 3. P. 295–296.

Baer J.G., 1956. Parasitic helminths collected in West Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 124. № 10. P. 5–55.

Baer J.G., 1962. Cestoda // The Zoology of Iceland. V. 2. Pt. 12. P. 1–63.

Bakke T.A., 1972. Studies of the Helminth Fauna of Norway XXII: The common gull, *Larus canus* L., as final host for Digenea (Platyhelminthes). I. The ecology of the common gull and their infection in relation to season and the gull’s habitat, with the distribution of the parasites in the intestine // Norwegian Journal of Zoology. V. 20. I. 2. P. 165–188.

Bakke T.A., 1985. Studies of the Helminth Fauna of Norway XL: The common gull, *Larus canus* L., as final host for Cestoda (Platyhelminthes) // Fauna Norvegica. Series A. V. 6. P. 42–54.

Benjamin L.R., James B.L., 1987. The development of the metacercaria of *Maritrema linguilla* Jäg., 1908 (Digenea: Microphallidae) in the intermediate host, *Ligia oceanica* (L.) // Parasitology. V. 94. I. 2. P. 221–231.

Bishop C.A., Threlfall W., 1974. Helminths parasites of common eider duck, *Somateria mollissima* (L.), in the Newfoundland and Labrador // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 41. I. 1. P. 25–35.

Borgsteede F.H.M., Okulewicz A., Zoun P.E.F., Okulewicz J., 2005. The gastrointestinal helminth fauna of eider duck (*Somateria mollissima* L.) in the Netherland // Helminthologia. V. 42. I. 2. P. 83–87.

Bourgeois C.E., 1980. The metazoan parasites of three species of scoters (*Melanitta perspicillata* (Linnaeus, 1758), *M. nigra* (Linnaeus, 1758) and *M. fusca* (Linnaeus, 1758)). Masters thesis. Memorial University of Newfoundland. 119 p.

Bourgeois C.E., Threlfall W., 1982. Metazoan parasites of three species of scoters (Anatidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 10. P. 2253–2257.

Brant S., 2017. MSB Parasite Collection (Arctos). Version 32.3. Museum of Southwestern Biology (MSB). Division of Parasitology. Occurrence Dataset. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 2017-06-12. Режим доступа.
https://doi.org/10.15468/ou1lf2

Brinkmann A.J., 1956. Trematoda // Zoology of Iceland. V. 2. I. 11. P. 1–34.

Brinkmann A.J., 1975. Trematodes from Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 205. № 2. P. 1–88.

Cable R.M., Connor R.S., Balling J.M., 1960. Digenetic trematodes of Puerto Rican shore birds // Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. V. 17. I. 2. P. 187–255.

Canaris A.G., Kinsella J.M., Braby R., 2003. Helminth parasite communities in two species of shorebirbs (Charadrii) from Namibia // Comparative Parasitology. V. 70. I. 2. P. 155–161.

Ching H.L., 1960. Some digenetic trematodes of shore birds at Friday Harbour, Washington // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 27. I. 1. P. 53–62.

Ching H.L., 1961. Three trematodes from Harlequin Ducks // Canadian Journal of Zoology. V. 39. I. 3. P. 373–376.

Ching H.L., 1965. Systematic notes on some North American microphallid trematodes // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 32. I. 2. P. 140–148.

Ching H.L., 1973. Description of *Gymnophallus somateriae* (Levinsen, 1881) from *Macoma inconspicua* and diving ducks from Vancouver, Canada // Canadian Journal of Zoology. V. 51. I. 8. P. 801–806.

Ching H.L., 1978. New marine hosts for *Parorchis acanthus, Cryptocotyle lingua, Maritrema megametrios* and *Maritrema gratiosum*, trematodes of birds from British Columbia, Canada // Canadian Journal of Zoology. V. 56. I. 8. P. 1877–1879.

Ching H.L., 1982. Description of germinal sacs of a gymnophallid trematode, *Cercaria margaritensis* sp. n., in extrapallial fluid of subtidal snails (*Margarites* spp.) in British Columbia // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 4. P. 516–520.

Ching H.L., 1989. *Profilicollis botulus* (Van Cleave, 1916) from diving ducks and shore crabs of British Columbia // The Journal of Parasitology. V. 75. I. 1. P. 33–37.

Ching H.L., 1990. Some helminth parasites of Dunlin (*Calidris alpina*) and Western Willet (*Catoptrophorus semipalmatus inornatus*) from California // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 57. I. 1. P. 44–50.

Ching H.L., 1991. List of larval worms from marine invertebrates of the Pacific coast of North America // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 58. I. 1. P. 57–68.

Clark G.M., O'Meara D., VanWellden J.W., 1958. An epizootic among eider ducks involving an acantocephalid worm // Journal of Wildlife Management. V. 22. I. 2. P. 204–205.

Creutz G., Gottschalk C., 1969. Endoparasitenbefall bei Lachmöven in Abhängigkeit vom Alter // Angewandte Parasitologie. V. 10. I. 2. P. 80–91.

D'Amato M.E., Harkins G.W., de Oliveira T., Teske P.R., Gibbons M.J., 2008. Molecular dating and biogeography of neritic krill *Nyctiphanes* // Marine Biology. V. 155. I. 2. P. 243–247.

Daost P.-Y., Conboy G., McBurney S., Burgess N., 1998. Interactive mortality factors in common loons from Maritime Canada // Journal of Wildlife Diseases. V. 34. I. 3. P. 524–531.

Deblock S., Tran Van Ky P., 1966. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XII. Especes d'Europe occidentale. Creation de *Sphairotrema* nov. gen.; Cosiderations diverses du systematique (a propos des collections de *Microphallidae* du British Museum de Londres et du Musee d'Histoire Naturelle de Göteborg – Suede) // Annales de Parasitologie Humaiine et Comparee. V. 41. I. 1. P. 23–60.

Deblock S., Canaris A.G., 1992. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XLIII. De six especes d'Afrique du Sud dont une d'une genre nouveau // Annales de Parasitologie Humaiine et Comparee. V. 66. I. 5. P. 204–218.

Deblock S., Canaris A.G., 1996. Microphallidae, Trematoda XLIII. Quatre Maritrema de groupe eroliae parasites d'oiseaux Australiens // Parasite. V. 3. I. 4. P. 357–361.

Deblock S., Rausch R.L., 1972. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XXVI. De quelques especes d'Alaska // Annales de Parasitologie Humaiine et Comparee. V. 47. I. 5. P. 701–715.

de Melo F.C.M., de Oliveira B.J., Athayde A.C.R., Dantas A.F.M., Feitosa T.F. et al., 2012. Identification of parasites in *Puffinus puffinus* (Birds, Procellariiformes) from Northeastern Brazil // Veterinary Research Communications. V. 36. I. 4. P. 235–238.

de Mendosa D.G.P., Meyer D., Ferrand N., Morgante J.S., 2012. Genetic variability in mitochondrial and nuclear genes of *Larus dominicanus* (Charadriiformes, Laridae) from the Brazilian coast // Genetics and Molecular Biology. V. 35. I. 4. P. 874–885.

Denny M., 1969. Life-cycle of parasites using *Gammarus lacustris* as an intermediate host in a Canadian lake // Parasitology. V. 59. I. 4. P. 795–827.

Diaz J.I., Clemonte F., Navone G.T., 2011. Helminths of the kelp gull, *Larus dominicanus*, from the northern Patagonian coast // Parasitology Research. V. 109. I. 6. P. 1555–1562.

Diaz J.I., Sepulveda M.S., Kinsella J.M., 2007. A new genus and species of acuarioid nematode (Acuariidae: Seuratiinae) in petrels *Pterodroma externa* and *P. neglecta* from the Juan Fernandez Islands, Chile // Journal of Parasitology. V. 93. I. 3. P. 650–654.

Double D.C., 2003. Procellariiformes // Grzimek's Animal Life Encyclopedia. 8 Birds Tinamous and Ratites to Hoatzins. Farmington Hills, MI: Gale Group. P. 107–110.

Eydal M., Gunnlaugsdottir B., Skirnisson K., 1994. The occurence of the digenean *Cryptocotyle lingua* in the coastal environment of Iceland // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 4. I. 2. P. 15–16.

Feis M.E., Thieltges D.W., Olsen J.L., de Montaudoin X., Jensen K.T. et al., 2015. The most vagile host as the main determinant of population connectivity in marine macroparasites // Marine Ecology Progress Series. V. 520. P. 85–99.

Forrester D.J., Spalding M.G., 2003. Parasites and diseases of wild birds in Florida. University of Florida Press. 1132 p.

Foster G.W., Kinsella J.M., Price R.D., Mertins J.W., Forrester D.J., 1996. Parasitic helminthes and arthropods of Greater Sheawaters (*Puffinus gravis*) from Florida // The Journal of Helminthological Society of Washington. V. 63. I. 1. P. 83–88.

Frame G.W., 1969. New definitive host, range extension, and notes on the morphology of *Tristriata anatis* Belopolskaya, 1953 (Trematoda, Notocotylidae) from south-east Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 47. I. 2. P. 256–266.

Fraser P.G., 1974. The helminths parasites of aquatic birds from Loch Leven, Kinross: the trematodes of Laridae // Proceeding of the Royal Society of Edinburg. Section B: Biological Sciences. V. 74. I. 26. P. 391–406.

Galaktionov K.V., Irwin S.W.B., Saville D.H., 2006. One of the complex life-cycle among trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (*Gymnophallidae*) possessing parthenogenetic metacercariae // Parasitology. V. 132. I. 5. P. 733–746.

Galaktionov K.V., Blasco-Costa I., Olson P.D., 2012. Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography

of the "pygmaeus" microphallids (Digenea: Microphallidae) // Parasitology. V. 139. I. 10. P. 1346–1360.

Galkin A.K., Regel K.V., Mariaux J., 2006. Redescription and new data of *Microsomacanthus jaegerskioeldi* (Fuhrmann, 1913) (Cestoda: Hymenolepididae) // Systematic Parasitology. V. 64. I. 1. P. 1–11.

Galkin A.K., Mariaux J., Regel K.V., Skirnisson K., 2008. Redescription and new data of *Microsomacanthus diorchis* (Fuhrmann, 1913) (Cestoda: Hymenolepididae) // Systematic Parasitology. V. 70. I. 2. P. 119–130.

Georgiev B.B., Vasileva G.P., Chipev N.H., Dimitrova Z.M., 1996. Cestodes of seabirds at Livingston Island, South Shetlands // Bulgarian Antarctic Research. Life Sciences. V. 1. P. 111–127.

Golikov A.N., Dolgolenko M.A., Maximovich N.V., Scarlato O.A., 1990. Theoretical approaches to marine biogeography // Marine Ecology Progress Series. V. 63. I. 2–3. P. 289–301.

Gonchar A., Galaktionov K.V., 2017. Life cycle and biology of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae): morphological and molecular approaches // Parasitology Research. V. 116. I. 1. P. 45–59.

Gonzales-Acuña D., Cerda F., Lopez J., Ortega R., Mathieu C., Kinsella M., 2009. Checklist of the helminthes of the Kelp Gull, *Larus dominicanus* (Aves, Laridae), with new records from Chile // Zootaxa. V. 2297. P. 27–43.

Hadley C.E., Castle R.M., 1940. Description of a new species of *Maritrema* Nicoll, 1907, *Maritrema arenaria*, with studies of the life history // Biological Bulletin. V. 78. I. 2. P. 338–348.

Hamer K.C., 2019. Procellariiformes // Encyclopedia of Ocean Sciences (Third Edition). V. 2. Academic Press. P. 39–48.

Haukisalmi V., 2015. Checklist of tapeworms (Plathelminthes, Cestoda) of vertebrates in Finland // Zoo Keys. V. 533. P. 1–61.

Hervias S., Ramos J.A., Nogales M., de Ybañez R.R., 2013. Effect of exotic mammalian predators of Cory's Sheawater: ecological effect on population health and breeding success // Parasitology Research. V. 112. I. 7. P. 2721–2730.

Hoberg E.P., 1979. Helminth parasites of marine birds (Charadriiformes: Alcidae and Laridae) occurring in the North Pacific Ocean and Gulf of Alaska. MSc Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada. 121 p.

Hoberg E.P., 1984. *Alcataenia longicervica* sp. n. from murres *Uria lomvia* (Linnaeus) and *Uria aalge* (Pontoppidan) in the North Pacific basin, with redescription of *Alcataenia armillaris* (Rudolphi, 1810) and *Alcataenia meinertzhageni* (Baer, 1956) (Cestoda: Dilepididae) // Canadian Journal of Zoology. V. 62. I. 10. P. 2044–2052.

Hoberg E.P., 1984a. *Alcataenia campylacantha* (Krabbe, 1869) from pigeon guillemots, *Cepphus columba* Pallas, and black guillemots, *Cepphus grylle* (Linnaeus), and *Alcataenia* sp. indet. (Cestoda: Dilepididae) from Kittlitz's murrelets, *Brachyramphus brevirostris* (Vigors) in Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 62. I. 11. P. 2297–2301.

Hoberg E.P., 1984b. *Alcataenia fraterculae* sp. n. from the Horned Puffin *Fratercula corniculata* (Naumann), *Alcataenia cerorhinae* sp. n. from the Rhinoceros Auklet, *Cerorhinca monocerata* (Pallas), and *Alcataenia larina pacifica* ssp. n. (Cestoda: Dilepididae) in the North Pacific basin // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 59. P. 335–351.

Hoberg E.P., 1984c. Trematode parasites of marine birds in Antarctica: the distribution of *Gymnophallus deliciosus* (Olsson, 1893) // Antarctic Journal US. V. 19. P. 159–160.

Hoberg E.P., Adams A., 2000. Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 10. I. 2. P. 19–37.

Hoberg E.P., Ryan P.G., 1989. Ecology and helminth parasitism in *Puffinus gravis* (Procellariiformes) on the breeding grounds at Gough Island // Canadian Journal of Zoology. V. 67. I. 1. P. 220–225.

Hoberg E.P., Soudachanh K.M., 2020. Insights about Diversity of Tetrabothriidae (Eucestoda) among Holarctic Alcidae (Charadriiformes): What Is *Tetrabothrius jagerskioeldi*? // MANTER: Journal of Parasite Biodiversity. I. 1. P. 1–43.

Hoberg E.P., Sims D.E., Odense P.H., 1995. Comparative morphology of the scolices and microtriches among five species of *Tetrabothrius* (Eucestoda: Tetrabothriidae) // The Journal of Parasitology. V. 81. I. 3. P. 475–481.

Hou Z., Sket B., 2016. A review of Gammaridae (Crustacea: Amphipoda): the family extent, its evolutionary history and taxonomic redefinition of genera // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 176. I. 2. P. 323–348.

Irwin S.W.B., Prentice H.J., 1976. The parasitic fauna in the digestive tracts of three herring-gulls, *Larus argentatus*, taken from Strangford Lough // The Irish Naturalists Journal. V. 18. I. 9. P. 281–282.

Irwin S.W.B., McShane G., Saville D.H., 1989. A study of metacercarial excystment in *Parapronocephalum symmetricum* (Trematoda: Notocotylidae) // Parasitology Research. V. 76. I. 1. P. 45–49.

Iwaki T., Yokohata Y., Kajigaya H., Sato F., Hiraorf T., 2006. *Tetrabothrius* sp. (Cestoda: Tetrabothriidae) and *Stegophorus stellaepolaris* (Nematoda: Acuariidae) collected from a short-tailed albatross (*Diomedea albatrus*) // Japanese Journal of Zoo and Wildlife Medicine. V. 11. I. 2. P. 83–86.

James B.L., 1969. The Digenea of the intertidal prosobranch, *Littorina saxatilis* (Olivi) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 7. I. 1. P. 273–316.

Jones N.V., William I.C., 1968. The trematode parasites of the sheatbill, *Chionis alba* (Gmelin), from Signy Island, South Orkney Islands // Journal of Helminthology. V. 42. I. 1–2. P. 65–80.

Kerr K.C.R., Dove C.J., 2013. Delimiting shades of gray: phylogeography of the Northern Fulmar, *Fulmarus glacialis* // Ecology and Evolution. V. 3. I. 7. P. 1915–1930.

Kinsella J.M., Forrester D.J., 1999. Parasitic helminthes of the Common Loon, *Gavia immer*, on its wintering grounds in Florida // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 66. I. 1. P. 1–6.

Kinsella J.M., Cole R.A., Forrester D.J., Roderick C.L., 1996. Helminth parasites of osprey, *Pandion haliaetus*, in North America // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 63. I. 2. P. 262–265.

Laakkonen H., Hardman M., Strelkov P., Väinölä R., 2020. Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and di-

versification of amphi-boreal marine fauna // Journal of Evolutionary Biology. [Электронный ресурс].

Режим доступа:
https://doi.org/10.1111/jeb.13674

Labriola J.B., Suriano D.M., 2001. Community structure of parasitic helminths of birds of the genus *Larus* from Mar del Plata, Argentina // Vie et Milieu. V. 51. I. 1. P. 67–76.

Langston N., Hillgarth N., 1995. Moult varies with parasites in Laysan albatrosses // Proceedings: Biological Sciences. V. 261. I. 1361. P. 239–243.

Lauer D.M., Fried B., 1975. Effect of dessication on the survival of the marine snail *Batillaria minima* Gmelin // The Veliger. V. 18. I. 1. P. 85–86.

Lee Y.-I., Seo M., Chai J.-Y., 2020. Intestinal flukes recovered from a Herring gull, *Larus argentatus*, in the Republic of Korea // The Korean Journal of Parasitology. V. 58. I. 1. P. 81–86.

Liebers-Helbig D., Sternkopf V., Helbig A.J., Knijff P., 2010. The Herring Gull complex (*Larus argentatus-fuscus-cachinans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiation // Evolution in action. Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag. P. 351–372.

Lockyer A.E., Olson P.D., Østergaard P., Rollinson D., Johnston D.A. et al., 2003. The phylogeny of the Schistosomatidae based on three genes with emphasis on the interrelationships of *Schistosoma* Weinland // Parasitology. V. 126. I. 3. P. 203–224.

Loos-Frank B., 1967. Experimentelle Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik der *Himasthlinae* (Trematoda, Echinostomatidae) des Nordseeraums // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 28. P. 299–351.

Loos-Frank B., 1969. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes I. Die Alternativ-Zyklen von *Gymnophallus choledochus* Odhner, 1900 // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 32. I. 2. P. 135–156.

Loos-Frank B., 1971. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes III: *Gymnophallus gibberosus* n. sp. und seine Metacercarie // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 35. I. 4. P. 270–271.

Mariaux J., Kuchta R., Hoberg E.P., 2017. Tetrabothriidae Baer, 1954 // Planetary Biodiversity Inventory (2008-2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth. The University of Kansas, Natural History Museum. Special Publication. № 25. P. 357–370.

Mawson P.M., 1953. Parasitic nematode collected by Australian National Antarctic Expedition: Heard Island and Macquarie Island, 1948–1951 // Parasitology. V. 43. I. 3–4. P. 291–297.

Mawson P.M., Angel L.M., Edmond S.I., 1986. A checklist of helminths from Australian birds // Records of the South Australian Museum. V. 19. I. 15. P. 219–325.

Meggritt F.J., 1933. Cestodes obtained from animals dying in the Calcutta zoological gardens during 1931 // Records of Indian Museum. V. 35. I. 2. P. 145–165.

Morris-Pocock J.A., Taylor S.A., Birt T.P., Damus D., Piatt J.F. et al., 2008. Population genetic structure in Atlantic and Pacific Ocean common murres (*Uria aalge*): natural replicate test of post-Pleistocene evolution // Molecular Ecology. V. 17. I. 22. P. 4859–4873.

Muzaffar S.B., 2009. Helminths of murres (Alcida: *Uria* spp.): markers of ecological change in the marine environment // Journal of Wildlife Deseases. V. 45. I. 3. P. 672–683.

Muzaffar S.B., Hoberg E.P., Jones I.L., 2007. First record of *Alcataenia larina larina* (Cestoda: Dilepididae) in Atlantic Puffins (Aves, Alcidae, Fratercula arctica) from Newfoundland, Canada // Comparative Parasitology. V. 74. I. 2. P. 380–382.

Nagasawa K., Barus V., Ogi H., 1998. *Stegophorus stellaepolaris* (Parona, 1901) (Nematoda: Acuariidae) collected from Thick-billed Murres (*Uria lomvia*) of the Bering Sea // Journal of the Yamashina Institute for Ornithology. V. 30. I. 1. P. 31–35.

Nicoll W., 1923. A reference list of the trematoda parasites of British birds // Parasitology. V. 15. I. 2. P. 151–202.

Nybelin O., 1916. Neue Tetrabothriiden aus Vogel // Zoologischen Anzeiger. V. 47. P. 297–301.

Odening K., 1982. Cestoden aus Flugvogeln der Sudshetlands (Antarktis) und der Falklandinseln (Malwinen) // Angewandte Parasitologie. V. 23. I. 4. P. 202–223.

Odhner T., 1905. Die trematoden des Arktishen Gebeites // Fauna Arctica. V. 4. P. 291–372.

Oglesby L.C., 1965. *Parvatrema borealis* (Trematoda) in San Francisco Bay // Journal of Parasitology. V. 51. I. 4. P. 582.

Olafdottir D., Lilliendahl K., Solmundsson J., 1996. Nematode infection in Icelandic seabirds // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. I. 2. P. 124–125.

Parejo S.H., Pleite C.M.-C., Diaz J.L., Lidia C.-D., Ortiz J. et al., 2015. Parasitic fauna of a yellow-legged gull colony in the island Escombreras (South-eastern Mediterranean) in close proximity to a landfill site: Potential effects on cohabiting species // Acta Parasitologica. V. 60. I. 2. P. 290–297.

Pekkarinen M., Ching H.L., 1994. Comparison of gymnophallid digeneans from North Pacific and Baltic clams, *Macoma balthica* (Bivalvia) // Journal of Parasitology. V. 80. I. 4. P. 630–636.

Pemberton R.T., 1963. Helminth parasites of three species of British gulls, *Larus argentatus* Pont., *L. fuscus* L. and *L. ridibundus* L. // Journal of Helminthology. V. 37. I. 1–2. P. 57–88.

Pomeroy M.R., Burt M.D.B., 1964. Cestodes of the herring gull, *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, from the Brunswick, Canada // Canadian Journal of Zoology. V. 42. I. 6. P. 959–973.

Rangel L.F., Santos M.J., 2009. *Diopatra neapolitana* (Polychaeta: Onuphidae) as a second intermediate host of *Gymnophallus choledochus* (Digenea: Gymnophallidae) in the Aviero Estuary (Portugal): distribution within the host and histopathology // Journal of Parasitology. V. 95. I. 5. P. 1233–1236.

Rankin J.S., 1939. Studies on the trematode family *Microphallidae* Travassos, 1921. I. The genus *Levinseniella* Stiles and Hassal, 1901, and description of a new genus, *Cornucopula* // Transactions of the American Microscopical Society. V. 58. I. 4. P. 431–447.

Ransom B.H., 1909. The taenioid cestodes of North American birds // Bulletin of the United States National Museum. V. 69. P. 1–141.

Rayski C., Fahmy M.A.M., 1962. Investigation on some trematodes of birds from the East Scotland // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 22. P. 186–195.

Reish D.J., 1950. New host and distribution records for two trematodes from the Western Gull // The Journal of Parasitology. V. 36. I. 1. P. 84.

Riley J., Owen W.R., 1975. Competition between two closely related *Tetrabothrius* cestodes of the fulmar (*Fulmarus glacialis* L.) // Zeitschrift fur Parasitenkunde. V. 46. I. 3. P. 221–228.

Rind S., 1984. The blood fluke *Ornithobilharzia canaliculata* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Schistosomatidae) from the gull *Larus dominicanus* at Lyttleton, New Zealand // Mauri Ora. V. 11. P. 71–75.

Sanmartin M.L., Cordeiro J.A., Alvarez M.F., Leiro J., 2005. Helminth fauna of the yellow-legged gull *Larus cachinans* in Galicia, north-west Spain // Journal of Helminthology. V. 79. I. 4. P. 361–371.

Sauve D., Patirana A., Chadrine J.W., Friesen V.L., 2019. Mitochondrial DNA reveals population genetic structure within Atlantic but not Pacific populations of a Holarctic seabirds // Marine Ornithology. V. 47. I. 2. P. 199–208.

Schiller E.L., 1951. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. VIII. Some cestode parasites of the Pacific Kittiwake (*Rissa tridactyla* Ridway) with the description of *Haploparaksis rissae* n. sp. // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 18. I. 2. P. 122–125.

Schiller E.L., 1955. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. XXIII. Some cestode parasites of eider ducks // The Journal of Parasitology. V. 41. I. 1. P. 79–88.

Schiller E.L., 1955a. Some cestode parasites of the oldsguaw, *Clangula hyemalis* // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 22. I. 1. P. 41.

Schmidt G.D., Neiland K. A., 1968. *Hymenolepis* (Hym.) *deblocki* sp. n. and records of other helminthes from charadriiform birds // Canadian Journal of Zoology. V. 48. I. 5. P. 1037–1040.

Shipley A.E., 1903. Some parasites from Ceylon // Spolia Zeylanica. V. 1. I. 3. P. 1–11.

Silveira L.F., Bartmann W.D., 2001. Natural history and conservation of Brazilian Merganser *Mergus octosetaceus* at Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil // Bird Conservation International. V. 11. I. 4. P. 287–300.

Skirnisson K., 2015. Association of helminth infection and food consumption in common eider *Somateria mollissima* in Iceland // Journal of Sea Research. V. 104. P. 41–50.

Skirnisson K., Jonson A.A., 1996. Parasites and ecology of the common eider in Iceland // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. I. 2. P. 126–127.

Skirnisson K., Eydal M., Gunnarson E., Hersteinsson P., 1993. Parasites of the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) in Iceland // Journal of Wildlife Diseases. V. 29. I. 3. P. 440–446.

Sonsthagen S.A., Chesser R.T., Bell D.A., Dove C.J., 2012. Hybridization among Arctic white-headed gulls (*Larus* spp.) obscured the genetic legacy of the Pleistocene // Ecology and Evolution. V. 2. I. 6. P. 1278–1295.

Spiridonov V., Casanova B., 2010. Order Euphausiacea Dana, 1852. Chapter 61 // Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea. V. 9. Part A: Euphausiacea, Amphionidacea and Decapoda (Partim). Leiden: Brill. P. 5–82.

Stock T.M., Holmes J.C., 1988. Functional relationships and microhabitat distribution of enteric helminthes of grebes (Podicipedidae): The evidence for interactive communities // The Journal of Parasitology. V. 74. I. 2. P. 214–227.

Stunkard H.W., 1962. New intermediate host for *Parvatrema borealis* Stunkard, Uzman, 1958 (Trematoda) // The Journal of Parasitology. V. 48. I. 1. P. 157.

Stunkard H.W., 1966. The morphology and life history of digenetic trematode, *Himasthla littorinae* sp. n. (Echinostomatidae) // The Journal of Parasitology. V. 52. I. 2. P. 367–372.

Stunkard H.W., Uzman J.R., 1958. Studies of digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema* // Biological Bulletin. V. 115. I. 2. P. 276–302.

Swennen C., Ching H.L., 1974. Observation on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling-tracks of *Macoma baltica* // Netherlands Journal of Sea Research. V. 8. I. 1. P. 108–115.

Thompson A.B., 1985. Transmission dynamics of *Profilicollis botulus* (Acanthocephala) from crabs (*Carcinus maenas*) to eider ducks (*Somateria mollissima*) on the Ythan Estuary, N.E. Scotland // Journal of Animal Ecology. V. 54. I. 2. P. 605–616.

Threlfall W., 1967. Studies on helminths parasites of the herring gull, *Larus argentatus* Pontopp., in northern Carnarvonshire and Anglesey // Parasitology. V. 57. I. 3. P. 431–453.

Threlfall W., 1968. The helminths parasites of three species of gulls in Newfoundland // Canadian Journal of Zoology. V. 46. I. 5. P. 827–831.

Threlfall W., 1968a. Studies on helminths parasites of the American herring gull (*Larus argentatus* Pont.) in Newfoundland // Canadian Journal of Zoology. V. 46. I. 6. P. 1119–1126.

Threlfall W., 1971. Helminths parasites of alcids in the northwestern North Atlantic // Canadian Journal of Zoology. V. 49. I. 4. P. 461–466.

Tigano A., Damus M., Birt T.P., Morris-Pocock J.A., Artukhin Y.B., Friesen V.L., 2015. The Arctic: glacial refugium or area of secondary contact? Inference from the population genetic structure of the Thick-Billed Murre (*Uria lomvia*), with implications for management // Journal of Heredity. V. 106. I. 3. P. 238–246.

Uchida A., Uchida K., Itagaki H., Kamegai S., 1991. Check list of helminth parasites of Japanese birds // Japanese Journal of Parasitology. V. 40. I. 1 P. 7–85.

Vassart M., Meline G., 1988. Note sur des parasites nouvellement identifies sur le Territoire // Revue d·Elevage et de Medecine Veterinaire de Nouvelle Caledonie. V. 11. P. 37–38.

Williams I.C., Harris M.P., 1965. The infection of the gulls *Larus argentatus* Pont., *L. fuscus* L. and *L. marinus* L. with Cestoda on the coast of Wales // Parasitology. V. 55. I. 2. P. 237–256.

Wittenberg G., Lendy J., 1967. Redescription of *Ornithobilharzia canaliculata* (Rud.) Odhner, with notes of classification of the genus *Ornithobilharzia* and subfamily Schistosomatidae (Trematoda) // Israel Journal of Zoology. V. 16. I. 4. P. 193–204.

Wotton D.M., 1957. The life history of *Cryptocotyle concavum* (Creplin, 1825) Fischoeder, 1903 (Trematoda: Heterophyidae) // The Journal of Parasitology. V. 43. I. 3. P. 271–279.

Yamaguti S., 1939. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of birds. IV // Japanese Journal of Zoology. V. 8. I. 2. P. 129–210.

Yokohata Y., 2002. Preliminary report of the parasitic helminth fauna of seabirds killed in the "Nadhotka" oil sprill // Japanese Journal of Benthology. V. 57. P. 90–94.

Zdzitowiecki K., Cielecka D., 1984. *Anomotaenia dominicana* (Raillet and Henry, 1912) (Cestoda, Dilepididae) from the Dominican Gull *Larus dominicanus* Licht. of the Antarctic // Acta Parasitologica Polonica. V. 29. I. 1–8. P. 49–58.

Zdzitowiecki K., Niewiadomska K., Drozdz J., 1989. Trematodes of birds and mammals in the environs of H. Arctowski Station (South Shetlands, Antarctic) // Acta Parasitologica Polonica. V. 34. I. 3. P. 247–258.

BIOGEOGRAPHIC ASPECTS OF THE HELMINTHES RECORDED FROM BARENTS SEA BIRDS: SPATIAL DISTRIBUTION AND HOST-RANGE

V. V. Kuklin*

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia
**e-mail: VV_Kuklin@mail.ru*

Biogeographic patterns and host-ranges of helminth parasites which circulate in marine ecosystems and have been recorded in birds from the Barents Sea are analyzed. Of all 53 parasitic species revealed, only the tapeworm, *Tetrabothrius morschtini* is endemic to the Barents Sea, whereas 52 helminth species have been found in the North Atlantic, 48 species in the North Pacific, 6 species each in the South Atlantic and the Australian–New Zealand region, 5 species in the Antarctic, 4 species in the South Pacific, and 3 species in the Indian Ocean basin. These parasites are shown to be characterized by two main types of spatial distribution. Amphiboreal distributions of most parasites seem to have originated in consequence of trans-Arctic dispersals of many intermediate and definitive hosts in the Pliocene after the opening of the Bering Strait and the dispersion of their eggs by seabirds during the warm interglacial periods in the Pleistocene. Bipolar distributions of some parasites might have been caused by transfers by the final hosts after species divergence in the Holarctic and the relocation of new species to the Southern Hemisphere (for example the Kelp Gull, *Larus dominicanus*) or during seasonal migrations (for example, sandpipers and terns). Some helminth species could have possibly migrated with definitive hosts from the Antarctic region to the Holarctic. The roles played by different factors in the distributions of parasite-host assemblages (such as the mobility of the final hosts, the presence of intermediate hosts, the lifespan of the adult stages of helminthes and host switching) are discussed.

Keywords: parasitic worms, seabirds, biodiversity, faunogenesis, Arctic

EDN: DWMEEV
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 518–524

УДК 574.3:595.371(282.256.341)

О ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИНАХ ВЫБРОСА *ACANTHOGAMMARUS VICTORII* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) НА БЕРЕГ ЮЖНОГО БАЙКАЛА В ДЕКАБРЕ 2013 ГОДА

© 2022 г. И. В. Механикова[a], *, А. А. Жданов[a], В. А. Оболкин[a]

[a]*Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия*

******e-mail: irinam@lin.irk.ru*

Поступила в редакцию 03.03.2021 г.
После доработки 01.04.2021 г.
Принята к публикации 01.04.2021 г.

Обсуждаются причины выброса гигантских амфипод *Acanthogammarus victorii* на берег Южного Байкала в декабре 2013 г. Судя по всем имеющимся данным, это явление закономерное и с загрязнением не связано. Причиной выброса амфипод на берег является совокупность нескольких факторов: горизонтальные миграции в сторону берега, связанные с периодом размножения и, возможно, с поисками пищи, что совпало с подходящими гидрометеорологическими условиями.

Ключевые слова: Байкал, амфиподы, экология, миграции, гидрометеорологическая обстановка
DOI: 10.31857/S0044513422030102

Имеется немало сведений о выбросах на берег моря млекопитающих, рыб, головоногих моллюсков, крабов, морских звезд и других животных. Приводятся разнообразные причины этого явления, и далеко не всегда выбросы связаны с антропогенным загрязнением (Bodkin, Jamieson, 1991; Наумов, Федяков, 1993; Аномальный выброс морских звезд ..., 2011). Из-за флуктуаций физических параметров среды наиболее уязвимы биоценозы прибрежной зоны. Шторма, экстремальные температуры воды, дефицит кислорода являются известными факторами, влияющими на структуру биоценозов. Сочетание благоприятных и неблагоприятных условий в разные годы может значительно варьировать, и от этого зависит состояние здоровья бентоса. На комплекс естественных факторов среды обитания может накладываться антропогенное загрязнение (Stachowitsch, 1984; Bodkin, Jamieson, 1991).

В последнее десятилетие в некоторых районах Байкала в летний период отмечены массовые выбросы на берег водорослей и брюхоногих моллюсков. В 2013–2014 гг. множество мертвых гастропод и их пустые раковины были обнаружены между пос. Тыя и бухтой Сеногда (Северный Байкал). Предполагается, что причиной их гибели послужили сточные воды г. Северобайкальск и развитие спирогиры. Менее обильные выбросы моллюсков были обнаружены в 2015 г. вдоль зоны заплеска в зал. Баргузинский (Timoshkin et al., 2016). Находки на берегах Байкала выброшенных волной или прибоем амфипод тоже не редкость. Все имеющиеся к настоящему времени опубликованные данные относятся к летнему периоду и с загрязнением, видимо, не связаны. Обычно в летних выбросах присутствуют мелкие и средних размеров прибрежные амфиподы-литофилы; некоторым из них удается добраться до воды со следующей волной, остальные погибают на берегу, где становятся пищей птиц и других животных. В естественных выбросах вместе с амфиподами иногда в массе встречаются их линочные шкурки (Тимошкин и др., 2012). Судя по фотографиям (Тимошкин и др., 2012, рис. 13, 14), в основном это шкурки представителей рода *Eulimnogammarus*, некоторые виды которого размножаются летом. Перед откладкой яиц самки линяют, и обилие линочных шкурок объясняется периодом спаривания.

В береговых выбросах встречаются не только литоральные бентосные амфиподы. Недавно в зоне заплеска бухты Сеногда (Северный Байкал) рядом со скоплениями водорослей в большом количестве были найдены взрослые самки *Macrohectopus branickii* (Dybowsky 1874) – единственного в Байкале пелагобионта среди байкальских амфипод (Timoshkin, 2018). Макрогектопус появляется у берега редко и в дневное время держится в основном на глубине 200–700 м, поднимаясь ночью в верхние слои воды (Бекман, Афанасьева, 1977). Иногда *M. branickii* ночью поднимается и на малые глубины вплоть до уреза воды, отмечаются также дневные приповерхностные скопления, причем очень массовые (Механикова, Тахтеев, 2001; Тахтеев, Дидоренко, 2015).

Рис. 1. *Acanthogammarus victorii* на каменистом пляже залива Лиственичный: *a* – прибойная волна и кромка каменистого пляжа с выброшенными амфиподами, *b* – группа выброшенных на берег амфипод (некоторые с повреждениями), *c* – одиночная особь *A. victorii*. Фото В.А. Оболкина.

Основными причинами миграций амфипод считают поиск пищи или убежищ от хищников, наступление периода размножения, набор необходимой для роста и развития суммы тепла в более прогретых слоях воды.

О выбросах на берег Байкала гигантских амфипод известно давно по свидетельствам очевидцев, но материал не был собран и исследован. Местные жители говорят, что это бывает довольно часто и всегда поздней осенью, вероятно, после штормов. Так, сотрудник Байкальского музея СО РАН ихтиолог А. Воронов в 80–90-е годы XX века наблюдал выбросы крупных амфипод каждые три года. В декабре 2013 г. в районе пос. Листвянка (залив Лиственичный, западный берег Южного Байкала) на берегу были найдены амфиподы *Acanthogammarus victorii* (Dybowsky 1874), это один из немногих видов-гигантов, обитающих на малых глубинах озера (рис. 1).

Ареал *A. victorii* включает южную часть Байкала до Селенгинского мелководья, вид обитает на глубинах 3–90 м на песчаных и каменистых грунтах (Базикалова, 1945). По данным Камалтынова (2001), диапазон глубин больше – от 0.5 (зимой) до 156 м (в другие сезоны года). Гаврилов (1950) отмечает, что *A. victorii* круглый год встречается на всех грунтах прибрежной платформы на глубинах более 1.5 м. Вид улавливается тралами, драгами, рыболовными сетями, иногда приходит в ловушки, в массовом количестве может попадать в брошенные или передержанные рыболовные сети (Дорогостайский, 1922; Тахтеев, 2000; Тахтеев, Дидоренко, 2015). *A. victorii* способен активно плавать (Тахтеев, Дидоренко, 2015), но, видимо, делает это неохотно. Летом с лодки их можно видеть неподвижно сидящими на скалах, а зимой в проруби, рачки передвигаются на небольшие расстояния изредка (Гаврилов, 1950).

Работа посвящена исследованию причин выброса амфипод-гигантов на берег в зимний период. В задачи работы входило изучение питания и размерно-полового состава амфипод – “выброшенцев”, а также “реконструкция” гидрометеорологической обстановки, предшествующей выбросу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили амфиподы, собранные днем 03.12.2013 в районе пос. Листвянка на каменистом пляже; некоторые амфиподы в это время были еще живыми. Всего собрано 25 экз. *A. victorii* и 1 экз. *Pallasea kesslerii* (Dybowsky 1874). Амфиподы, зафиксированные 4% формалином, исследованы визуально на предмет наличия повреждений, у каждой особи определены пол и длина тела, у 8 особей *A. victorii* исследовано содержимое желудочно-кишечного тракта.

Для изучения питания амфипод вскрывали на предметном стекле с помощью микрохирургических ножниц под бинокулярным микроскопом МБС-10, в капле воды удаляли стенки желудка и кишечника, пищевой комок с помощью иголки и пинцета равномерно распределяли по предметному стеклу. Временные препараты содержимого желудочно-кишечного тракта приготовлены в воде и изучены под световым микроскопом Ergaval. За длину тела принимали расстояние от рострума до конца тельсона.

Данные для характеристики гидрометеорологической обстановки получены на двух метеостанциях в пос. Листвянка – на пирсе ЛИН СО РАН (6 м над поверхностью воды) и на вершине прибрежного холма на территории Астрофической обсерватории ИСЗФ СО РАН (высота над озером около 200 м) на окраине поселка. Метеорологические данные и данные по температуре воды регистрировались на пирсе Лимнологического института вблизи уреза воды над глубинами 3–4 м при помощи автоматической метеостанции Davis Weatherlink 5.8.0. Метеостанция оборудована датчиками метеопараметров, в том числе датчиками скорости и направления ветра.

Рядом с метеорологической будкой к пирсу у поверхности воды прикреплена трехметровая керамическая труба с датчиками уровня и температуры воды. В 2010 г. метеостанция была оборудована интерфейсом для передачи данных на сервер ЛИН СО РАН через сотовую связь и Интернет. Данные автоматической метеостанции, а также данные по уровню озера и температуре воды доступны в режиме реального времени на сайте лаборатории гидрологии и гидрофизики (http//hydro.lin.irk.ru). В декабре 2013 г. глубина погружения датчика температуры воды была примерно 1.5 м от поверхности воды.

Для метеорологических измерений на холме, в районе обсерватории ИСЗФ СО РАН, использовалась ультразвуковая метеостанция “Метео-2М” разработки Томского института оптики атмосферы СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В заливе Лиственичный прибрежная мелководная зона узкая, линия перегиба в подводный склон находится на глубине 5–10 м (Карабанов, 1990). Ширина прибрежной зоны в пределах изобаты 10 м составляет около 50 м, за исключением участка в районе пади Крестовая (100 м). Амфиподы были обнаружены на каменистом пляже пос. Листвянка от пади Крестовая до судоверфи, за судоверфью отмечены единично, а на участке от истока Ангары до пади Крестовая отсутствовали (здесь почти нет пляжей и стенка набережной местами расположена вплотную к воде).

Все собранные на берегу *A. victorii* – взрослые половозрелые особи, из них 16 экз. самцы (длина 45–60 мм) и 9 экз. самки (45–53 мм). По данным Базикаловой (1945), максимальная длина тела *A. victorii* достигает 65–67 мм. В марсупиумах у 6 самок находились яйца, у трех самок с опушенными оостегитами яйца, вероятно, были кем-то съедены. У пяти рачков из 25 на теле имелись следы повреждений. У некоторых особей отсутствовали переоподы, плейоподы, жаберные пластинки, оостегиты, у четырех – обломаны шипы, а у одной особи тело было разломано пополам. Вероятно, амфиподы были повреждены птицами, и ими же съедены яйца в марсупиумах. Судя по внешнему виду, окраске тела и состоянию тканей (кутикулярные покровы, мышцы, внутренние органы), амфиподы были выброшены на берег живыми, где и погибли. Вместе с *A. victorii* в пробе оказался 1 экз. *P. kesslerii* (длина 24 мм), возможно случайно. Вид обитает по всему Байкалу на глубинах 1–100 м (обычно до 10–20 м) на песке, камнях и илах с корочкой (Базикалова, 1945; Тахтеев, 2000).

Питание. Данных о питании *A. victorii*, опубликованных ранее, немного. Как и у большинства крупных видов-полифагов, спектр его питания широкий, а большие размеры тела, вероятно, позволяют справиться даже с мальками рыб, что подтверждается наблюдениями в аквариуме (Тахтеев, Дидоренко, 2015). Зимой (наблюдения сделаны в районе г. Байкальск) *A. victorii* часто собирается группами под лунками рыбаков, где подбирает со дна прикорм для бычков (Камалтынов, 2001). Весной (апрель) *A. victorii* в массе приходит в ловушки на бычков, установленные под лед. Кроме мелких амфипод и других ракообразных ловит хирономид. Добычу, по-видимому, подкарауливает или ищет на дне (Гаврилов, 1950).

Основными компонентами пищевого комка *A. victorii* в декабре 2013 г. были низшие и высшие ракообразные, а также олигохеты. У половины вскрытых рачков (1 самец, 2 самки с яйцами, 1 самка с опушенными оостегитами) желудочно-кишечный тракт был заполнен. При вскрытии обнаружено множество фрагментов низших ракообразных и мелких амфипод, иногда встречались нитчатые водоросли, у одного рачка – ножки диатомовой водоросли *Didymosphenia*, в массе найдены щетинки олигохет, присутствовали минеральные частицы, спикулы губок попадались единично. Частиц детрита в кишечниках не было. Многие фрагменты кутикулы амфипод имели чешуйчатые микроструктуры, характерные для вооруженных видов (в том числе родов *Acanthogammarus*, *Pallasea*). У остальных особей (3 самца, 1 самка с яйцами) кишечники были пустые или с единично встречающимися щетинками и фрагментами низших ракообразных. В пелетах, собранных со дна банки, обнаружены кусочки кутикулы амфипод, фрагменты низших ракообразных, множество простых и перистых щетинок ракообразных, шипы, когти, гребневидные щетинки, обрывок антенны и кусочки хорошо сохранившихся ротовых частей амфипод, иногда попадались обрывки нитчатых водорослей.

Обитатели прибрежной зоны – мелкие амфиподы, гарпактициды, другие низшие ракообразные, организмы мейобентоса из других групп – совершают сезонные миграции и миграции, обусловленные погодными условиями. Амфиподы чутко реагируют на изменения абиотических факторов среды и в штормовую погоду отходят от берега на некоторое расстояние. В зимнее время амфиподы также отходят на 2–3 м от уреза (Каплина, 1974; Окунева, 1974; Вейнберг, Камалтынов, 1998). Из-за аномально теплой погоды и отсутствия морозов в начале декабря 2013 г. мог произойти сдвиг миграций обитателей прибрежной зоны на более позднее время. Возможно, одной из причин близкого подхода *A. victorii* к берегу был недостаток пищи в основной зоне обитания, т.е. на глубинах от 1.5 м и более. Но, так как к берегу подошли только крупные особи, эта причина не является главной.

Размножение. К группе мелководных видов амфипод, у которых самки откладывают яйца осенью и вынашивают их в течение всей зимы, а молодь выходит в июне–июле, относятся преимущественно крупные виды, среди них два близких вида – *A. victorii* и *A. maculosus* Dorogostaisky 1930, обитающих в разных частях Байкала (Базикалова, 1954). У *A. victorii* самки с яйцами и молодью в марсупиуме отмечены с января по июнь, в мае–июне их число снижается, а в июле и августе самки этих стадий не обнаружены (Базикалова, 1941, 1954). Зимние миграции на меньшие глубины Гаврилов (1950) объясняет наступлением периода размножения, т.к. большинство самок, отловленных им зимой, также были яйценосными. В начале декабря 2013 г. самки в береговом выбросе уже были с яйцами, значит, спаривание и откладка яиц начались раньше (поздней осенью).

Для роста, достижения половозрелости и эмбрионального развития амфиподы, как и все пойкилотермные животные, нуждаются в наборе определенной суммы тепла (градусо-дней). Установлено, что набор необходимой суммы тепла – одна из основных причин ночных вертикальных миграций донных амфипод (Механикова, Тахтеев, 2001). У литоральных видов, размножающихся зимой, из-за низкой температуры воды период от откладки яиц до выхода молоди должен занимать несколько месяцев. Поэтому получение любой, даже небольшой температурной "выгоды" (солнечная инсоляция, подток более теплых глубинных вод к поверхности, более теплая погода) может быть причиной горизонтальных миграций в сторону малых глубин.

Продолжительность жизни *A. victorii* неизвестна, но в целом крупные виды амфипод живут дольше, чем мелкие, достигают половозрелости позднее и размножаются один раз в год (Базикалова, 1954). Большое количество отложенных яиц компенсирует небольшое число пометов в течение жизни особи. Плодовитость *A. victorii* очень высокая – у крупных самок число яиц в марсупиуме может быть более тысячи (Базикалова, 1954). У одной из выброшенных на берег самок при длине 45 мм в марсупиуме находилось 698 яиц, у другой при длине 52 мм – 884 яйца. *A. maculosus*, до недавнего времени считавшийся подвидом *A. victorii* (Takhteev et al., 2015), согласно данным Базикаловой (1954) становится половозрелым в возрасте 2–3 лет и можно допустить, что продолжительность его жизни около 5–6 лет. Вероятно, время наступления половозрелости и продолжительность жизни у *A. victorii* примерно такие же, и одна самка за это время откладывает до двух-трех тысяч яиц.

Не располагая многолетними данными о динамике численности *A. victorii* в заливе Лиственичный и периодичности выбросов амфипод на сушу, все же можно предположить, что кочевки взрослых особей к берегу в период размножения и вынашивания яиц – явление обычное и закономерное, но выброс происходит только при подходящих для этого погодных условиях. Благодаря высокой плодовитости самок и отсутствию в выбросах молодых стадий амфипод это не наносит серьезного ущерба популяции. По сведениям И.В. Ханаева, численность "листвянской" популяции *A. victorii* и сейчас остается высокой.

Гидрометеорологическая обстановка. Ветер над акваторией Байкала отличается значительной пространственной неоднородностью и большой временно́й изменчивостью. Период наиболее сильных

штормов продолжается с октября по декабрь, особенно интенсивны штормы северо-западного и северо-восточного направлений. На Байкале преобладают четыре типа штормовых ветров: 2 продольных (вдоль берега) – “верховик” (северо-восточный) и “култук” (юго-западный), а также 2 поперечных (перпендикулярно берегу) ветра со стороны суши – “горная” (северо-западный) и “шелонник” (юго-восточный). Наибольшей повторяемостью отличается “горная” (около 30%), наименьшей – “шелонник” (только 2%). Жестокие штормы (более 20 м/с) имеют небольшую повторяемость (Верболов и др., 1965; Савинова, 1975; Атлас волнения и ветра озера Байкал, 1977).

Среднемноголетняя сезонная изменчивость скорости ветра на оз. Байкал имеет два максимума – в январе и мае (Лут, 1976). Анализ изменения среднесуточного модуля скорости ветра показывает, что зимой 2013–2014 гг. наблюдалось близкое к среднемноголетнему распределение с небольшими максимумами в январе и апреле. В среднем в течение суток ветер был преимущественно слабым (1–3 м/с), небольшое увеличение средней скорости ветра (до 5 м/с) происходило в конце января и конце апреля. Изменение максимальной скорости ветра подобно изменению среднесуточной скорости ветра. Всю зиму 2013–2014 гг. максимальная скорость ветра в основном не опускалась ниже 5 м/с, наибольшие значения (16–18 м/с) отмечены в марте и апреле 2014 г. Распределение направлений ветра показывает, что зимой 2013–2014 гг. в п. Листвянка преобладала “горная”, как и в предыдущие годы. Наряду с “горной” большой вклад в повторяемость в эту зиму вносил “шелонник”, который в среднем встречается в 3 раза реже, чем “горная”.

Климат осени 2013 г. был очень необычен, в частности были необычны ветра. С 17.11.2013 по 21.11.2013 непрерывно регистрировался “шелонник” – теплый юго-восточный ветер, дующий со склонов хребта Хамар-Дабан, он отмечался и накануне выброса амфипод на берег. В первые дни декабря 2013 г. максимальная сила ветра была примерно одинаковой и не превышала 8 м/с, но направление ветра резко менялось. Вечером 01.12.2013 ветер (в основном северного направления) сделал два оборота на 360°. По средневекторным данным за сутки 02.12.2013 дул “шелонник” (нагонный ветер), а 03.12.2013 – “горная” (сгонный ветер). Однако 02.12.2013 во второй половине дня на пирсе института “шелонник” был сильнее, чем на вершине холма. Ночью 03.12.2013 ветер дважды усиливался до 8 м/с. Это могло вызвать подток воды к берегу с глубин, в декабре ее температура должна была быть выше поверхностной. На выброс амфипод ветер мог повлиять следующим образом. Северо-западный ветер согнал более холодные поверхностные воды от берега, что вызвало компенсационный подток глубинных вод, затем ветер резко изменился на противоположный и амфипод выбросило на берег волной. Амфипод, найденных 03.12.2013 на берегу, должно было вынести волной накануне 02.12.2013 вечером, а не в день обнаружения.

В начале декабря 2013 г. также была отмечена необычно высокая для этого времени года температура воздуха. В дневное время суток 01.12.2013 и 02.12.2013 максимальная температура воздуха достигала +5°С, лишь изредка в течение суток температура опускалась ниже нуля на десятые доли градуса. Похолодание наступило в ночь на 03.12.2013 (с 2–3 часов ночи в основном зарегистрированы отрицательные температуры) и совпало с максимальной за эти три дня скоростью ветра – до 6–8 м/с. Температура воды 03.12.2013 была около +3.5°С. По многолетним данным (1995–2014 гг.) средняя для 3 декабря температура составляла +2.6°С.

Судя по имеющимся данным, выброс *A. victorii* на берег Южного Байкала в начале декабря 2013 г. объясняется естественными природными причинами и с загрязнением не связан. В береговом выбросе отсутствовали представители других групп беспозвоночных и молодые особи *A. victorii*, а все выброшенные на берег амфиподы были живыми и погибли уже на берегу. При антропогенном и любом ином загрязнении не происходит гибель только одного вида животных, сначала погибают мелкие организмы (мейобентос), затем более крупные и в последнюю очередь рыба. При этом животные погибают в водоеме, и на берег волна выбрасывает мертвых особей (Аномальный выброс морских звезд ..., 2011).

Выбросы на берег Байкала крупных видов литоральных амфипод, по-видимому, не являются редкостью, но, как правило, остаются незамеченными. В зимнее время до наступления ледостава берега озера пустынны, туристов к этому времени уже нет, а научных экспедиций мало. Заметить амфипод на берегу может разве что местный житель, да и то лишь в первые дни после выброса, т.к. погибшие рачки на воздухе быстро чернеют, а их мягкие ткани съедаются птицами. Когда эта статья уже была написана, выяснилось, что 13.11.2020 там же у пос. Листвянка на берегу были найдены крупные амфиподы (И.В. Ханаев, устное сообщение). Судя по видеозаписи, это был *A. victorii* и примерно в таком же количестве, как и в 2013 г. Амфипод было много 13 ноября и еще 15-го встречались единичные экземпляры. Любопытно, что осень 2020 г. тоже была аномально теплой, а зима наступила поздно.

Гибель амфипод на берегу залива Лиственичный в декабре 2013 г. не была массовой. По словам Л.А. Оболкиной, количество крупных амфипод на всем протяжении берега исчислялось сотнями экземпляров (но не тысячами). Причем на берег были выброшены старшие возрастные группы, все

самки были с яйцами, неполовозрелых особей не отмечено. Известно, что в некоторые периоды жизни отдельные возрастные группы амфипод держатся на разных глубинах (Базикалова, 1954). Очевидно, в период размножения и развития яиц у самок взрослые особи *A. victorii* откочевывают к берегу, а молодые остаются на бóльших глубинах. Возможно, условия для вынашивания яиц в прибрежной зоне в декабре 2013 г. были благоприятными из-за необычно теплой продолжительной погоды в конце ноября – начале декабря 2013 г. В прибойную зону амфиподы пришли для набора необходимой суммы тепла, а также, возможно, и в поисках пищи. Это совпало с продолжительными нагонными ветрами, вызвавшими волнение достаточной силы, чтобы выбросить на берег крупных амфипод. Сильный шторм для этого не обязателен.

Таким образом, причиной выбросов амфипод на берег является совокупность нескольких факторов, а именно горизонтальные миграции, связанные с периодом массового размножения и, возможно, с поисками пищи. Эти миграции совпали по времени с благоприятными метеорологическими условиями и гидродинамической обстановкой на побережье.

БЛАГОДАРНОСТИ

За предоставленный материал благодарим Л.А. Оболкину, за оформление рисунка – А.А. Широкую.

Работа выполнена в рамках бюджетных тем Лимнологического института СО РАН №№ 0279-2021-0007 и 0279-2021-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аномальный выброс морских звезд в Двинском заливе весной 1990 г. (По документам из архива Беломорской Биологической станции Зоологического института РАН), 2011. Составитель А.Д. Наумов. СПб.: Зоологический институт РАН. 414 с.

Атлас волнения и ветра озера Байкал, 1977. Л.: Гидрометеоиздат. 118 с.

Базикалова А.Я., 1941. Материалы по изучению размножения байкальских амфипод // Известия АН СССР. Отд. биологических наук. № 3. С. 407–426.

Базикалова А.Я., 1945. Амфиподы озера Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 11. 440 с.

Базикалова А.Я., 1954. Некоторые данные по биологии *Acanthogammarus* (*Brachyuropus*) *grewingki* (Dyb.) // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 14. С. 312–326.

Бекман М.Ю., Афанасьева Э.Л., 1977. Распределение и продукция макрогектопуса // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 76–98.

Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М., 1998. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 2. Сообщества // Зоологический журнал. Т. 77. № 3. С. 259–265.

Верболов В.И., Сокольников В.М., Шимараев М.Н., 1965. Гидрометеорологический режим и тепловой баланс озера Байкал. М.-Л.: Наука. 373 с.

Гаврилов Г.Б., 1950. Макрофауна прибрежной платформы Южного Байкала в районе Лиственичного. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоологический институт АН СССР. 115 с.

Дорогостайский В.Ч., 1922. Материалы для карцинологической фауны озера Байкал // Труды Комиссии по изучению оз. Байкала. Т. 1. № 2. С. 105–153.

Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Книга 1. С. 573–831.

Каплина Г.С., 1974. Макрозообентос каменистых грунтов литорали оз. Байкал и его сезонная динамика (данные 1963–1968 гг., район Больших Котов) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 126–137.

Карабанов Е.Б., 1990. Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск: Наука. С. 3–66.

Лут Л.И., 1976. Типовые Байкальские ветры и их устойчивость // Климатические ресурсы Байкала и его бассейна. Новосибирск: Наука. С. 31–49.

Механикова И.В., Тахтеев В.В., 2001. Суточные вертикальные миграции амфипод озера Байкал: возможные причины и экологическое значение // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Иркутский гос. университет. С. 88–108.

Наумов А.Д., Федяков В.В., 1993. Вечно живое Белое море. СПб.: Изд-во СПбГДТЮ (Изд-во Санкт-Петербургского городского дворца творчества юных). 336 с.

Окунева Г.Л., 1974. Сезонные изменения мезобентоса на каменистой литорали (район пос. Большие Коты) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Биолого-географический научно-исследовательский институт при Иркутском госуниверситете. С. 137–152.

Савинова Н.В., 1975. Структура полей ветра на озере Байкал. Дис. ... канд. геогр. наук. Иркутск. 227 с.

Тимошкин О.А., Вишняков В.С., Волкова Е.А., Широкая А.А., Куликова Н.Н. и др., 2012. Биология прибрежной зоны озера Байкал. Сообщение 2. Береговые скопления заплесковой зоны: классификация, сезонная динамика количественных и качественных показателей их состава // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. Т. 5. № 1. С. 40–91.

Тахтеев В.В., 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал: систематика, сравнительная экология, эволюция. Иркутск: Иркутский гос. университет. 355 с.

Тахтеев В.В., Дидоренко С.И., 2015. Фауна и экология бокоплавов озера Байкал: Учебное пособие. Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. 115 с.

Bodkin J.L., Jamieson R.J., 1991. Patterns of seabird and marine mammal carcass deposition along the central

California coast, 1980–1986 // Canadian Journal of Zoology. V. 69. P. 1149–1155.

Stachowitsch M., 1984. Mass mortality in the Gulf of Trieste: The course of community destruction // P. S. Z. N. I.: Marine Ecology. V. 5. № 3. P. 243–264.

Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A., 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 335–370.

Timoshkin O.A., 2018. Coastal zone of the world's great lakes as a target field for interdisciplinary research and ecosystem monitoring: Lake Baikal (East Siberia) // Limnology and Freshwater Biology. № 1. P. 81–97.

Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Jamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I. et al., 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // Journal of Great Lakes Research. V. 42. № 3. P. 487–497.

ACANTHOGAMMARUS VICTORII (CRUSTACEA, AMPHIPODA) CAST ASHORE IN THE SOUTHERN LAKE BAIKAL IN DECEMBER 2013: POSSIBLE CAUSES

I. V. Mekhanikova[1], *, A. A. Zhdanov[1], V. A. Obolkin[1]

[1]Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

**e-mail: irinam@lin.irk.ru*

The possible causes for *Acanthogammarus victorii*, a giant amphipod crustacean, being cast ashore in the southern part of Lake Baikal, Siberia in December 2013 are discussed. Based on all available data, this was a natural event not associated with pollution. The amphipods seem to have been cast ashore due to a combination of several factors. These were horizontal migrations towards the coast associated with the reproductive period, probably also the search for food, which coincided with suitable hydrometeorological conditions.

Keywords: amphipod, ecology, migration, hydrometeorological conditions

EDN: CFVQSL
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 525–536

УДК 595.792:595.782

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОВРЕЖДЕНИЯ НАСЕКОМЫМИ-ФИЛЛОФАГАМИ ЛИСТЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕГО АРЕАЛА

© 2022 г. И. В. Ермолаев[a], *, А. А. Васильев[b]

[a] *Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130 Россия*

[b] *Удмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия*

**e-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.04.2021 г.
После доработки 07.06.2021 г.
Принята к публикации 07.08.2021 г.

Исследована сезонная динамика повреждения насекомыми-филлофагами дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на северо-востоке его ареала. Работу провели в течение 2013–2016 гг. близ биостанции Удмуртского государственного университета (56°82′ с.ш., 53°90′ в.д.) в пойменной дубраве р. Сива (Воткинский район, Удмуртская Республика). Комплекс насекомых-филлофагов дуба включает 71 вид насекомых из 23 семейств четырех отрядов: Lepidoptera (59.2%), Coleoptera (25.3%), Hymenoptera (12.7%) и Diptera (2.8%). Видовое разнообразие филлофагов трех отрядов (Coleoptera, Hymenoptera и Diptera) максимально в весенний и раннелетний периоды. В период с 10 июня по 30 августа количество видов Lepidoptera варьировало в диапазоне 21–25. Степень трофической специализации выявленного комплекса филлофагов дуба тесно связана с их экологической принадлежностью. Большинство видов минеров (71.4%) и все насекомые, образующие галлы, являются монофагами. Среди насекомых, формирующих объедание, скелетирование и трубки, доминируют полифаги: 92.4, 85.7 и 75%. Основное количество повреждений листьям дуба филлофаги наносят в весенний период – 77.1 ± 2.2%, в раннелетний, летний и осенний периоды – 12.2 ± 1.6, 3.3 ± 1.0 и 7.4 ± 2.1% (во всех случаях $n = 8$) соответственно.

Ключевые слова: взаимодействие насекомого и растения, типы повреждения листьев, листоядные насекомые

DOI: 10.31857/S0044513422050051

Изучение системы "*Quercus robur*–насекомые-филлофаги" представляет значительный теоретический и практический интерес. Такие работы позволяют изучить процессы, протекающие при реализации вспышек массового размножения филлофагов (Feeny, 1970; Воронцов, 1978; Рубцов, Рубцова, 1984; Иерусалимов, 1986, 1994, 2004; Уткина, Рубцов, 1989, 1994; Уткина, 1991; Рубцов, Уткина, 2008; Visakorpi et al., 2020), оценить их экологические последствия (Воронцов и др., 1967; Лямцев, 1995; Рубцов, Уткина, 1995; Иерусалимов, 2004), выявить трансформацию динамики численности насекомых в связи с изменением климата (Рубцов, Уткина, 2010, 2016), исследовать географическую изменчивость взаимодействий в системе "растение–фитофаг–энтомофаг" (Valdés-Correcher et al., 2020).

Исследование особенностей повреждения листьев древесных растений комплексом насекомых филлогагов – простой и информативный метод оценки консортивных отношений эколого-гических групп насекомых с растением. Согласно данным фундаментального исследования Герасимова (1952, стр. 156–158), филлофаги могут образовывать следующие типы повреждений: объедание, скелетирование, минирование, галлы и сигары. Последний тип повреждения часто называют трубками (Бей-Биенко, 1980). Перечисленные типы можно отнести к качественной характеристике повреждения. Количественной характеристикой повреждения является изъятие листовой поверхности, т.е. величины отчуждаемой насекомыми площади листьев (Богачева, 1990). Этот показатель адекватно характеризует нагрузку филлофага на растение (потери фотосинтезирующей поверхности) и тесно коррелирует с видовым разнообразием (числом видов, входящих в консорцию) и численностью этих видов (Богачева, 1990, стр. 12). Изъятие листовой поверхности можно оценить в случае объедания, скелетирования и минирования.

Цель представленной работы – исследовать сезонную динамику повреждения дуба *Q. robur* насекомыми-филлофагами на северо-востоке его ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особенности сезонной динамики поврежденности и изъятия листовой пластинки листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) комплексом насекомых-филлофагов исследовали в течение вегетационных сезонов 2013–2016 гг. близ биостанции Удмуртского университета (56°82′ с.ш., 53°90′ в.д.) в пойменной дубраве р. Сива (Воткинский р-н, Удмуртской Республики). Для этого были заложены пробные площади 1 (в 2013 г.) и 2 (в 2014 г.) около 0.5 га каждая. Выбор места пробной площади осуществляли исходя из разнообразия видового состава древостоя. Все пойменные дубравы долины р. Сива представлены липовым дубняком. Однако на пробной площади 1, помимо традиционных ассоциаций дуба черешчатого (*Q. robur*), липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) и осины (*Populus tremula* L.), около 20% деревьев было представлено вязом гладким (*Ulmus laevis* Pall.). Карта расположения и описание пробных площадей были представлены нами ранее (Ермолаев и др., 2021). На каждой площади методом случайной выборки было выбрано 30 модельных деревьев дуба.

Исследование листьев дуба проводили 15 июня, 15 июля, 15 августа и 15 сентября на постоянной, выделенной маркерной лентой ветви первого порядка нижнего яруса восточной экспозиции каждого модельного дерева. Повреждения, наносимые в первый период, называли весенними, во второй, третий и четвертые периоды – раннелетними, летними и осенними, соответственно. Число листьев на модельной ветви составляло не менее 100 шт. Типы повреждения листьев даны в соответствии с классификацией Герасимова (1952): объедание, скелетирование, минирование, галлы. Помимо этого, выделяли трубки – тип повреждения, при котором филлофаг сворачивает повреждаемый лист (обычно в рулон).

Сбор филлофагов дуба проводили в течение вегетации. Имаго и личинок свободноживущих филлофагов, питающихся листьями дуба, собирали, обтряхивая ветви (не модельных деревьев) в энтомологический сачок. Личинок выкармливали листьями дуба в полевой лаборатории до стадии куколок и выводили имаго. Минеров собирали на стадии куколки. Всех насекомых на стадии имаго монтировали по общепринятой методике для последующего изучения. В течение сезона собирали листья с минами и галлами. Материал гербаризировали и снабжали этикеткой. Часть редких чешуекрылых-филлофагов, специализированных на *Q. robur*, была выявлена с помощью световой ловушки (на основе лампы ДРЛ-250) на биостанции “Сива”. Подтверждение правильности определения собранного материала проведено экспертами.

При анализе широты потенциальных трофических связей филлофагов подразделяли выделяли на монофагов, специализирующихся на представителях одного рода, олигофагов, – развивающихся на растениях одного семейства, и полифагов, – живущих на разных семействах растений. Для проведения анализа использовали справочники: Вредители леса (1955); Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. II (1974), Т. III. Ч. 1 (1994) и Ч. 2 (1999), а также монографию Матова и Кононенко (2012).

Рассчитывали следующий показатель: поврежденность листьев = (число листьев с определенным типом повреждения) × (общее число листьев на ветви)$^{-1}$ × 100, %.

Во всех случаях рассчитывали среднее арифметическое значение и его ошибку. Статистическую обработку материала проводили стандартными методами (Ивантер, Коросов, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Комплекс насекомых-филлофагов *Q. robur* долины р. Сива включает 71 вид. Это представители 23 семейств четырех отрядов: Lepidoptera (59.2%), Coleoptera (25.3%), Hymenoptera (12.7%) и Diptera (2.8%) (табл. 1). При этом 58 видов наносят повреждения на стадии личинки и 13 – при дополнительном питании на стадии имаго. Из них 42 вида (59.1%) объедают листья; 8, 7 и 1 вид (11.3, 9.9 и 1.4% соответственно) минируют, образуют галлы и скелетируют. 13 видов (18.3%) дают смешанные типы повреждений. Например, скелетирование у личинок младшего и объедание у личинок старшего возраста характерно для ряда видов листоедов (*Luperus flavipes* и *Altica quercetorum*), коконопрядов (*Malacosoma neustria*), хохлаток (*Ptilodon capucina* и *Phalera bucephala*), волнянок (*Calliteara pudibunda, Euproctis similis*) и совок (*Meganola strigula*, *Moma alpium*). У листоверток (*Tortrix viridana, Acleris quercinana u Ancylis mitterbacheriana*) и трубковертов (*Byctiscus populi*) личинки сначала скелетируют, затем объедают лист внутри трубок.

В таксономическом отношении выявленный состав филлофагов характеризуется относительной бедностью. Это связано с низкой теплообеспеченностью места проведения исследования (Ермолаев и др., 2021). Для сравнения в европейской части бывшего СССР было известно 530 видов членистоногих, питающихся листьями *Q. robur* (Довнар-Запольский, 1954). Из них в дубравах Северного Кавказа, Молдавии, Николаевской обл. Украины, Воронежской и Волгоградской об-

Таблица 1. Тип питания и сезонная динамика встречаемости насекомых-филлофагов дуба черешчатого (*Q. robur*) долины р. Сива

ТП	Вид	Месяц/декада													
		V			VI			VII			VIII			IX	
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
	Scarabaeidae														
о	*Melolontha hippocastani* Fabricius 1801		+	+	+	+									
	Buprestidae														
о	*Agrilus biguttatus* (Fabricius 1777)			+	+	+	+								
о	*A. angustulus angustulus* (Illiger 1803)			+	+	+	+	+							
	Elateridae														
о	*Selatosomus cruciatus* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+								
	Cerambycidae														
о	*Acanthoderes clavipes* (Schrank 1781)			+	+	+	+	+	+	+					
о	*Saperda scalaris hieroglyphica* (Pallas 1773)			+	+	+	+	+	+	+					
	Chrysomelidae														
о	*Cryptocephalus flavipes* Fabricius 1781		+	+	+	+	+								
с, о	*Luperus flavipes* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	+							
с, о	*Altica quercetorum* Foudras 1860	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
	Attelabidae														
т, с, о	*Byctiscus populi* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+
	Curculionidae														
о	*Curculio glandium* Marsham 1802	+	+	+	+	+	+	+	+						
о	*C. venosus* (Gravenhorst 1807)	+	+	+	+	+	+	+	+						
о	*C. villosus* Fabricius 1781	?													
о	*Archarius pyrrhoceras* (Marsham 1802)	?													
м	*Orchestes signifer* (Creutzer 1799)		+	+	+										
о	*Phyllobius pyri* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+									
о	*Polydrusus flavipes* (Degeer 1775)	+	+	+	+	+	+								
о	*P. undatus* (Fabricius 1781)	+	+	+	+	+	+								
	Tenthredinidae														
о	*Allantus togatus* (Panzer 1801)			+	+	+	+								
с	*Caliroa cinxia* (Klug 1816)						+	+	+	+	+				
м	*Profenusa pygmaea* (Klug 1816)				+	+	+	+	+						
о	*Mesoneura opaca* (Fabricius 1775)			+	+	+	+	+							
	Cynipidae														
г	*Neuroterus quercusbaccarum* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
г	*Cynips quercusfolii* Linnaeus 1758	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
г	*Andricus curvator* Hartig 1840	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
г	*A. foecundatrix* (Hartig 1840)	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
г	*A. quadrilineatus* Hartig 1840	+	+	+	+	+	+								
	Nepticulidae														
м	*Stigmella* sp. 1				+	+	+	+					+	+	+
м	*Stigmella* sp. 2				+	+	+	+					+	+	+
	Tischeriidae														
м	*Tischeria ekebladella* (Bjerkander 1795)					+	+	+	+						
	Gracillariidae														
м	*Acrocercops brongniardella* (Fabricius 1798)		+	+	+	+									
м	*Phyllonorycter roboris* (Zeller 1839)				+	+	+	+							
	Coleophoridae														
м	*Coleophora* sp.		+	+	+										
	Limacodidae														
о	*Apoda limacodes* (Hufnagel 1766)							+	+	+	+	+	+	+	

Таблица 1. Окончание

ТП	Вид	Месяц/декада													
		V			VI			VII			VIII			IX	
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
	Tortricidae														
т, с, о	*Tortrix viridana* Linnaeus 1758	+	+	+	+										
т, с, о	*Acleris quercinana* (Zeller 1849)	+	+	+	+	+									
т, с, о	*Ancylis mitterbacheriana* ([Denis & Schiffermüller] 1775)						+	+	+	+	+	+	+	+	
	Geometridae														
о	*Ennomos autumnaria* (Werneburg 1859)		+	+	+	+	+	+							
о	*E. erosaria* ([Denis & Schiffermüller] 1775)		+	+	+	+	+	+							
о	*Selenia lunularia* (Hübner [1788])			+	+	+	+				+	+	+	+	
о	*Plagodis dolabraria* (Linnaeus 1767)					+	+	+	+	+	+				
о	*P. pulveraria* (Linnaeus 1758)							+	+	+	+	+	+		
о	*Hypomecis punctinalis* (Scopoli 1763)			+	+	+	+	+	+	+	+	+			
о	*H. roboraria* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
о	*Parectropis similaria* (Hufnagel 1767)				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
о	*Cyclophora porata* (Linnaeus 1767)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	
о	*C. punctaria* (Linnaeus 1758)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
о	*C. quercimontaria* (Bastelberger 1897)						+	+	+	+	+	+	+	+	
	Lasiocampidae														
с, о	*Malacosoma neustria* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+								
о	*Gastropacha quercifolia* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+						+	+	+	+	+
	Shingidae														
о	*Mimas tiliae* (Linnaeus 1758)							+	+	+	+	+	+		
	Notodontidae														
о	*Drymonia dodonaea* ([Denis & Schiffermüller] 1775)								+	+	+	+	+		
с, о	*Ptilodon capucina* (Linnaeus 1758)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	
с, о	*Phalera bucephala* (Linnaeus 1758)								+	+	+	+	+		
	Lymantriidae														
с, о	*Calliteara pudibunda* (Linnaeus 1758)						+	+	+	+	+	+	+	+	
с, о	*Euproctis similis* (Fuessly 1775)		+	+	+	+	+				+	+	+		
о	*Lymantria dispar* (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+									
	Noctuidae														
с, о	*Meganola strigula* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	+	+	+	+	+									
о	*Pseudoips prasinana* (Linnaeus 1758)								+	+	+	+	+	+	
о	*Trisateles emortualis* ([Denis & Schiffermüller] 1775)								+	+	+	+	+	+	+
о	*Catephia alchymista* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	+	+	+	+	+									
о	*Catocala promissa* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	+	+	+	+										
о	*C. sponsa* (Linnaeus 1767)	+	+	+	+										
о	*Colocasia coryli* (Linnaeus 1758)						+	+	+	+	+	+	+		
с, о	*Moma alpium* (Osbeck 1778)						+	+	+	+	+	+	+		
о	*Acronicta aceris* (Linnaeus 1758)					+	+	+	+	+	+	+	+		
о	*A. auricoma* ([Denis & Schiffermüller] 1775)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	
о	*Conistra vaccinii* (Linnaeus 1761)	+	+	+	+	+									
	Lycaenidae														
о	*Nordmannia w-album* (Knoch 1782)	+	+	+	+	+									
	Cecidomyiidae														
г	*Macrodiplosis dryobiae* (Low 1877)			+	+	+	+	+							
г	*M. volvens* Kieffer 1895			+	+	+	+	+							

Примечания. Типы повреждений (ТП): о – объедание, с – скелетирование, м – минирование, г – галлообразование, т – трубкообразование, п – проколы. + – время питания листьями, ? – информации нет.

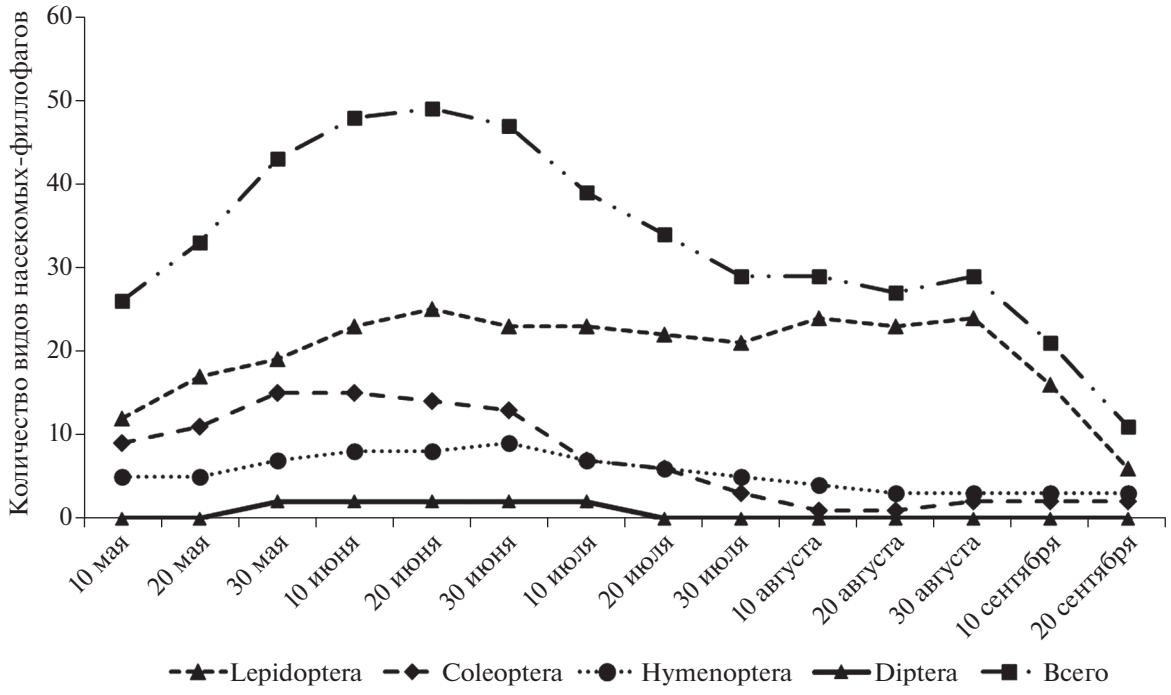

Рис. 1. Сезонная динамика видового разнообразия филлофагов *Q. robur* четырех отрядов насекомых.

ластей РФ – 250 (Дейко, Арефьев, 2004), 243 (Плугарь, 1963), 108 (Вайнштейн, 1950), 184 (Моравская, 1954, 1957, 1975) и 140 (Моравская, 1952) видов-филлофагов, соответственно.

Степень трофической специализации выявленного комплекса филлофагов дуба тесно связана с их экологической принадлежностью. К высокоспециализированным можно отнести представителей эндофагов. Среди минеров большинство видов (71.4%), среди галлообразователей – все являются монофагами. Два вида минеров (*Profenusa pygmaea* и *Tischeria ekebladella*) способны питаться и на других представителях Fagaceae, например, на каштане, и поэтому относятся к олигофагам. Среди насекомых, формирующих объедание, скелетирование и трубки, доминируют полифаги: 92.4, 85.7 и 75%. Так, среди насекомых, для которых характерно объедание, выявлено только два вида моно- и два вида олигофагов. Это *Agrilus biguttatus*, *Archarius pyrrhoceras* и *Agrilus angustulus angustulus*, *Catocala promissa* соответственно. При этом ксилофаги рода *Agrilus* используют листья дуба в качестве источника дополнительного питания. Среди насекомых, для которых характерно скелетирование, выявлено два монофага: *Caliroa cinxia* и *Acleris quercinana*. Последний вид также образует трубки.

Наше исследование позволило уточнить трофическую специализацию пяденицы *Cyclophora quercimontaria*. Несмотря на сложившееся мнение об узкой трофической специализации этого вида на представителях рода *Quercus* (Hausmann, 2004), авторы собирали гусениц этого вида и выводили имаго при выполнении аналогичной работы на липе мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в г. Ижевске (Ермолаев, Сидорова, 2011). В связи с этим вид был отнесен нами к полифагам.

Сезонная динамика видового разнообразия филлофагов *Q. robur* из четырех отрядов насекомых представлена на рис. 1. Максимальное число видов отмечено в первой половине периода вегетации. При этом в начале сезона общее число видов растет до 20 июня (49 видов), затем с той же скоростью снижается до конца июля, стабилизируется в августе (27–29 видов) и снова сокращается в сентябре. Видовое разнообразие филлофагов трех отрядов (Coleoptera, Hymenoptera и Diptera) было максимальным в весенний и раннелетний периоды. В отличие от них после весеннего роста общее число видов Lepidoptera варьировало в диапазоне 21–25 в течение большей части сезона (с 10 июня по 30 августа). Очевидно, что в разных частях ареала *Q. robur* сезонная динамика общего числа видов филлофагов дуба из одного отряда может быть разной. Так, в Великобритании максимальное число видов Lepidoptera на дубе наблюдали в мае–первой половине июня (около 110), затем число видов падало до середины августа (около 60) и снова росло в сентябре (чуть более 80) (Feeny, 1970).

Динамика таксономической структуры филлофагов в течение вегетации, вероятно, тесно

связана с изменением качества корма. Общеизвестно, что пищевое качество листа дуба *Q. rodur* значительно меняется в течение вегетации. Согласно классической работе Фини (Feeny, 1970), содержание воды в листьях дерева максимально в мае и в дальнейшем снижается в течение сезона (наиболее интенсивно с конца мая до середины июня). Общая концентрация соединений азота снижается в течение сезона (Salminen et al., 2004). Концентрация белка снижается до второй декады мая, и в дальнейшем стабилизируется. Количество таннинов нарастает в течение вегетации (наиболее интенсивно в августе–сентябре) (Feeny, 1970). При этом молодые листья дуба более богаты гидролизуемыми таннинами и флавоноидными гликозидами, старые – проантоцианидинами (Salminen et al., 2004). Содержание хлорофилла *a* и *b* в листьях *Q. rodur* растет с июня по август, затем падает (Gond et al., 1999). Тот же тренд имеет общая концентрация соединений углерода (Salminen et al., 2004). Анализ географической изменчивости в системе "*Q. rodur*–фитофаг–хищник", проведенный в 2018–2019 гг. группой исследователей в разных странах Европы, показал, что представленность ряда высокоспециализированных экологических групп филлофагов может зависеть от концентрации в листьях определенных соединений (Valdés-Correcher et al., 2020). Так, в консорции *Q. robur* доля минеров растет с увеличением в тканях листа концентрации гидролизуемых таннинов, а доля галлообразователей – растет с повышением концентрации растворимого сахара и уменьшением концентрации лигнина (Valdés-Correcher et al., 2020).

Общая поврежденность листьев дуба – суммарный показатель (рис. 2), включающий в себя объедание (рис. 3), скелетирование (рис. 4), минирование (рис. 5), образованием галлов и трубок (рис. 6 и 7), а также смешанные на одном листе повреждения (рис. 8). В районе исследований доминировали первых два типа повреждения. Общая поврежденность листьев дуба на двух пробных площадях росла в течение периода вегетации (рис. 2). Это происходило преимущественно за счет увеличения доли скелетированных (рис. 4) и минированных (рис. 5) листьев. К концу сезона этот показатель был в диапазоне от 69.6 ± 1.2 (2016 г., пробная площадь № 2) до 94.6 ± 1.0% (2014 г., пробная площадь № 2). Если осенний показатель общей поврежденности на конкретной пробной площади принять за 100%, то основное количество повреждений листьям дуба филлофаги наносят в весенний период – 77.1 ± 2.2%, в раннелетний, летний и осенний периоды – 12.0 ± 1.5, 3.8 ± 1.1 и 7.1 ± 2.2% (во всех случаях $n = 8$), соответственно. Таким образом, основа сезонной картины повреждения зависит от активности весеннего комплекса филлофагов. Схожий вывод был получен при исследовании динамики поврежденности листьев березы, осины и ивы в Челябинской обл. (Рафес, Соколов, 1976), березы и рябины в лесах Нижнего Приангарья (Петренко, Дрянных, 1978), липы мелколистной в г. Ижевске (Ермолаев, Сидорова, 2011). По всей вероятности, синхронизация стадий питания и роста основного количества филлофагов с весенним изменением биохимического состава листьев кормового растения является общей адаптацией представителей с гетеродинамным развитием.

Объедание листьев – доминирующий тип повреждений, вызываемых филлофагами дуба. В долине р. Сива объедание отмечено для 37 видов представителей Lepidoptera, 17 видов – Coleoptera и 2 видов Hymenoptera (табл. 1). Листья с таким типом повреждения наблюдали преимущественно в весенний период (рис. 3). В дальнейшем доля такого повреждения снижалась в течение периода вегетации. Это происходило на фоне увеличения размера листьев на модельной ветви. У *Q. robur* наряду с весенним хорошо представлено коррелятивное побегообразование ("ивановы побеги") (Грудзинская, 1960). Если весеннее побегообразование у дуба происходит в период от набухания почек до первой половины июня, то коррелятивное имеет место в июне (Добрынин, Комиссарова, 2012). Дополнительное летнее побегообразование обусловлено существованием корреляции между ростом и образованием листьев при определенном соотношении корневой и листовой поверхности (Грудзинская, 1960).

Скелетирование листьев дуба как тип повреждения отмечалось так же часто. В течение периода вегетации число листьев, несущих этот тип повреждения, росло не равномерно (рис. 4). Весной листья скелетировали гусеницы *Malacosoma neustria*, *Euproctis similis*, *Meganola strigula*, а также имаго жуков *Luperus flavipes*. Основное повреждение листья получали в раннелетний период. При этом доминировали личинки листоеда *Altica quercetorum*. Кроме того, в этот период были активны личинки пилильщика *Caliroa cinxia*, а также гусеницы *Ptilodon capucina*, *Calliteara pudibunda*, *Moma alpium*.

Минирование листьев было обычно. Количество листьев, несущих мины, обычно росло в течение сезона (рис. 5). В конце вегетации 2013–2014 гг. доля таких листьев не превышала 5%. В 2016 г. показатель достигал значений 8.3% (пробная площадь № 1, июль), в 2015 г. – 13.5% (пробная площадь № 1, август). Повреждения наносили представители восьми видов шести семейств: весной – *Orchestes signifer* (Curculionidae), *Coleophora* sp. (Coleophoridae), *Acrocercops brongniardella* (Gracillariidae), в раннелетний период – *Profenusa pygmaea* (Tenthredinidae), *Stigmella* sp. 1, *Stigmella* sp. 2 (Nepticulidae), *Tischeria ekebladella*

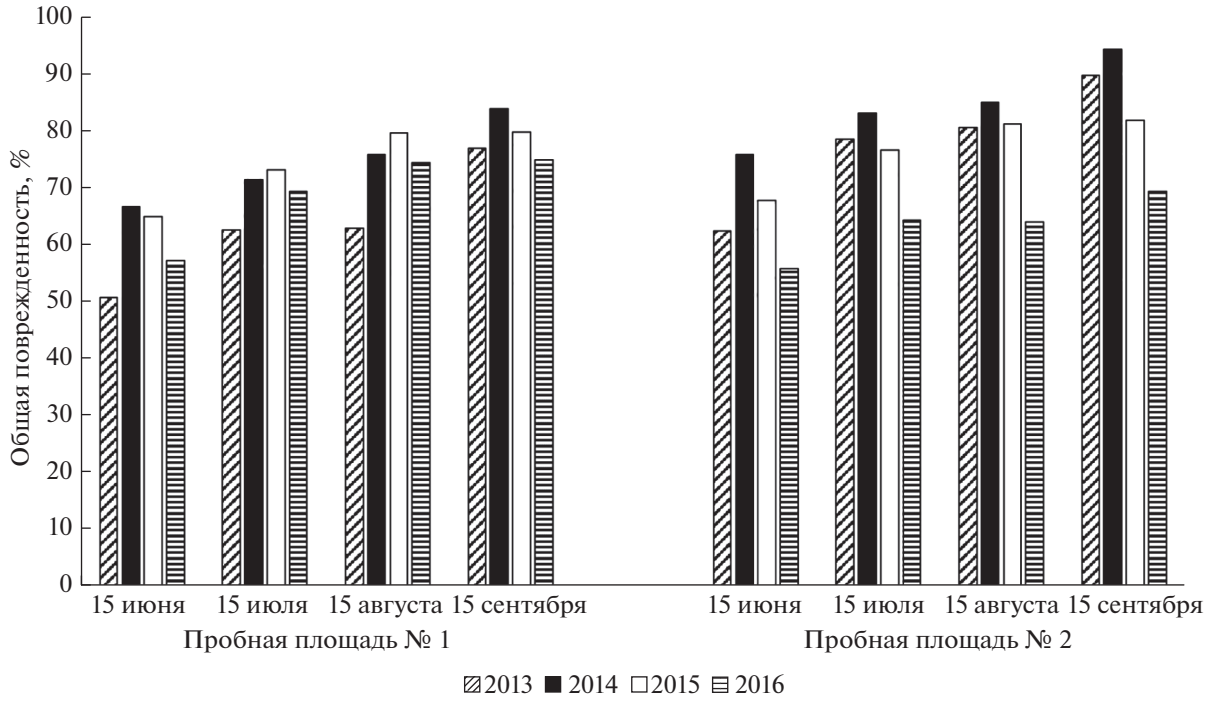

Рис. 2. Динамика общей поврежденности (%) листьев дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.). На рис. 2–8 по вертикальной оси указана доля (%) поврежденных листьев.

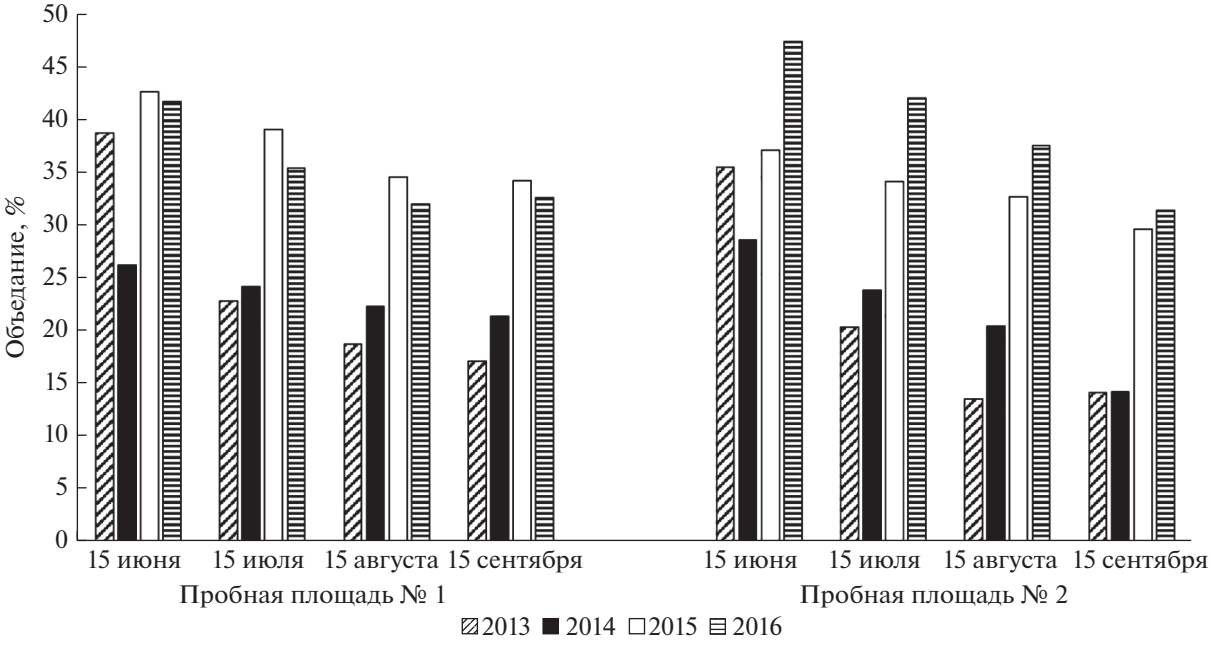

Рис. 3. Динамика объедания (%) листьев дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.).

(Tischeriidae), *Phyllonorycter roboris* (Gracillariidae), осенью – *Stigmella* sp. 1, *Stigmella* sp. 2. Наиболее обычными были мины *Ph. roboris* и *Stigmella* sp.1.

Образование галлов на листьях дуба встречали относительно редко. За четыре года наблюдений число листьев, несущих галлы, составляло от менее 0.5 (2014 г.) до 5% (пробная площадь № 1, июль, август 2016 г.) (рис. 6). Максимальное количество листьев, несущих галлы, наблюдали в раннелетний период. В дальнейшем увеличение

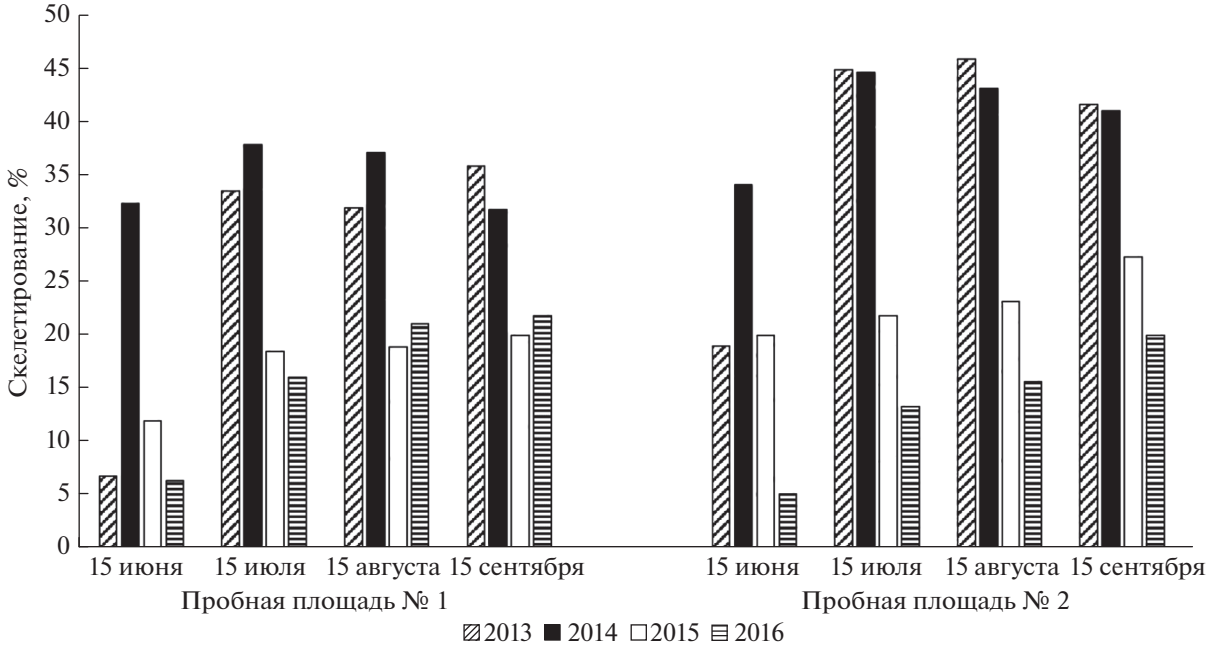

Рис. 4. Динамика скелетирования (%) листьев дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.).

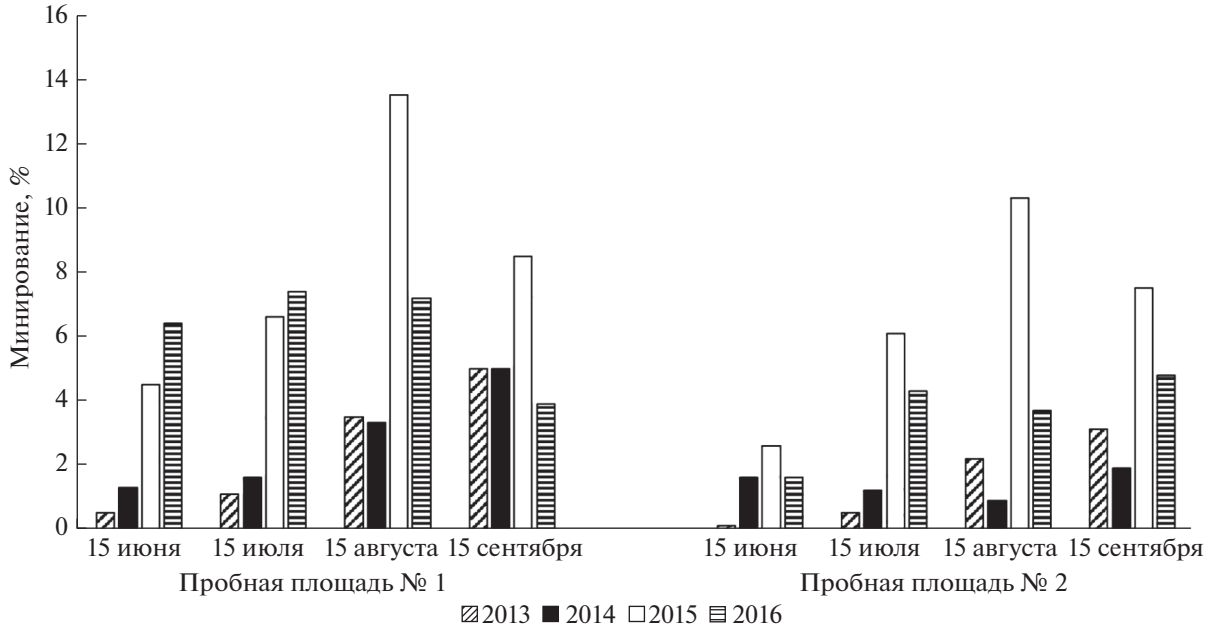

Рис. 5. Динамика минирования (%) листьев дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.).

числа повреждений этого типа не наблюдали. Повреждение было связано с активностью семи видов насекомых: *Neuroterus quercusbaccarum*, *Cynips quercusfolii*, *Andricus curvator*, *A. foecundatrix*, *A. quadrilineatus* (Cynipidae), *Macrodiplosis dryobiae* и *M. volvens* (Cecidomyiidae) (табл. 1). К началу проведения июльских учетов в 2013, 2015 и 2016 гг. наблюдали 2–3-кратный рост повреждения по сравнению с предыдущими показателями (рис. 6). Это происходило в результате появления галлов, образуемых личинками агамного поколения *C. quercusfolii* в середине и во второй половине июня. Вид доминировал на обеих пробных площадях.

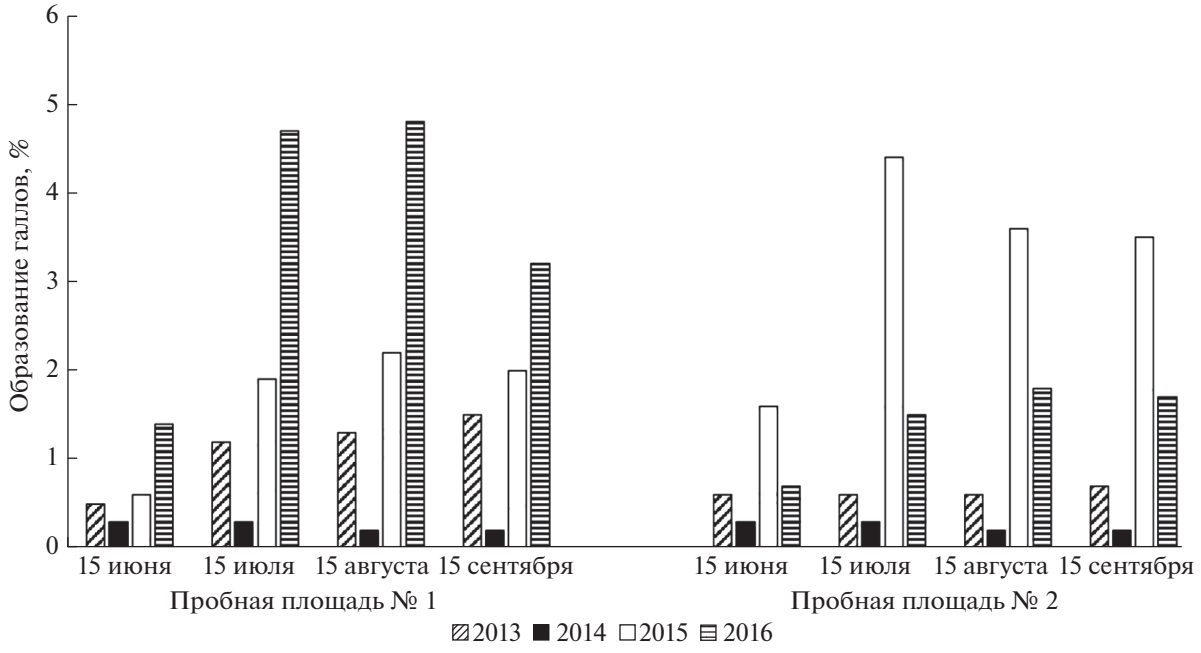

Рис. 6. Динамика образования галлов (%) на листьях дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.).

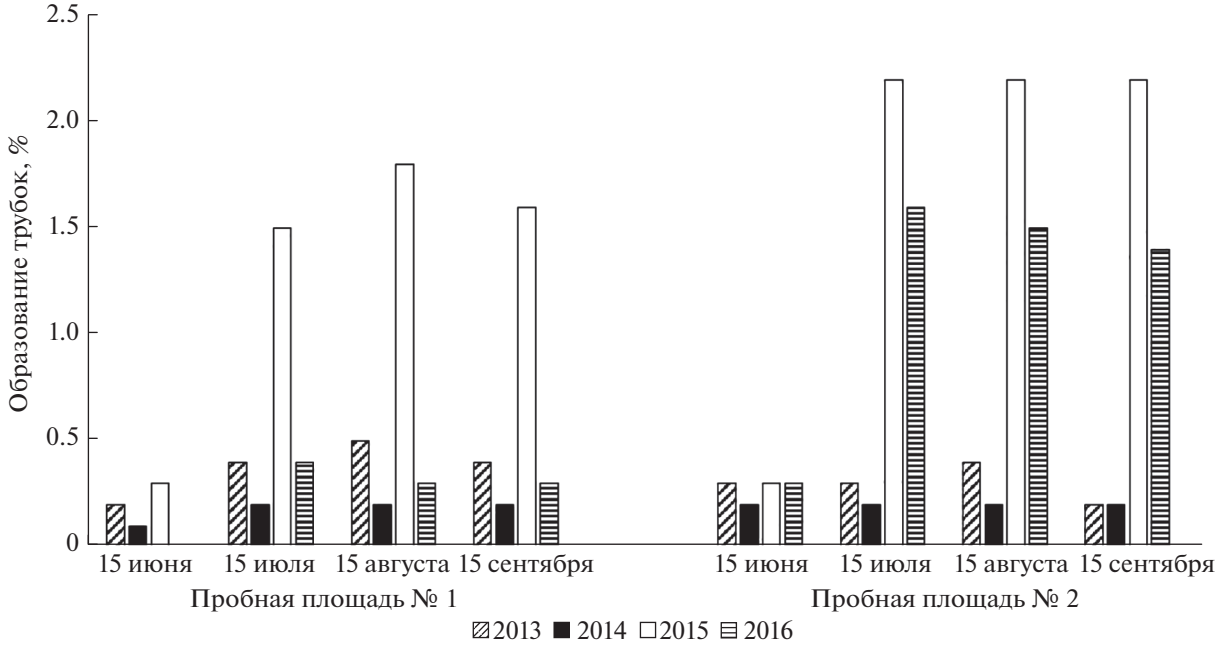

Рис. 7. Динамика образования трубок (%) на листьях дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.).

Образование трубок отмечали также редко. Если в 2013–2014 гг. на обеих пробных площадях это повреждение не превышало 0.5%, то в 2015–2016 гг. – 2.5% листьев (рис. 7). Максимальное количество листьев, несущих трубки, наблюдали в раннелетний период. В дальнейшем роста этого типа повреждений не наблюдали. Повреждение было вызвано четырьмя видами: тополевым трубковертом (*Byctiscus populi*) и тремя листовертками: *Tortrix viridana*, *Acleris quercinana* и *Ancylis mitter-*

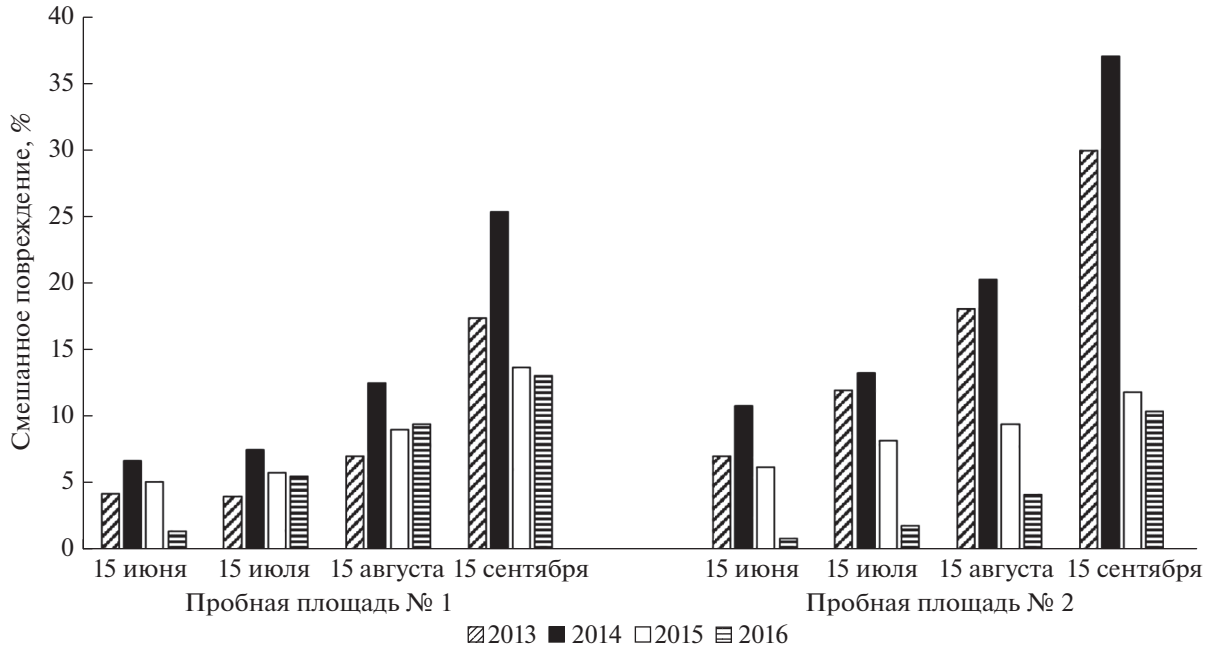

Рис. 8. Динамика смешанного повреждения (%) на листьях дуба черешчатого на двух пробных площадях в долине р. Сива (2013–2016 гг.).

bacheriana. Гусеницы первых двух видов листоверток проходят развитие в мае – июне, личинки *B. populi* в июне – июле, гусеницы *A. mitterbacheriana* – с конца июня по август (табл. 1). Последний вид обычен.

Количество листьев, несущих смешанные повреждения (сочетание на одном листе двух и более типов повреждения), увеличивается в течение периода вегетации (рис. 8). Если к концу вегетации 2013–2014 гг. таких листьев было более 30%, то в 2015–2016 гг. – чуть более 10%.

Разница между показателями поврежденности на двух пробных площадях пойменных дубрав была незначительной (рис. 2–8). Это связано со сходством структуры древостоев (Ермолаев и др., 2021) на обеих площадях, а также сходством встречающихся в этих площадях комплексов филлофагов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН, С.-Петербург – далее ЗИН), А.О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва – далее ИПЭЭ), С.В. Василенко (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), М.Г. Волковичу (ЗИН), М.Л. Данилевскому (ИПЭЭ), С.В. Дедюхину (Удмуртский государственный университет, Ижевск), А.В. Ковалеву (ЗИН), Б.А. Коротяеву (ЗИН), М.Ю. Мандельштаму (Институт экспериментальной медицины РАМН, С.-Петербург), А.Ю. Матову (ЗИН), В.Г. Миронову (ЗИН), С.В. Недошивиной (ЗИН), А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, С.-Петербург), С.Д. Середюк (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург), С.Ю. Синеву (ЗИН), А.В. Фролову (ЗИН), А.М. Шаповалову (ЗИН), Н.Н. Юнакову (ЗИН), Виту Кубáну (Vit Kubáň) (Чехия, Брно) за помощь в подтверждении определения собранного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бей-Биенко Г.Я., 1980. Общая энтомология. М.: Высшая школа. 416 с.

Богачева И.А., 1990. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО РАН СССР. 137 с.

Вайнштейн Б.А., 1950. Листогрызущие вредители дуба и их сезонная динамика // Зоологический журнал. Т. 29. Вып. 2. С. 107–112.

Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г., 1967. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журнал общей биологии. Т. 28. № 2. С. 172–187.

Воронцов А.И., 1978. Патология леса. М.: Лесная промышленность. 272 с.

Вредители леса, 1955. М.–Л.: Издательство АН СССР. Т. I, Т. II. 1097 с.

Герасимов А.М., 1952. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. М. – Л.: Издательство АН СССР. Т. 1. Вып. 2. Ч. 1. 338 с.

Грудзинская И.А., 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботанический журнал. Т. 45. № 7. С. 969–978.

Дейко В.Г., Арефьев Ю.Ф., 2004. О надзоре и учете главнейших филлофагов дуба в Краснодарском крае // Лесное образование и лесная наука в XXI веке. Материалы региональной науч.-практ. юбилейной конф., посвященной 85-летию высшего лесного образования в г. Воронеже и ЦЧР (г. Воронеж, 12–13 февраля 2004 г.). Воронеж: Воронежская государственная лесотехнологическая академия. С. 87–89.

Добрынин А.П., Комиссарова М.Г., 2012. Самые северные дубравы России. Вологда: Полиграф-Книга. 188 с.

Довнар-Запольский Д.П., 1954. Очерк энтомофауны черешчатого дуба (*Quercus robur*) в европейской части СССР // Зоологический журнал. Т. 33. Вып. 4. С. 794–806.

Ермолаев И.В., Сидорова О.В., 2011. Сезонная динамика повреждения липы мелколистной комплексом членистоногих-филлофагов // Зоологический журнал. Т. 90. № 5. С. 552–558.

Ермолаев И.В., Пономарев В.И., Васильев А.А., Кумаева М.С., 2021. Насекомые-фитофаги дуба черешчатого на северо-востоке его ареала // Зоологический журнал. Т. 100. № 6. С. 640–651.

Ивантер Э.В., Коросов А.В., 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 302 с.

Иерусалимов Е.Н., 1986. Последствия повреждения дуба комплексом листогрызущих насекомых // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. Материалы Всесоюз. совещания. Валдай, 3–6 июня 1984 г. М.: Наука. С. 76–84.

Иерусалимов Е.Н., 1994. Особенности дефолиации дуба в очагах массового размножения непарного шелкопряда и зимней пяденицы // Лесоведение. № 3. С. 10–21.

Иерусалимов Е.Н., 2004. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК. 263 с.

Лямцев Н.И., 1995. Влияние листогрызущих насекомых на прирост дуба в порослевых дубравах // Лесоведение. № 6. С. 23–33.

Матов А.Ю., Кононенко В.С., 2012. Трофические связи гусениц совкообразных чешуекрылых фауны России (Lepidoptera, Noctuoidea: Nolidae, Erebidae, Euteliidae, Noctuidae). Владивосток: Дальнаука. 346 с.

Моравская А.С., 1952. Насекомые-вредители дуба в условиях степного лесоразведения засушливого Юго-Востока. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ. 15 с.

Моравская А.С., 1954. Вредители листвы основных древесных пород Теллермановского леса (предварительное сообщение) // Сообщения института леса АН СССР. Вып. 3. С. 30–38.

Моравская А.С., 1957. Повреждаемость насекомыми рано- и позднораспускающихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщения института леса АН СССР. Вып. 8. С. 44–63.

Моравская А.С., 1975. Насекомые-фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука. С. 199–210.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур, 1974. Жесткокрылые. Т. II. Л.: Наука. 335 с.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур, 1994. Чешуекрылые. Т. III. Часть 1. СПб.: Наука. 316 с.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур, 1999. Чешуекрылые. Т. III. Часть 2. СПб.: Наука. 410 с.

Петренко Е.С., Дрянных Н.М., 1978. Биоценотические закономерности использования кормовой базы насекомыми-филлофагами в лесах нижнего Приангарья // Экология питания лесных животных. Новосибирск: Наука. С. 76–88.

Плугарь С.Г., 1963. Некоторые результаты изучения энтомофауны дуба в лесах Молдавии // Вредная энтомофауна Молдавии и меры борьбы с ней. Кишинев: Издательство “Картя Молдовеняскэ”. С. 7–38.

Рафес П.М., Соколов В.К., 1976. О взаимодействии фоновых вредителей листвы с кормовым деревом // Доклады Академии наук СССР. Т. 228. № 1. С. 246–247.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., 1984. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука. 183 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А., 1995. Влияние насекомых-филлофагов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. № 2. С. 22–30.

Рубцов В.В., Уткина И.А., 2008. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Институт лесоведения РАН. 302 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А., 2010. Филлофаги лесных экосистем в условиях изменяющегося климата // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия Лес. Экология. Природопользование. № 3. С. 3–15.

Рубцов В.В., Уткина И.А., 2016. Дуб черешчатый и насекомые-филлофаги как объект изучения биоценотических взаимоотношений в лесной экосистеме Теллермановской дубравы // Лесотехнический журнал. № 4. С. 79–89.

Уткина И.А., Рубцов В.В., 1989. Особенности восстановления листвы дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука. С. 116–137.

Уткина И.А., Рубцов В.В., 1994. Рефолиация дуба черешчатого после повреждения насекомыми // Лесоведение. № 3. С. 23–31.

Уткина И.А., 1991. Восстановление листвы дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: лаборатория лесоведения АН СССР. 24 с.

Feeny P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. V. 51 (4). P. 565–581.

Gond V., de Pury D.G.G., Veroustraete F., Geulemans R., 1999. Seasonal variation in leaf area index, leaf chlorophyll, and water content; scaling-up to estimate fAPAR

and carbon balance in a multilayer, multispecies temperate forest // Tree Physiology. V. 19. P. 673–679.

Hausmann A., 2004. The Geometrid Moths of Europe. V. 2. Sterrhinae. Apollo Books, Stenstrup. 600 p.

Salminen J.-P., Roslin T., Karonen M., Sinkkonen J., Pihlaja K., Pulkkinen P., 2004. Seasonal variation in the content of hydrolysable tannins, flavonoid glycosides, and proanthocyanidins in oak leaves // Journal of Chemical Ecology. V. 30 (9). P. 1693–1711.

Valdés-Correcher E., Moreira X., Augusto L., Barbaro L., Bouget C., Bouriaud O., Branco M., Centenaro G., Csóka G., Damestoy T., Dobrosavljevic J., Duduman L., Dulaurent A.-M., Eötvös C., Faticov M., Ferrante M., Fūrjes-Miko A., Galman A., Gossner M.M., Hampe A., Harvey D., Howe A.G., Kadiri Y., Kaennel-Dobbertin M., Koricheva J., Kozel A., Kozlov M.V., Lövei G.L., Lupasteanu D., Milanovic S., Mrazova A., Opgennoorth L., Pitkänen J.-M., Popova A., Popovic M., Prinzing A., Queloz V., Roslin T., Sallé A., Sam K., Scherer-Lorenzen M., Schuldt A., Selikhovkin A., Suominen L., Tack A.J.M., Tahadlova M., Thomas R., Castagneyrol B., 2020. Search for top-down and bottom-up drivers of latitudinal trends in insect herbivory in oak tree in Europe // Global Ecology and Biogeography. 00. P. 1–15. https://doi.org/10.1111/geb. 13244

Visakorpi K., Riutta T., Malhi Y., Salminen J.-P., Salinas N., Gripenberg S., 2020. Changes in oak (*Quercus robur*) photosynthesis after winter moth (*Operophtera brumata*) herbivory are not explained by changes in chemical or structural leaf traits // PLoS ONE. V. 15 (1). P. 1–20. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 11.03.2020. Режим доступа: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228157

SEASONAL DYNAMICS OF PHYLLOPHAGOUS INSECTS DAMAGING THE FOLIAGE OF THE PEDUNCULATE OAK (*QUERCUS ROBUR*) IN THE NORTHEAST OF ITS DISTRIBUTION AREA

I. V. Ermolaev[1], *, A. A. Vasil'ev[2]

[1]*Botanic Garden Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130 Russia*

[2]*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

**e-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

The seasonal dynamics of foliage damage caused by phyllophagous insects to the pedunculate oak (*Quercus robur*) in the northeast of its distribution were studied. The investigation was carried out in 2013–2016 near the Udmurt University's Biological Station (56°82′ N, 53°90′ E) in a floodplain oak forest of Siva River, Votkinsk District, Udmurt Republic. The complex of oak phyllophagous insects included 71 species from 23 families and four orders: Lepidoptera (59.2%), Coleoptera (25.3%), Hymenoptera (12.7%), and Diptera (2.8%). The species diversity of phyllophages from three orders (Coleoptera, Hymenoptera, and Diptera) was the highest in spring and early summer. Between June 10th and August 30th, the number of Lepidoptera species ranged from 21 to 25. The degree of trophic specialization of the identified complex of oak phyllophages was found to be closely related to their ecological affiliation. Most species of miners (71.4%) and all gall-forming insects were monophages. Among the insects that chew, skeletize or form tubes, polyphages dominate: 92.4, 85.7, and 75%, respectively. The main damage to oak leaves was inflicted by phyllophages in spring: 77.1 ± 2.2%, falling down to 12.2 ± 1.6, 3.3 ± 1.0, and 7.4 ± 2.1% in early summer, summer and autumn, respectively (in all cases, $n = 8$).

Keywords: insect-plant interaction, leaf damage type, leaf-eating insect

EDN: UKYYLL
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 537–540

УДК 592.75

НОВЫЙ ВИД ПИЛИЛЬЩИКА РОДА *SPINARGE* WEI 1998 (HYMENOPTERA, ARGIDAE) С ДЖУНГАРСКОГО АЛАТАУ

© 2022 г. С. В. Василенко*

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск, 630091 Россия

**e-mail: s.v.vasilenko@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.01.2021 г.
После доработки 15.03.2021 г.
Принята к публикации 22.03.2021 г.

Приведено описание нового вида пилильщика рода *Spinarge* Wei 1998 с Джунгарского Алатау. *S. dzhungariensis* sp. n. имеет коричнево-черное тело с зеленовато-синим отливом, черные антенны, а также сероватые передние крылья без темной полосы под птеростигмой. По строению гениталий самок и форме вальвы пениса новый вид схож с *S. metallica* (Klug 1834) и *S. flavicostalis* Hara et Shinohara 2006, а по форме субгенитальной пластинки – с *S. prunivora* Hara et Shinohara 2006 и *S. chrysoptera* (Gussakovskij 1935). Показано, что по ряду других морфологических признаков *S. dzhungariensis* sp. n. также близок к этим четырем видам.

Ключевые слова: Argidae, *Spinarge*, пилильщики, новый вид, Джунгарский (Жонгар) Алатау
DOI: 10.31857/S000451342203014X

Род *Spinarge* Wei 1998 был выделен для трех китайских видов – *S. sichuanensis* Wei 1998, *S. liui* Wei 1998 и *S. hyalina* Wei et Nie 1998 (Wei, 1998; Wei, Nie, 1998). У самцов этого рода на V тергите брюшка имеется продольная медиальная складка, образующая угловатый шип на заднем крае. Наличие этого признака позволило четко отличать эти виды от представителей близкого рода *Arge* Schrank 1802. Проведенная позже японскими энтомологами (Hara, Shinohara, 2006) ревизия рода *Spinarge* выявила еще ряд признаков, характерных для его представителей, а также уточнила таксономическое положение рода *Spinarge* в семействе Argidae. Всего к роду *Spinarge* было отнесено 11 видов, принадлежащих к 6 видовым группам: "*chrysoptera*" – *S. chrysoptera* (Gussakovskij 1935), "*sichuanensis*" – *S. sichuanensis* Wei 1998 и *S. liui* Wei 1998; "*nigricornis*" – *S. nigricornis* Hara et Shinohara 2006; "*metallica*" – *S. metallica* (Klug 1834), *S. flavicostalis* Hara et Shinohara 2006; "*fulvicornis*" – *S. affinis* Hara et Shinohara 2006, *S. fulvicornis* (Mocsáry 1909), *S. prunivora* Hara et Shinohara 2006 и *S. pumila* Hara et Shinohara 2006. Групповую принадлежность *S. hyalina* Wei et Nie 1998 авторам ревизии (Hara, Shinohara, 2006) установить не удалось. Представители выделенных групп внешне хорошо различаются наличием или отсутствием субапикальных шпор на средних и задних голенях, окраской крыльев, антенн и ног, а также формой вершинной части межеусиковых килей.

Стоит отметить, что распространение практически всех видов этого рода ограничено территорией Дальнего Востока России, Китая, Кореи и Японии, за исключением палеарктического *S. metallica* (Hara, Shinohara, 2006, 2018; Schedl, Altenhofer, 2013; Lee et al., 2015; Shinohara et al., 2016; Sundukov, 2017).

При обработке сборов с Джунгарского Алатау, хранящихся в коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН (СЗМН), был обнаружен ранее неизвестный вид рода *Spinarge*. Приводим его описание.

Spinarge dzhungariensis Vasilenko sp. n.

М а т е р и а л. Голотип, самка, Казахстан, Джунгарский Алатау, среднее течение р. Сарканд, 1955 м над ур. м., 45.17° с.ш., 80.10° в.д., 3–4.05.2007 (Баркалов). Паратипы: 3♂♂, 8♀♀, там же, 3–4.05.2007 (Баркалов).

О п и с а н и е. С а м к а (рис. 1*а*). Голова и тело коричнево-черные с зеленовато-синим отливом, покрыты мелкими сероватыми щетинками. Усики черные. Глазки коричневато-желтые. Верхнечелюстные и губные щупики бежевато-красные. Ноги двухцветные: тазики, вертлуги и бедра темно-коричневые, голени светло-желтые с коричневатыми вершинами. Первый членик лапок желтый, последующие членики более темные – от коричневато-бежевого до коричневого. Крылья сероватые, с серыми щетинками. Жилки *C* и *A* на передних крыльях коричневато-желтые, остальные жилки коричневые. Жилка *Sc* + *R* на передних крыльях двухцветная: ее передняя часть желтая, задняя – коричневая. Птеростигма желтовато-коричневатая с более светлой окантовкой и с затемнением в проксимальной части. Под птеро-

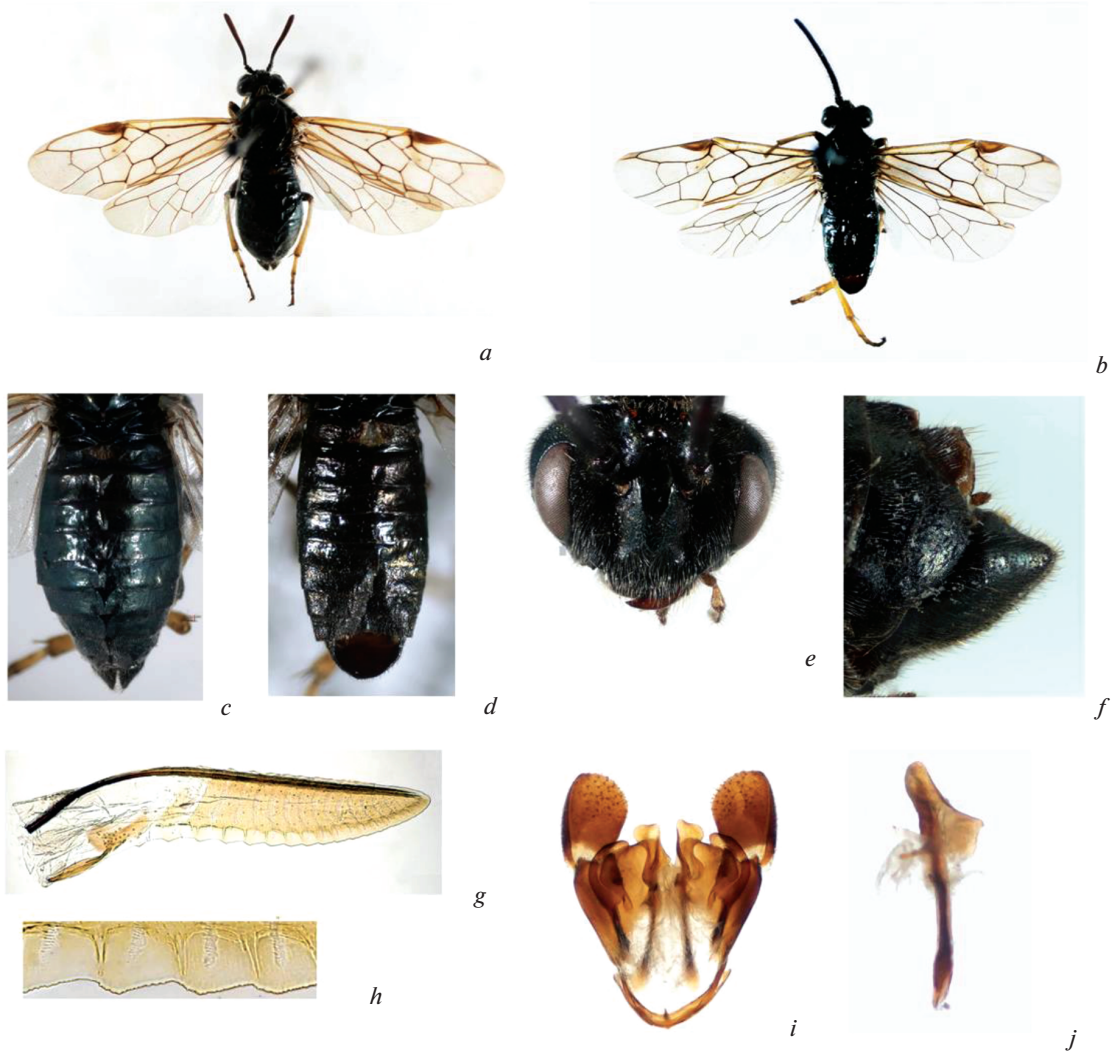

Рис. 1. *Spinarge dzhungariensis* Vasilenko sp. n.: *a* – самка, *b* – самец, *c* – брюшко самки, *d* – брюшко самца, *e* – голова самки, *f* – створки яйцеклада, *g* – пилка, *h* – зубцы пилки, *i* – гениталии самца, *j* – вальва пениса.

стигмой на крыле находится небольшое слабозаметное коричневатое пятно. Ячейка R2 равна или слегка длиннее R3. Нижний край ячейки R3 слегка короче, чем у ячейки R2, а передний край ячейки R3 длиннее, чем у ячейки R2 или равен ему. Жилка 2*rm* прямая, 3*rm* угловато изогнутая.

Голова за глазами слегка расширена. Жгутик слабо булавовидный со слабо заостренной вершиной, в поперечном сечении в базальной части трехгранный, далее – каплевидный. На его вентральной стороне по всей длине имеется четкий продольный киль. Боковые кили слабо заметные и выражены только в первой четверти жгутика. Длина жгутика в 1.38 раза превышает максимальную ширину головы. Расстояние между глазами соотносится как 1.6 : 1 к длине глаза у его верхнего края и как 1.5 : 1 у нижнего. Отношение вертикальной длины глаза к его ширине 1 : 1.75. Темя слабо выпуклое. Соотношение OOL : POL : OCL составляет 1.5 : 1 : 0.8. Темя и виски блестящие, слабо пунктированные. Передняя поверхность головы ниже глазков слабо блестящая и густо пунктированная. Фронтальная область головы с неглубоким, крупным углублением перед передним глазком (рис. 1*e*). Лицо над наличником сильно выпуклое. Верхние части межусиковых килей широко расставлены и хорошо развиты. Вершины килей под передним глазком слегка изгибаются друг к другу. В вентральной части кили тонкие, слабо выраженные. Книзу они сливаются в короткий киль, оканчивающийся на верхней части торулуса. Скуловое пространство равно 2.8–3 диаметрам переднего глазка. Передний край наличника треугольно вырезан. Переднеспинка густо пунктированная. Остальные части груди гладкие и слабо блестящие. Щитик плоский, ромбовидной формы, со слегка приподнятым задним краем. Субапикальные шпоры имеются на всех голенях. I–IV тергиты брюшка слабо блестящие, гладкие. V тергит по бокам и заднему краю с разреженной микроскульпту-

Рис. 2. Джунгарский Алатау, горный луг. Место сбора типовой серии *Spinarge dzhungariensis* Vasilenko sp. n.

рой в виде мелких зернышек. Последующие тергиты полностью покрыты микроскульптурой. На VI тергите она разрежена, как и на предыдущем сегменте, а на VII–VIII обильна. Тергиты II–VIII с медиальной аподемой (рис. 1*c*). Из-за этого бóльшая часть тергитов брюшка может быть с медиальной треугольной складкой, расширяющейся к заднему краю. Стерниты брюшка гладкие блестящие. Створки яйцеклада черные, сверху имеют форму слегка вытянутого треугольника, со слабым овальным углублением вдоль всего внутреннего края. Сбоку створки остро-треугольные (рис. 1*c*, 1*f*). Пилка с 17–18 зубчиками, с почти вертикальными средними кольцами, а также с хорошо выраженной зоной склеротизации в базальной части (рис. 1*g*, 1*h*).

Длина тела 8.0–8.25 мм, длина переднего крыла 8.4–9.0 мм.

С а м е ц (рис. 1*b*). Окраска головы и тела как у самки. Голова за глазами слабо расширена. Жгутик палочковидный и слегка искривленный, треугольный в поперечном сечении, сильно уплощенный с боков, с хорошо развитым вентральным килем и притупленной вершиной. Боковые стороны жгутика с несколькими продольными рядами коротких черных волосков. Длина жгутика в 2.3 раза превышает максимальную ширину головы. Соотношение OOL : POL : OCL как 1.6 : 1 : 0.9. Особенности микроскульптуры грудной клетки и брюшка как у самки. Тергиты II–III с едва заметной медиальной аподемой. Тергиты IV–V с хорошо выраженной медиальной складкой, которая у V тергита образует угловатый выступ на заднем крае (рис. 1*d*). Последующие тергиты брюшка плоские или с медиальным желобком. Субгенитальная пластинка имеет овальную форму. Гениталии самца и вальва пениса представлены на рис. 1*i* и 1*j*.

Длина тела 7.0–8.1 мм, длина переднего крыла 7.24–8.2 мм.

Б и о л о г и я. Насекомые были собраны в ловушку Малеза на высокогорном лугу у кромки елового леса (рис. 2).

С и с т е м а т и ч е с к и е з а м е ч а н и я. По ряду признаков строения генитального аппарата *S. dzhungariensis* sp. n. близок к группе “*metallica*”. У самок к этим признакам относятся форма створок яйцеклада, схожая с *S. flavicostalis*; наличие почти вертикальных колец в средней части пилки, хорошо выраженная склеротизация части базального кольца, а также форма зубцов как у *S. metallica*. У самцов нового вида генитальный аппарат также схож с таковым группы “*metallica*”, хотя форма вершины вальвы пениса ближе к прямоугольной. Стоит отметить, что субгенитальная пластинка *S. dzhungariensis* sp. n. овальная, тогда как у представителей группы “*metallica*” она треугольная. Схожая форма гипопигия самцов на-

блюдаются у *S. prunivora* (группа "*fulvicornis*") и *S. chrysoptera* (группа "*chrysoptera*").

Особый интерес представляет сравнение ряда признаков морфологии головы *S. dzhungariensis* sp. n. и других видов рода *Spinarge*. Так, расширение головы за глазами, кроме нового вида, имеют и представители групп "*metallica*", "*nigricornis*", "*chrysoptera*" и "*sichuanensis*". Отношение расстояния между глазами к длине глаза у *S. dzhungariensis* sp. n. составляет 1.5–1.6 : 1, а наиболее близкие к нему значения обнаружены у южно-китайских *S. chrysoptera* 1.4–1.6 : 1 и у *S. sichuanensis* 1.4 : 1. Соотношение OOL : POL : OCL у нового вида равно 1.5–1.6 : 1 : 0.8–0.9. Близкие параметры выявлены у *S. flavicostalis* 1.2–1.5 : 1 : 0.9–1.3 и *S. metallica* 1.2–1.4 : 1 : 0.8–1.1 из группы "*metallica*", а также у *S. sichuanensis* 1.4 : 1 : 1 (группа "*sichuanensis*"). Скуловое пространство у *S. dzhungariensis* sp. n. самое широкое из представителей рода *Spinarge* и равно 2.8–3 диаметрам переднего глазка. Наиболее близкие к нему показатели обнаружены у *S. chrysoptera* 1.4–1.8, *S. flavicostalis* 1.0–1.4 и *S. metallica* 0.8–1.4.

Отсутствие на передних крыльях темной перевязи под птеростигмой, черные усики у обоих полов и зеленовато-синий отлив тела сближает новый вид с южно-китайскими *S. chrysoptera* и *S. sichuanensis*. У видов группы "*metallica*" передние крылья с темной полосой под птеростигмой, усики красные, а отблеск тела бронзовый или голубовато-зеленый.

Таким образом, *S. dzhungariensis* sp. n. имеет сходство по ряду морфологических признаков как с видами группы "*metallica*", так и с *S. sichuanensis* и *S. chrysoptera*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Dr. M. Wei (Nanchang, China), Dr. A. Shinohara (Tokyo, Japan) и другим энтомологам за любезно предоставленные материалы и литературу, а также за ценные советы при написании данной статьи.

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных научных исследований ИСИЭЖ СО РАН "Развитие и динамика биологических систем Евразии", проект № FWSG-2021-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Hara H., Shinohara A., 2006. The Sawfly Genus *Spinarge* (Hymenoptera, Argidae) // Bulletin of the National Science Museum. Series A. Zoology. V. 32. № 2. P. 61–94.

Hara H., Shinohara A., 2018. Taxonomic Notes and New Distribution and Host Plant Records for Sawflies and Woodwasps (Hymenoptera, Symphyta) of Japan IV // Bulletin of the National Science Museum. Series A. Zoology. V. 44. № 3. P. 93–113.

Lee J.-W., Lee S.-B., Choi J.-K., 2015. Arthropoda: Insecta: Hymenoptera: Argidae // Insect Fauna of Korea. V. 13. № 9. 108 p.

Schedl W., Altenhofer E., 2013. Zur Morphologie, Biologie und Verbreitung von *Spinarge metallica* (Klug 1834) in Österreich (Hymenoptera: Argidae) // Linzer biologische Beiträge. Bd. 45. № 1. S. 663–669.

Shinohara A., Kiyoshi T., Kameda Yu., 2016. New Distribution Records of Two Species of *Arge* and *Spinarge* (Hymenoptera, Argidae) from Kyushu, Japan // Bulletin of the National Science Museum. Series A. Zoology. V. 42. № 2. P. 81–85.

Sundukov Yu.N., 2017. Suborder Symphyta – Sawflies and woods wasps // Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. Belokobylskij S.A. and Lelej A.S. (Ed.). V. I. Symphyta and Apocrita: Aculeata. St. Petersburg: Zoological Institute RAS. P. 20–117.

Wei M., 1998. Taxonomic studies on Argidae of China I. A new genus and two new species of Athermantinae (Hymenoptera) // Entomotaxonomia. V. 20. P. 219–222.

Wei M., Nie H., 1998. Hymenoptera: Pamphiliidae, Cimbicidae, Argidae, Diprionidae, Tenthredinidae and Cephidae // Insects of Longwangshan Nature Reserve. *Wu H.* (Ed.). Beijing: China Forestry Publishing House. P. 344–391.

A NEW SPECIES OF SAWFLY OF THE GENUS *SPINARGE* WEI 1998 (HYMENOPTERA, ARGIDAE) FROM THE DZHUNGARIAN ALATAU MOUNTAINS, KAZAKSTAN

S. V. Vasilenko*

Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 11 Frunze str., Novosibirsk, 630091 Russia

**e-mail: s.v.vasilenko@mail.ru*

A new species of sawfly is described from the Dzungarian Alatau Mountains: *Spinarge dzhungariensis* sp. n. The new species has a brown-black body with greenish-blue tint, black antennae, and greyish forewings without dark band under the pterostigma, being similar to *S. metallica* (Klug 1834) and *S. flavicostalis* Hara et Shinohara 2006 in the structure of the female genitalia and the shape of the penis shaft, and to *S. prunivora* Hara et Shinohara 2006 and *S. chrysoptera* (Gussakovskij 1935) in the shape of the subgenital plate. *Spinarge dzhungariensis* sp. n. is close to these four species in a number of other morphological features as well.

Keywords: taxonomy, Dzhungarian (Zhongar) Alatau

EDN: CFJULF
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 541–555

УДК 597.6+598.1

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ПРЕДАЛТАЙСКОЙ РАВНИНЫ

© 2022 г. А. В. Макаров[a], *, Е. Н. Бочкарёва[a], З. М. Сергазинова[b], **

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

[b] *Павлодарский государственный университет имени С. Торайгырова, Павлодар, 140008 Казахстан*

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

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

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.
После доработки 13.06.2021 г.
Принята к публикации 16.06.2021 г.

На основе материалов, собранных в 1998, 2002 и с 2014 по 2016 гг., описаны пространственные изменения плотности населения и видового богатства земноводных и пресмыкающихся. Выявлены и проанализированы пространственно-типологические структуры их населения и оценена сила связи неоднородности их сообществ с основными структурообразующими факторами среды. На территории Предалтайской равнины за время проведения исследований выявлено три вида земноводных: обыкновенная жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus 1758)), остромордая (*Rana arvalis* Nilsson 1842) и озерная лягушки (*Pelophilax ridibundus* (Pallas 1771)); а также четыре вида рептилий: прыткая (*Lacerta agilis* Linnaeus 1758) и живородящая ящерицы (*Zootoca vivipara* Jacquin 1787), обыкновенный уж (*Natrix natrix* (Linnaeus 1758)) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus* (Linnaeus 1758)). В населении земноводных абсолютно преобладает остромордая лягушка (93%), доля обыкновенной жабы и озерной лягушки существенно меньше, а в сообществах пресмыкающихся преобладают прыткая и живородящая ящерицы (48 и 46%). Показано, что земноводные и пресмыкающиеся распределены по территории неравномерно, а их наиболее высокие показатели обилия и видового богатства характерны для лесостепной части Предалтайской равнины. При увеличении площади степных и распаханных ландшафтов и снижении доли лесов в центральной и западной частях Предалтайской равнины, возрастает локальность их размещения по территории. Плотность населения земноводных с учетом сеголеток достигает наибольших значений вблизи от водоемов выплода и не зависит от ландшафтной специфики среды. Без учета сеголеток наибольшее суммарное обилие земноводных характерно для низинных болот, пойменных местообитаний и относительно влажных мелколиственных лесов. Пресмыкающихся больше всего в облесенных местообитаниях, при этом наиболее высокие показатели обилия характерны для мелколиственных и влажных березово-сосновых лесов и значительно ниже – для остальных местообитаний. Пространственную неоднородность населения земноводных определяют, прежде всего, различия в увлажненности и кормности местообитаний, а на пресмыкающихся существенное влияние оказывают антропогенная трансформация среды в виде выпаса скота, что приводит к вытаптыванию растительного покрова и уплотнению верхнего слоя почвы, а также степень облесенности, состав лесообразующих пород, увлажненность и кормность.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, распределение, обилие, пространственная неоднородность, структурный граф, факторы среды, Предалтайская равнина, Алтайская горная область

DOI: 10.31857/S0044513422030084

К настоящему времени среди наземных позвоночных животных на Предалтайской равнине, а также на сопредельных равнинных и горных территориях в наибольшей степени изучены сообщества птиц и мелких млекопитающих (Вознийчук и др., 2002, 2006; Равкин, 2002; Равкин и др., 2003а; Долговых, 2006; Вартапетов и др., 2008; Литвинов, Пожидаева, 2008; Бочкарева, Ирисова, 2009; Торопов, Граждан, 2010; Бочкарева и др., 2010; Бочкарева, Волокитина, 2012; Бочкарева, Ливанов, 2013). По этим группам животным в пределах равнинных территорий Верхнего Приобья и Предалтайской равнины в том числе, составлены подробные орнито- и териогеографические карты (Атлас Алтайского края, 1978; Цыбулин, 2009). Сформированы представления о неоднородности населения этих групп, составлены классификации их сообществ и оценены силы связи факторов среды с

пространственной изменчивостью их сообществ (Макаров, 2017; Макаров и др., 2018, 2018а). Вместе с тем сведений по земноводным и пресмыкающимся на территориях, приграничных с Предалтайской равниной, значительно меньше. По Западно-Сибирской равнине в целом это публикации Равкина с соавторами (2003, 2005, 2007), где описаны межзональные изменения видового богатства и суммарного обилия земноводных и пресмыкающихся, составлены пространственно-типологические структуры их населения и оценена роль факторов среды, коррелирующих с неоднородностью их сообществ. Кроме того, работы по видовому богатству, современному распространению и распределению земноводных и пресмыкающихся выполнены по лесостепным и степным районам юго-востока Западной Сибири в пределах Верхнего Приобья, и по горным провинциям Алтая (Яковлев, 1999; Граждан и др., 1999; Борисович и др., 2002; Равкин и др., 2003б, 2008; Возний чук, Куранова, 2008; Куранова и др., 2010, 2016).

По Предалтайской равнине до последнего времени не было достаточно полных сведений о численности и распределении этих групп животных, не составлены классификации их населения и количественно не оценены связи неоднородности сообществ с факторами среды. Почти повсеместная сельскохозяйственная освоенность территории Предалтайской равнины существенным образом изменила условия существования животных, в том числе земноводных и пресмыкающихся, и вызвала значительные изменения их фауны и населения. Поэтому сведения о современном облике сообществ изученных групп животных, благодаря их массовости и в некоторой степени заметности, могут служить отправной точкой для прогнозирования изменений их численности, а также для оценки последствий антропогенной трансформации ландшафтов. Исходя из этого, цель данной работы заключена в изучении пространственной неоднородности и организации населения земноводных и пресмыкающихся Предалтайской равнины. Для достижения указанной цели поставлены следующие задачи:

– оценить пространственную неоднородность численности и распределения всех встреченных видов указанных групп животных;

– выявить пространственно-типологическую структуру и организацию их сообществ, а также оценить значимость основных факторов среды, определяющих неоднородность их распределения по территории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Предалтайская равнина по физико-географическому районированию входит в состав Алтайской горной области как отдельная Северо-Предалтайская провинция. Она окаймляет горы Алтая с северо-запада и севера неширокой предгорной полосой общей площадью около 21 тыс. км^2. На севере Предалтайская равнина граничит с орографическими единицами юго-востока Западно-Сибирской равнины: на северо-западе – с Приобским плато, а на северо-востоке – с Бие-Чумышской возвышенностью. С юга к Предалтайской равнине примыкают горные провинции Северо-Западного, Северного и Северо-Восточного Алтая, а на востоке она постепенно переходит в предгорья Салаира. Предалтайская равнина представляет собой слабоволнистый увалистый район с луговыми разнотравно-злаковыми степями. Лесные участки представлены сосновыми борами, произрастающими на песчаных террасах нижнего течения Бии и верховьев Оби. Кое-где распространены небольшие березовые колки, окаймленные в понижениях зарослями кустарников из ивы, черемухи, калины и смородины. В остальном территория почти безлесна и сильно распахана под зерновые культуры, из которых возделывают, главным образом, гречиху, пшеницу и овес (Атлас Алтайского края, 1978).

Учеты земноводных и пресмыкающихся проведены на трех ключевых участках Предалтайской равнины (рис. 1). Первый из них расположен в восточной части Северо-Предалтайской провинции на территории Нижнебийского физико-географического района в пределах умеренно влажных лугово-степных и лесостепных ландшафтов (Бийский и Красногорский районы Алтайского края). Здесь учеты вели в 2014 г. в окрестностях пос. Светлоозерское, Усятское и Красногорское. Кроме того, по данному ключевому участку, а именно по Солтонскому р-ну Алтайского края, привлечены материалы К.В. Торопова и К.В. Граждана за 1998 г. и С.М. Цыбулина за 2002 г., хранящиеся в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (Банк данных: информация, правила для вкладчиков, 2012). Второй и третий участки размещены в центральной и западной части на территории Нижнеануйского и Верхнеалейского физико-географических районов. Здесь распространены в основном засушливые и умеренно-засушливые степные ландшафты (Петропавловский и Курьинский районы Алтайского края). На Нижнеануйском участке материал собирали в 2015 г. в окрестностях пос. Петропавловское и Антоньевка, а на Верхнеалейском – в 2016 г. в окрестностях пос. Курья и Ивановка. Анализ распределения населения земноводных проведен по 25, а пресмыкающихся по 23 вариантам населения. Под вариантом населения мы понимаем усредненные за первую или вторую половину лета данные о видовом составе и обилии всех видов земноводных и пресмыкающихся, учтенных в одном местообитании. Учет пресмыкающихся вели в период до формирования высокого травостоя (с

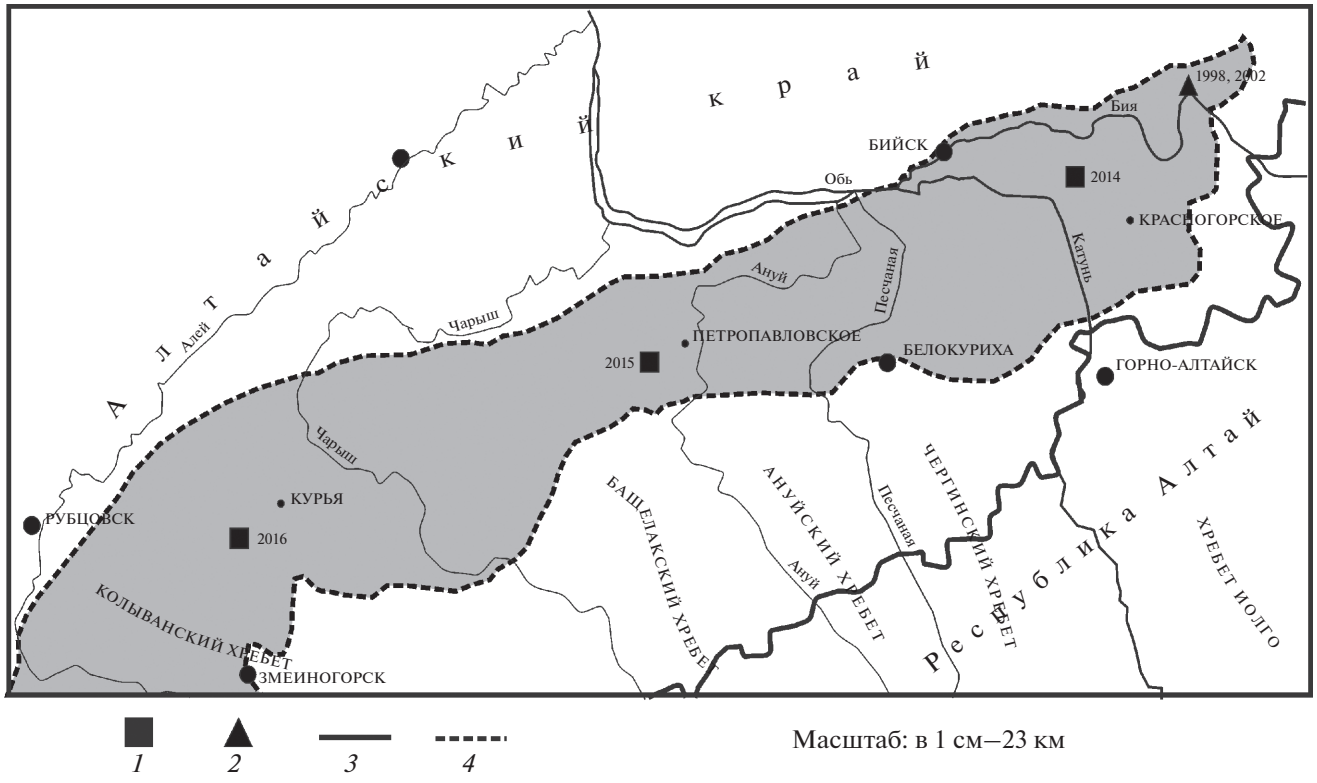

Рис. 1. Места и сроки проведения учетов земноводных и пресмыкающихся на Предалтайской равнине: *1* – данные автора; *2* – материалы К.В. Граждана, К.В. Торопова и С.М. Цыбулина; *3* – граница между Алтайским краем и Республикой Алтай; *4* – граница Предалтайской равнины.

16 мая по 1 июля), а учет земноводных – во второй половине лета (с 16 июля по 31 августа).

Пресмыкающихся учитывали маршрутным методом, так как они могут преодолевать ловчие канавки (Равкин, Ливанов, 2008). В каждом местообитании за двухнедельный срок с учетом проходили не менее пяти километров. Пресмыкающихся подсчитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим пересчетом на единицу площади по средним расстояниям от учетчика до животного в момент обнаружения. В связи с тем что после поднятия травостоя рептилии плохо заметны, их учет проводили только в первой половине лета. Для сравнимости полученных данных с материалами по земноводным, внесена поправка на результат размножения (обилие каждого вида умножали на 1.5). Обилие пресмыкающихся оценивали в числе особей на 1 км^2 (Равкин, Ливанов, 2008).

Земноводных отлавливали с помощью ловчих канавок длиной 50 м, в которых через каждые 10 м размещали конуса (Равкин, Ливанов, 2008). В качестве конусов использовали пластиковые пятилитровые конусовидные бутыли с отрезанным дном, которые заливали на четверть высоты 4% раствором формалина. За единицу учета приняты уловы земноводных в пересчете на 100 конусо-суток (далее 100 к/с). Для перевода относительных показателей учета в абсолютные (на 1 км^2) и для сопоставления полученных данных со сведениями по пресмыкающимся использовали пересчетные коэффициенты. Для этого показатели обилия земноводных умножали на 300, тем самым получая примерные показатели в пересчете на 1 км^2 (Равкин, Лукьянова, 1976). Русские и латинские названия видов земноводных приведены по Кузьмину (2012), а пресмыкающихся – по Ананьевой с соавторами (2004).

Классификация сообществ земноводных и пресмыкающихся проведена с помощью метода факторного анализа (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980). Суть его сводится к подразделению совокупности вариантов населения на незаданное число групп по степени сходства каждой пробы со всеми остальными. В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара (Jaccard, 1902) для количественных признаков (Наумов, 1964). Пространственно-типологические структуры сообществ земноводных и пресмыкающихся построены методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1959) по матрицам средних коэффициентов сходства на уровне типа населения. Оценка силы и общности связи факторов среды и их неразделимых сочетаний (природно-антропогенных режимов) с про-

странственной неоднородностью населения земноводных и пресмыкающихся проведена с помощью линейной качественной аппроксимации по выделенным градациям факторов (Равкин и др., 1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количественная характеристика населения земноводных

На территории Предалтайской равнины нами отмечено три вида земноводных: обыкновенная жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus 1758)), остромордая (*Rana arvalis* Nilsson 1842) и озерная лягушки (*Pelophilax ridibundus* (Pallas 1771)). Кроме того, на изучаемой территории проходят границы ареалов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) и сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger 1886) (Кузьмин, 2012). Возможно, отсутствие в учетах этих двух видов связано с локальностью их распределения в лесостепных и степных районах.

В лесостепном Нижнебийском физико-географическом районе Предалтайской равнины наибольшая плотность населения земноводных отмечена на низинных болотах. В пять и семь раз земноводных меньше в мелколиственных лесах, на пойменных лугах и в селитебном ландшафте. В лесо-полевом и сосново-боровом ландшафтах обилие земноводных меньше всего (табл. 1). Такую же направленность имеет изменение количественных показателей амфибий по отдельным местообитаниям с единственным исключением по крупным поселкам, где из-за близости ловчей канавки с водоемом выплода отмечено относительно высокое обилие сеголеток. При этом более высокая плотность населения земноводных в березовых лесах и крупных поселках, по сравнению с этим показателем в поймах, связана с непосредственной близостью ловчих канавок к водоемам выплода – речным старицам с теплой и стоячей водой, где в массовом количестве размножаются и откуда впоследствии расселяются сеголетки. В сосновых лесах, в отличие от березово-сосновых, на просеках в течение всего лета сохраняются крупные лужи с хорошо прогреваемой водой, что так же привлекает сюда лягушек. Таким образом, постепенное снижение суммарного обилия земноводных коррелирует со степенью удаленности от мест выплода. Без учета сеголеток количественная характеристика распределения земноводных приобретает следующий вид. Плотность населения максимальна на пойменных лугах и низинных болотах (6300 и 6000) и чуть меньше в мелколиственных лесах (5700). В поселках она меньше в три раза (2100) и минимальна в лесо-полевом и сосново-боровом ландшафтах (700–900). Почти во всех ландшафтных урочищах преобладает остромордая лягушка, на долю которой приходится от 82 до 99% населения. Обыкновенная жаба численно преобладает только в пойменных лугах с ивняками (64%), а также во внепойменных лугах с перелесками (66%).

На территории степного Нижнеануйского ключевого участка земноводных больше всего в селитебном ландшафте и примерно вдвое их меньше в пойменном ландшафте. Это связано с тем, что ловчая канавка в крупных поселках была расположена недалеко от пойменных лугов в непосредственной близости к старичному водоему, где условия благоприятны для выплода сеголеток, а также для существования взрослых и молодых лягушек. Если не учитывать явно завышенные показатели обилия для крупных поселков, то плотность населения земноводных уменьшается от пойменных лугов с кустарниками и ивняками к лесополосам среди полей гречихи и ржи и достигает минимальных значений в открытых полях, остепненных лугах-выпасах и малых поселках. Характер изменения общей плотности населения амфибий без учета сеголеток тот же. Остромордая лягушка преобладает по обилию в крупных поселках (95%), пойменных лугах (97%) и во всех открытых местообитаниях (100%). В малых поселках по доле в сообществе она делит первое место с обыкновенной жабой (по 50%). В поймах и крупных поселках на втором месте озерная лягушка (2–5%), а доля обыкновенной жабы незначительна (0.1–0.8%).

На западе Предалтайской равнины на территории степного Верхнеалейского физико-географического района земноводных больше всего в пойменном и степном ландшафте и в шесть раз меньше в полевом (табл. 1). По местообитаниям плотность населения земноводных уменьшается от разнотравно-луговых степей, в сочетании с влажными заболоченными колками, и пойменных лугов с кустарниками и ивняками и достигает сравнительно низких значений в лесополосах среди полей и, наконец, минимальных значений в ковыльных степях. Без учета сеголеток больше половины всего населения земноводных ключевого участка отмечено в пойменных лугах с кустарниками и ивняками (11 100) и значительно меньше в остальных урочищах (420–1290). Основу населения земноводных этого ключевого участка составляет остромордая лягушка, доля которой почти во всех местообитаниях составляет 100%, и только в полях кормовых трав значительна доля обыкновенной жабы (43%).

Итак, наиболее равномерно земноводные распределены на территории восточной лесостепной части Предалтайской равнины. При увеличении площади степных и распаханных ландшафтов и снижении доли лесов в центральной и западной части Предалтайской провинции возрастает локальность их размещения по территории. Без учета сеголеток, распределение которых тесно связано с водоемами выплода и потому носит локальный характер, наибольшая плотность населения

Таблица 1. Плотность населения земноводных Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг., особей/км^2)

Ключевой участок, ландшафт, ландшафтное урочище	Всего	*Bufo bufo*	*Rana arvalis*	*Pelophylax ridibundus*
Нижнебийский лесостепной	**14865**	**1755**	**13110**	**0**
Сосново-боровой	**3825**	**75**	**3750**	**0**
Сосновые леса	7350	150	7200	0
Березово-сосновые леса	300	0	300	0
Мелколиственные леса	**13200**	**1050**	**12150**	**0**
Березовые леса	23100	1500	21600	0
Березово-осиновые леса	3300	600	2700	0
Лесополевой	**8700**	**3600**	**5100**	**0**
Луга с перелесками	9600	6300	3300	0
Поля гречихи	7800	900	6900	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	**10800**	**6900**	**3900**	**0**
Низинные болота	**66000**	**600**	**65400**	**0**
Селитебный	**10200**	**300**	**9900**	**0**
Малые поселки	2100	0	2100	0
Крупные поселки	18300	600	17700	0
Нижнеануйский степной	**27420**	**165**	**26130**	**1125**
Остепненные луга-выпасы	**2400**	**0**	**2400**	**0**
Полевой	**2985**	**0**	**2985**	**0**
Лесополосы среди полей:				
гречихи	6900	0	6900	0
ржи	3300	0	3300	0
Поля кормовых трав	1500	0	1500	0
Поля-залежи	240	0	240	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	**35670**	**270**	**34800**	**600**
Селитебный	**84675**	**525**	**79950**	**4200**
Малые поселки	1800	900	900	0
Крупные поселки	167550	150	159000	8400
Верхнеалейский степной	**5528**	**128**	**5400**	**0**
Степной	**10650**	**0**	**10650**	**0**
Разнотравно-луговые степи	21000	0	21000	0
Ковыльные степи	300	0	300	0
Полевой	**1500**	**225**	**1275**	**0**
Лесополосы среди полей:				
подсолнечника	1500	0	1500	0
кукурузы и гречихи	1500	0	1500	0
кормовых трав	2100	900	1200	0
залежей	900	0	900	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	**11400**	**0**	**11400**	**0**

земноводных в среднем по Предалтайской равнине отмечена в пойменных лугах (8100), и чуть меньше на низинных болотах и в мелколиственных лесах (5700–6000). В открытых местообитаниях полевого ландшафта амфибий существенно меньше (2100), а минимальное их количество характерно для сосново-боровых, лесополевых и степных урочищ (700–1100). В поселках, где учеты проводили вдали от водоемов выплода, обилие земноводных также невысоко (1800). Таким образом, снижение суммарного обилия амфибий совпадает с уменьшением увлажненности и кормности биотопов, а также с увеличением антропогенной трансформации ландшафтов – распашки и застроенности. Основной вклад в суммарное обилие земноводных вносит остромордая лягушка, доля которой в населении составляет 93%. Участие обыкновенной жабы и озерной лягушки в сообществах амфибий существенно меньше (5 и 2% соответственно).

Пространственно-типологическая структура и организация населения земноводных

Структурный граф сходства населения земноводных с учетом сеголеток представляет собой вертикальный ряд, образованный шестью классами и отражающий степень близости к водоемам выплода. Поэтому максимальное суммарное обилие амфибий и доля сеголеток постепенно снижаются по мере удаленности от этих водоемов (от низинных болот и крупных поселков близ пойменных лугов, через сообщества мелколиственных лесов, пойменных лугов и разнотравно-луговых степей с заболоченными колками к преимущественно открытым остепненным и распаханным местообитаниям, а также к березово-сосновым лесам). В связи с тем, что распределение сеголеток в значительной степени зависит от расположения водоемов выплода, и, таким образом, в некоторой степени нивелирует зависимость распределения земноводных от других факторов среды, нами построен граф сходства без учета сеголеток (рис. 2).

На схеме вертикальный тренд иллюстрирует изменения в населении амфибий в зависимости от различий в оптимальности условий обитания по увлажненности и кормности. В этом ряду идет снижение показателей суммарного обилия и видового богатства от наиболее влажных урочищ через умеренно влажные не распаханные к преимущественно сухим местообитаниям. Основу сообществ здесь составляет остромордая лягушка, обилие которой постепенно уменьшается от первого к третьему типу населения. Отклонение от основного ряда, связанное с распашкой, приводит к уменьшению численности земноводных и количества встреченных видов по сравнению с влажными и умеренно влажными не распаханными местообитаниями. Информативность структурных представлений о населении земноводных с учетом и без учета сеголеток составляет 65 и 16% учтенной дисперсии.

Оценка силы и общности связи неоднородности среды и изменчивости населения амфибий подсчитана с учетом и без учета сеголеток (табл. 2). С учетом сеголеток наиболее значительное воздействие на распределения земноводных оказывает степень близости к водоемам выплода (27% учтенной дисперсии). Примерно в два раза меньше влияние состава лесообразующих пород (14%), а также увлажненности и кормности (по 12%). Существенно меньше связь неоднородности населения с облесенностью и с антропогенным влиянием (5–7%).

Без учета сеголеток пространственная неоднородность сообществ амфибий в первую очередь зависит от увлажненности и кормности местообитаний (8 и 7%). По сравнению с результатами анализа, проведенного по всем возрастным группам, значительно увеличивается влияние зональности (6%), а значимость состава лесообразующих пород несколько снижается (5%). Это связано с различиями лесостепных и степных ландшафтов, где проводили исследования. В лесостепной части Предалтайской равнины из-за большего увлажнения и количества подходящих биотопов молодые и взрослые особи земноводных распределены по территории более равномерно, чем в степных районах, где они локализуются в наиболее благоприятных для себя местообитаниях. Все это увеличивает роль зональности в распределении земноводных. В то время как встречаемость сеголеток наиболее велика близ водоемов выплода, а зональные различия отходят на второй план. Почти не изменилась сила связи антропогенных факторов, главным образом, распашки (4%), но при этом значимость ее теперь выше, чем влияние облесенности (2%). Минимальное воздействие на неоднородность населения земноводных оказывают различия в рельефе через заливание в половодье (1%), что связано с отсутствием в районе исследований обширных ежегодно заливаемых низких пойм.

Количественная характеристика населения пресмыкающихся

За время работ на территории Предалтайской равнины нами зарегистрировано четыре вида рептилий: прыткая (*Lacerta agilis* Linnaeus 1758) и живородящая ящерицы (*Zootoca vivipara* Jacquin 1787), обыкновенный уж (*Natrix natrix* (Linnaeus 1758)) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus* (Linnaeus 1758)).

На территории Нижнебийского физико-географического района пресмыкающихся больше всего в мелколиственных, сосновых и смешанных лесах. В шесть раз их меньше в урочищах лесополевого ландшафта и в поймах, а меньше всего в

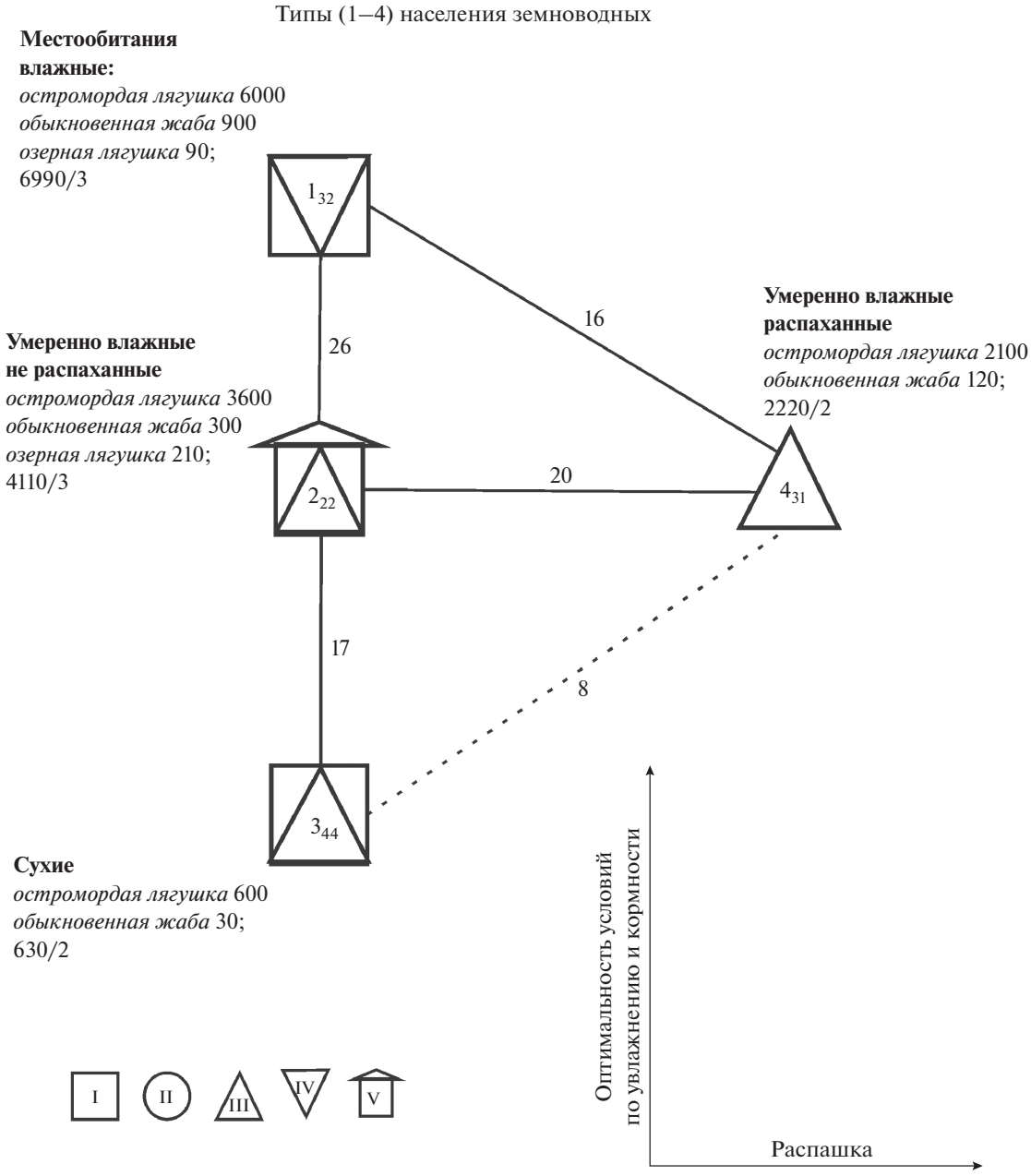

Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Предалтайской равнины, без учета сеголеток (1998, 2002, 2014–2016 гг.). Типы населения: 1 – березовых и березово-осиновых лесов, пойменных лугов с кустарниками и ивняками лесостепных и степных районов, низинных болот; 2 – внепойменных лугов с перелесками, остепненных лугов-выпасов, малых и крупных поселков лесостепных и степных районов; 3 – относительно сухих сосновых и березово-сосновых лесов, залежей степных районов, разнотравно-луговых и ковыльных степей; 4 – полей. Обозначения к рис. 2 и 3: I – лесные ландшафты; II – местообитания, где чередуются участки лесов и открытых пространств; III – открытые пространства, обедненные по продуктивности; IV – открытые пространства, богатые по продуктивности; V – застроенные территории. Подстрочный индекс – внутриклассовое сходство, у связей между значками – межклассовое сходство. Сплошные линии – значимые межклассовые связи; пунктир – связи ниже порогового значения, приведенные в качестве дополнительной информации. Рядом со значками приведены названия встреченных видов и их обилие (особей/км^2), в конце списка – их суммарное обилие/количество видов. Стрелками в сторону увеличения влияния факторов обозначены основные тренды в населении и определяющие их факторы среды.

лугово-болотном ландшафте (табл. 3). По отдельным местообитаниям плотность населения убывает от березовых лесов к влажным березово-сосновым и березово-осиновым лесам. При этом в березовых лесах высокое суммарное обилие связано, в основном, с обилием прыткой (87%), а

Таблица 2. Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения земноводных Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг., с учетом и без учета сеголеток)

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	с учетом сеголеток	без учета сеголеток
Близость к водоемам выплода	27	–
Состав лесообразующих пород	14	5
Увлажненность	12	8
Кормность	12	7
Облесенность	7	2
Антропогенное влияние, в том числе	5	4
распашка	4	4
застроенность	0.9	0.4
Зональность (провинциальность)	0.8	6
Рельеф (пойма – не пойма)	0.7	1
Все факторы	40	28
Режимы по классификации	60	17
по структуре	65	16
Все режимы	65	30
Все факторы и режимы	74	48

во влажных березово-сосновых и березово-осиновых лесах – живородящей ящерицы (82 и 92%). Еще меньше рептилий в местообитаниях лесополевого ландшафта: лугах с перелесками, полях и лугах-выпасах, где преобладает, в основном, прыткая ящерица (93–100%), а также в пойменных лугах и на низинных болотах, где доминирует живородящая (71–80%). Последний вид определяет некоторое снижение суммарного обилия пресмыкающихся в сосновых и относительно сухих березово-сосновых лесах. Минимальные показатели отмечены на залежах и лугах среди болот. Итак, в среднем по ключевому участку, 94% населения пресмыкающихся приходится на прыткую (45%) и живородящую (49%) ящериц. Обыкновенные уж и гадюка составляют незначительную часть сообществ рептилий – 5 и 0.6% соответственно.

В степных Нижнеануйском и Верхнеалейском ключевых участках Предалтайской равнины отмечено всего два вида – прыткая ящерица и обыкновенная гадюка. В этих районах наибольшие показатели обилия пресмыкающихся отмечены в пойменном ландшафте, вдвое ниже в степном и меньше всего в полевом. По отдельным местообитаниям этот показатель уменьшается от пойменных лугов с кустарниками и ивняками к хорошо прогреваемым разнотравно-луговым и ковыльным степям. Значительно меньше пресмыкающихся в остепненных лугах-выпасах и в ежегодно распахиваемых полях кормовых трав, а также на полях гречихи, ржи, подсолнечника и кукурузы и меньше всего на залежах. Все изменения показателей обилия рептилий определяет, прежде всего, прыткая ящерица, доля которой в целом по обоим степным ключевым участкам составляет 99%.

Таким образом, на Предалтайской равнине плотность населения пресмыкающихся максимальна в облесенных и относительно увлажненных местообитаниях, при этом в мелколиственных лесах рептилий больше, чем в сосновых и березово-сосновых. Снижение облесенности и увлажненности, а также увеличение заболоченности приводят к уменьшению суммарного обилия рептилий в колочно-полевых урочищах и на низинных болотах. В степях из-за сухости климата пресмыкающихся на порядок меньше, при этом такие влаголюбивые виды, как живородящая ящерица, обыкновенные уж и гадюка, здесь вообще не встречены. Особенно сильно на снижение численности рептилий оказывают влияние такие факторы, как распашка и выпас скота, при которых показатели обилия снижаются до минимума.

Пространственно-типологическая структура и организация населения пресмыкающихся

Граф сходства построен на уровне типа населения при пороге значимости девять единиц (рис. 3). Основные пространственные тренды в сообществах пресмыкающихся Предалтайской равнины коррелируют с изменениями в облесенности и увлажненности, а также заболоченности и поемности. Вертикальный ряд на графе отражает изменения в суммарном обилии и видовом богатстве рептилий в зависимости от степени облесенности и увлажненности биотопов. В этом ряду, по мере

Таблица 3. Плотность населения пресмыкающихся Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг., особей/км^2)

Ключевой участок, ландшафт, ландшафтное урочище	Всего	*Lacerta agilis*	*Zootoca vivipara*	*Natrix natrix*	*Vipera berus*
Нижнебийский лесостепной	**3556**	**1586**	**1752**	**196**	**21**
Сосново-боровой	**4749**	**94**	**3967**	**612**	**76**
Сосновые леса	1215	160	1055	0	0
Березово-сосновые леса	1321	121	1200	0	0
Влажные березово-сосновые леса	11712	0	9646	1837	229
Мелколиственные леса	**9496**	**6000**	**3236**	**260**	**0**
Березовые леса	13848	12000	1756	92	0
Березово-осиновые леса	5143	0	4715	428	0
Лесополевой	**1569**	**1488**	**75**	**0**	**6**
Луга с перелесками	2404	2231	149	0	24
Луга-выпасы	1500	1500	0	0	0
Поля-залежи	191	191	0	0	0
Поля гречихи и ржи	2181	2030	151	0	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	**1559**	**312**	**1247**	**0**	**0**
Лугово-болотный	**800**	**244**	**556**	**0**	**0**
Низинные болота	1555	444	1111	0	0
Луга среди болот	43	43	0	0	0
Нижнеануйский и Верхнеалейский степной	**462**	**458**	**0**	**0**	**4**
Степной	**523**	**523**	**0**	**0**	**0**
Остепненные луга-выпасы	343	343	0	0	0
Разнотравно-луговые степи	682	682	0	0	0
Ковыльные степи	545	545	0	0	0
Полевой	**179**	**169**	**0**	**0**	**10**
Поля-залежи	98	68	0	0	30
Поля кормовых трав	272	272	0	0	0
Поля гречихи, ржи, кукурузы и подсолнечника	167	167	0	0	0
Пойменные луга с кустарниками и ивняками	**1126**	**1126**	**0**	**0**	**0**

уменьшения облесенности и увлажнения (от мелколиственных и светлохвойно-мелколиственных лесов к лугам, полям и степям степных районов), отмечено снижение численности пресмыкающихся. При этом наибольшее снижение суммарного обилия прослежено при переходе от относительно сухих лесов к открытым местообитаниям лесостепных районов, а также от последних к аналогичным урочищам степных районов. От первого к четвертому типам населения отмечено постепенное снижение доли живородящей и увеличение встречаемости прыткой ящерицы. Так, во влажных лесах в населении пресмыкающихся абсолютно преобладает живородящая ящерица, а в относительно сухих лесах и в открытых местообитаниях лесополевого, полевого и степного ландшафтов на первое место переходит прыткая ящерица, а доля первой в лугах, полях и степях сводится к минимуму. Отклонение от основного ряда связано с сообществами пойменных лугов с кустарниками и старицами, а также с сообществами внепойменных низинных болот. По сравнению с лесными сообществами, плотность населения рептилий здесь значительно ниже, но выше, чем в лугах и полях, расположенных в степных районах Предалтайской равнины. Природные условия подобных биотопов в одинаковой степени благоприятны для живородящей и прыткой ящериц, доли которых здесь почти одинаковы. Информативность структурных представлений составляет 24% учтенной дисперсии.

Пространственную неоднородность населения пресмыкающихся Предалтайской равнины определяют, прежде всего, антропогенная трансформация среды и, в частности, выпас скота (21 и 20%). Меньшее влияние имеют различия в кормности местообитаний, составе лесообразующих пород, увлажненности и облесенности (14–19%), а наименьшее

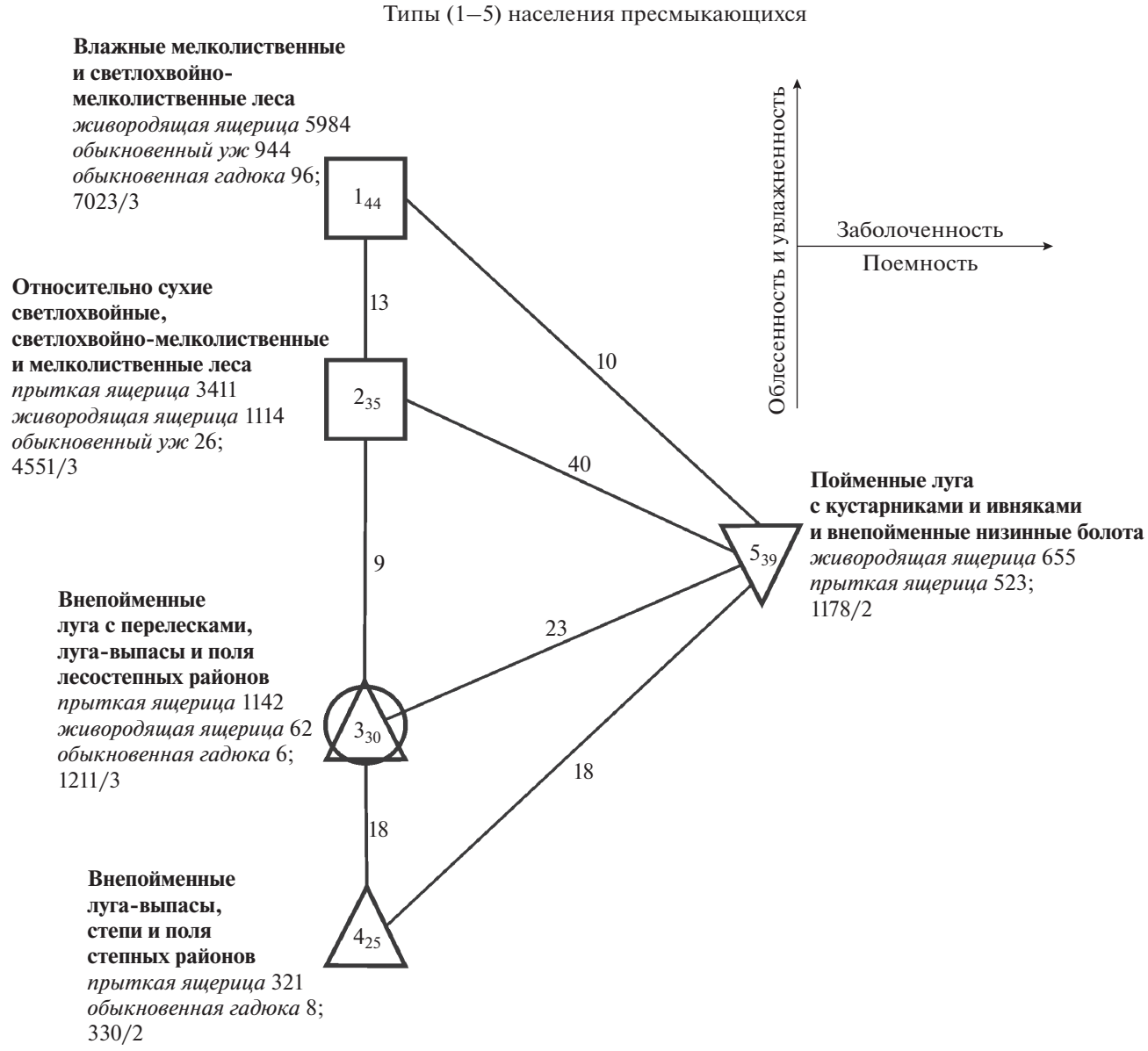

Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения пресмыкающихся Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг.). Обозначения см. на рис. 2.

значение на распределение рептилий оказывают зональность и различия в рельефе (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований батрахо- и герпетофауна Предалтайской равнины насчитывает 7 видов, что составляет 58 и 64% от всех встреченных видов земноводных и пресмыкающихся на территории Алтайского края и горных провинций Алтая соответственно. Помимо перечисленных выше представителей на прилегающих к Предалтайской провинции равнинных территориях Алтайского края встречено еще пять видов. Среди земноводных относительно широко по территории края распространен обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* (Linnaeus 1758)), а по увлажненным местам Кулундинской степи и Приобского соснового бора встречен сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870). Особого интереса заслуживают встречи такырной круглоголовки (*Phrynocephalus helioscopus* (Pallas 1771)) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta* (Pallas 1773)) в степных ленточных сосновых борах, где эти виды придерживаются песчаных дюн и мертвопокровных участков, а также степной гадюки (*Vipera renardi* (Christoph 1861)), отмеченной на юго-западе Алтайского края под Змеиногорском (Красная

Таблица 4. Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения пресмыкающихся Предалтайской равнины (1998, 2002, 2014–2016 гг.)

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Антропогенное влияние,	21
в том числе	
выпас скота	20
распашка	1
застроенность*	–
Кормность	19
Состав лесообразующих пород	16
Увлажненность	15
Облесенность	14
Зональность (провинциальность)	6
Рельеф (пойма – не пойма)	0.2
Все факторы	43
Режимы по классификации	10
по структуре	24
Все режимы	24
Все факторы и режимы	51

* Учеты пресмыкающихся в поселках не проводили.

книга Алтайского края, 2006, 2016). В горных провинциях Алтая, помимо степной гадюки, сравнительно широко встречаются узорчатый полоз (*Elaphe dione* (Pallas 1773)) и обыкновенный щитомордник (*Gloydius halys* Pallas 1776), а также зеленая жаба (*Bufo viridis* Laurenti 1768), встречи которой отмечены в остепненных долинах Карагема и Аргута и в Курайской степи (Яковлев, 1999; Вознийчук, Куранова, 2008).

На Предалтайской равнине основные структурные изменения в населении амфибий, с учетом всех возрастных групп, зависят, в первую очередь, от близости к водоемам выплода, а без учета сеголеток, распределение взрослых и молодых особей обусловлено различиями в увлажненности, кормности и распашке территории. Пространственные тренды населения земноводных на аналогичных схемах, выполненных по Западно-Сибирской равнине и Алтаю в целом, а также по отдельным его Северо-Восточной и Центральной провинциям, имеют общую с Предалтайской равниной направленность (Равкин и др., 2003, 2003а; Северо-Восточный Алтай, 2009; Вознийчук, 2013). Изменения, происходящие в населении земноводных на данных территориях, связаны с оптимальностью соотношения тепло- и влагообеспеченности и кормности местообитаний, которые проявляются через широтную зональность или абсолютные высоты местности. То есть снижение плотности населения и видового богатства амфибий происходит при уменьшении увлажнения, теплообеспеченности и кормности биотопов, а также при усилении затенения, при распашке и застроенности. Кроме того, на Западно-Сибирской равнине на численность земноводных в поймах крупных рек может негативно сказываться влияние половодий, приводящих к смыву икры или головастиков.

Увлажненность и кормность местообитаний – наиболее значимые факторы, влияющие на формирование населения земноводных Предалтайской равнины. Распределение амфибий с учетом сеголеток в первую очередь зависит от близости к водоемам выплода, а без учета сеголеток неоднородность в распределении земноводных в большей степени коррелирует с зональностью (провинциальностью). Помимо увлажненности и кормности, в таежных и лесостепных подзонах Западно-Сибирской равнины наибольшее влияние на население амфибий оказывают зональные различия в теплообеспеченности, а также поемность, а в лесостепных ландшафтах верхнего Приобья – антропогенное влияние (распашка и застройка), облесенность и состав лесообразующих пород (Борисович и др., 2002; Равкин и др., 2003, 2003б). В Центральном Алтае, как и в целом по всем горным провинциям данного региона, к числу наиболее значимых факторов, влияющих на распределение земноводных, относятся теплообеспеченность и увлажнение, значения которых зависят от абсолютной высоты местности (Равкин и др., 2003а; Вознийчук, 2013). Кроме того, в Центрально-Алтайской провинции к значимым факторам относят различия в рельефе (поемность), состав лесообразующих пород и облесенность, а в целом по

всему Алтаю – провинциальность. Итак, неоднородность населения амфибий на сравниваемых территориях в первую очередь обусловлена влиянием увлажненности, кормности и теплообеспеченности, определяемыми абсолютными высотами местности или широтной зональностью, а также провинциальностью. В зависимости от провинциальной специфики так же прослежено воздействие различий в рельефе, составе лесообразующих пород, облесенности и антропогенной трансформации ландшафтов.

На Предалтайской равнине для пресмыкающихся наиболее благоприятны относительно увлажненные облесенные местообитания, главным образом мелколиственные и светлохвойные леса. Такой же порядок в их распределении характерен для Северо-Восточной провинции Алтая, в котором пресмыкающихся больше всего в предгорных и низкогорных мелколиственных, сосново-березовых и черневых лесах, а также на Западно-Сибирской равнине в целом, где их максимальное суммарное обилие свойственно южно-таежным и подтаежным сосновым лесам (Граждан и др., 1999; Северо-Восточный Алтай, 2009; Равкин и др., 2007). Исключение составляет территория Центрального Алтая, где рептилий больше в хорошо увлажненных и менее затененных, по сравнению с лесами, подгольцовых редколесьях (Вознийчук, Куранова, 2008). На всех сравниваемых территориях снижение суммарного обилия пресмыкающихся происходит при уменьшении увлажненности и облесенности, а также при усилении заболоченности и поемности. Так, на Предалтайской равнине в лесостепных местообитаниях лесополевого ландшафта суммарное обилие рептилий на порядок больше, чем в открытых степях, полях и лугах из степных районов этой провинции, и сравнимо только с пойменными лугами и низинными болотами. В отличие от горных провинций Алтая, где в среднем по территории в населении пресмыкающихся преобладает живородящая ящерица, на Предалтайской равнине доля прыткой ящерицы несколько больше (48%), чем живородящей (46%). Вероятно, это обусловлено большей площадью открытых лесостепных и степных участков и фрагментарностью лесных урочищ, которые в большей степени благоприятны для живородящей ящерицы. Судя по схемам пространственной неоднородности населения пресмыкающихся, на Предалтайской равнине и в Центральном Алтае к общим факторам можно отнести увлажненность и облесенность, а на схеме по Западно-Сибирской равнине в целом, так же как и на Предалстайской равнине, выражены тренды, связанные с заболоченностью и поемностью. Кроме того, в горах основные направления изменения сообществ связаны с теплообеспеченностью и абсолютными высотами местности, а на равнине – с широтной зональностью. Помимо этого, на схеме Северо-Восточной провинции Алтая выражен тренд, связанный с затененностью, в Центральной – с антропогенным влиянием, а на Западно-Сибирской равнине – с составом лесообразующих пород, олуговением, засоленностью и распашкой.

Сходные набор и иерархия факторов среды в формировании сообществ рептилий Предалтайской провинции выявлены на территории приобских сосново-боровых и прилегающих равнинных ландшафтов Алтайского края (Борисович и др., 2002). Там так же наиболее значимо антропогенное влияние, но в отличие от Предалтайской равнины, на первые места выходят распашка и застроенность. В Центральной провинции Алтая к числу значимых факторов, формирующих неоднородность населения пресмыкающихся, отнесены поясность, увлажненность, состав лесообразующих пород и облесенность. Однако антропогенное влияние, вследствие меньшей антропогенной трансформации ландшафтов, малозначимо (Вознийчук, 2013). На Западно-Сибирской равнине в целом пространственное распределение пресмыкающихся в первую очередь зависит от зональности. Значительно в меньшей степени отмечено влияние состава лесообразующих пород, олуговения и засоленности почв и в минимальной степени отмечено влияние увлажнения (Равкин и др., 2007).

Таким образом, на рассмотренных территориях формирование населения пресмыкающихся зависит от сходного набора факторов среды: увлажненности, кормности, облесенности и состава лесообразующих пород. В равнинных лесостепных и степных районах к числу значимых факторов относят антропогенное влияние, в горах – поясность, а на Западно-Сибирской равнине в целом – зональность, что связано со значительными изменениями теплообеспеченности с продвижением с севера на юг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За время работ на территории Предалтайской равнины встречено три вида земноводных (обыкновенная жаба, остромордая и озерная лягушки) и четыре вида пресмыкающихся (прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенный уж и обыкновенная гадюка). Наиболее высокие значения обилия и количества видов земноводных и пресмыкающихся отмечены в лесостепной части Предалтайской равнины. При увеличении площади степных и распаханных ландшафтов и снижении доли лесов в степной части Предалтайской провинции возрастает локальность размещения этих животных по территории, а видовое богатство снижается. Озерная лягушка отмечена только на территории степного Нижнеануйского участка, где придерживается водоемов, расположенных в поймах и в крупных поселках. Живородящая ящерица и обыкновенный уж встречены лишь на лесостепном

Нижнебийском участке, где они населяют главным образом сосновые, смешанные и мелколиственные леса. Остальные виды встречены повсеместно, из них остромордая лягушка тяготеет к низинным болотам, пойменным лугам и мелколиственным лесам, обыкновенная жаба – к поймам и внепойменным лугам с перелесками. Для прыткой ящерицы наиболее благоприятны мелколиственные леса и открытые урочища лесо-полевого и степного ландшафтов, а обыкновенная гадюка придерживается в основном сосново-борового ландшафта.

Плотность населения земноводных с учетом сеголеток достигает наибольших значений вблизи от водоемов выплода и не зависит от ландшафтной специфики среды. Без учета сеголеток наибольшее суммарное обилие земноводных характерно для низинных болот, пойменных местообитаний и относительно влажных мелколиственных лесов. Снижение этих показателей совпадает с уменьшением увлажненности и кормности, а также при увеличении антропогенной трансформации ландшафтов – распашки и застроенности. Основной вклад в суммарное обилие земноводных вносит остромордая лягушка, доля которой в населении составляет 93%. Участие обыкновенной жабы и озерной лягушки в сообществах амфибий существенно меньше (5 и 2% соответственно).

Плотность населения пресмыкающихся максимальна в облесенных местообитаниях, при этом больше всего их во влажных мелколиственных и березово-сосновых лесах и меньше – в остальных урочищах. Снижение облесенности, увеличение заболоченности и заливание в половодье приводят к уменьшению их суммарного обилия в колочно-полевых местообитаниях, на низинных болотах и в поймах. В степях из-за более высоких показателей сухости, при том, что три из четырех видов (живородящая ящерица, обыкновенные уж и гадюка) относительно влаголюбивы, пресмыкающихся на порядок меньше. При распашке суммарное обилие снижается до минимума. В среднем по территории в населении пресмыкающихся преобладают прыткая и живородящая ящерицы (48 и 46%).

Пространственно-типологические структуры населения земноводных и пресмыкающихся достаточно сходны между собой, а неоднородность в их распределении определяется в первую очередь оптимальностью условий по увлажненности и кормности. В то же время структура по земноводным носит более простой характер, а все варианты населения по степени увлажненности местообитаний и наличию заболоченности и распашки разделены на четыре типа. Структура по пресмыкающимся, в сравнении с таковой по земноводным, отличается более дробным делением за счет разделения полей, степей и внепойменных лугов по провинциальности на два типа, представленных сообществами рептилий из лесостепных и степных районов. Кроме того, помимо различий в увлажненности, на структурном графе по пресмыкающимся прослеживается влияние облесенности и отрицательное воздействие различий в рельефе, не представленных на структуре по земноводным.

Иерархии силы связей факторов среды, влияющих на неоднородность сообществ земноводных (без учета сеголеток) и пресмыкающихся существенно различаются между собой. На неоднородность населения амфибий большее влияние оказывают такие факторы, как увлажненность, кормность и зональность, в то время как по пресмыкающимся их значимость несколько ниже. На распределение последних наибольшее воздействие оказывает антропогенный фактор, в т.ч. выпас скота, и, кроме того, заметно возрастает роль облесенности и состава лесообразующих пород. В то же время по земноводным с учетом всех возрастных групп, в связи с зависимостью обилия сеголеток от близости к водоемам выплода, роль перечисленных факторов в неоднородности их распределения имеет второстепенное значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен заведующему лабораторией зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН Ю.С. Равкину за замечания и редактирование рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). Санкт-Петербург: Изд-во Зоол. ин-та РАН. 232 с.

Атлас Алтайского края, 1978. Отв. ред. И.П. Заруцкая. Т. 1. М.-Барнаул: ГУГК. 222 с.

Банк данных: информация, правила для вкладчиков, 2012. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit

Борисович О.Б., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Фомин Б.Н., Граждан К.В., Богомолова И.Н., 2002. Земноводные и пресмыкающиеся равнинных и предгорно-низкогорных ландшафтов Верхнего Приобья // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 425–440.

Бочкарева Е.Н., Волокитина Е.А., 2012. Особенности распределения мелких млекопитающих в лесостепи Алтайского края // Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов Всерос. науч. конф. Новосибирск: ООО “Сибрегион Инфо”. С. 67.

Бочкарева Е.Н., Ирисова Н.Л., 2009. Птицы Тигирекского заповедника. Барнаул: Изд-во Тигирекского заповедника. 209 с.

Бочкарева Е.Н., Ливанов С.Г., 2013. Птицы Центрального Алтая: численность, распределение и про-

странственно-временная дифференциация населения. Новосибирск: Наука-Центр. 544 с.

Бочкарева Е.Н., Шапетько Е.В., Волокитина Е.А., Степкин М.А., Шепелева Н.В., 2010. Население мелких млекопитающих некоторых биотопов Алтайского края // Алтайский зоологический журнал. Вып. 4. С. 78–89.

Вартапетов Л.Г., Панов В.В., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., 2008. Зонально-ландшафтное распределение насекомоядных млекопитающих (Insectivora, Mammalia) Верхнего Приобья // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 803–812.

Вознийчук О.П., 2013. Пространственная структура и организация населения наземных позвоночных Центрального Алтая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт систематики и экологии животных. 23 с.

Вознийчук О.П., Куранова В.Н., 2008. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. Т. 8. № 2. С. 101–117.

Вознийчук О.П., Богомолова И.Н., Ливанов С.Г., Вартапетов Л.Г., Долговых С.В., 2002. Пространственная неоднородность населения мелких млекопитающих Центрального Алтая // Сибирский экологический журнал. Т. 9. № 5. С. 571–578.

Вознийчук О.П., Богомолова И.Н., Ливанов С.Г., Вартапетов Л.Г., 2006. Классификация мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 541–547.

Граждан К.В., Торопов К.В., Веряскина У.О., 1999. Земноводные и пресмыкающиеся предгорно-низкогорных ландшафтов Северо-Восточного Алтая // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Отв. ред. Малков Ю.П. Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ. С. 43–50.

Долговых С.В., 2006. Анализ размещения населения мелких млекопитающих в Северо-Восточной, Северной, Центральной и Юго-Восточной провинциях Алтая. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 188 с.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, 2006. Отв. ред. Ирисова Н.Л. Т. 2. Барнаул: ОАО “ИПП Алтай”. 211 с.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, 2016. Отв. ред. Ирисова Н.Л. и Шапетько Е.В. Т. 2. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та. 312 с.

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

Куранова В.Н., Симонов Е.П., Ярцев В.В., Шамгунова Р.Р., Стариков В.Н., 2010. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Отв. ред. Дуйсебаева Т.Н. Алматы: АСБК–СОПК. С. 118–149.

Куранова В.Н., Яковлев В.А., Симонов Е.П., Ищенко В.Г., Ярцев В.В., Богомолова И.Н., 2016. Разнообразие, распространение, распределение и природоохранный статус земноводных Западной Сибири // Принципы экологии. № 3. С. 70.

Литвинов Ю.Н., Пожидаева Л.В., 2008. Сравнительная характеристика сообществ мышевидных грызунов Северо-Западного Алтая и лесного пояса Алтайских гор // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 754–759.

Макаров А.В., 2017. Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 717–730.

Макаров А.В., Беликова Е.А., Бочкарева Е.Н., 2018. Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц Предалтайской равнины в первой половине лета // Успехи современной биологии. Т. 138. № 2. С. 195–207.

Макаров А.В., Беликова Е.А., Бочкарева Е.Н., 2018а. Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц Предалтайской равнины во второй половине лета // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 41. С. 96–117.

Наумов Р.Л., 1964. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский областной педагогический ин-т им. Н.К. Крупской. 19 с.

Равкин Ю.С., 2002. Пространственно-типологическая организация животного населения Западно-Сибирской равнины (на примере птиц, млекопитающих и земноводных) // Зоологический журнал. Т. 81. Вып. 9. С. 1166–1184.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.В., 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 344 с.

Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А., 1978. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. 288 с.

Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н. и др., 2003. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 603–610.

Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Граждан К.В., Богомолова И.Н. и др., 2003а. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современной биологии. Т. 123. № 4. С. 409–420.

Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., Юдкин В.А. и др., 2003б. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Отв. ред. Ердаков Л.Н., Чернышова О.Н. Новосибирск: Изд. ООО “Ревик-К”. С. 20–34.

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Вартапетов Л.Г. и др., 2005. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. № 3. С. 427–433.

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б. и др., 2007. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 557–565.

Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Шамгунова Р.Р., 2008. Численность и распределение пресмыкающихся в лес-

ной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) // Вопросы герпетологии: Материалы III съезда Герпетологического об-ва им. А.М. Никольского. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 347–352.

Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.

Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас), 2009. Отв. ред. Вартапетов Л.Г. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 154 с.

Терентьев В.П., 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестник Ленинградского гос. ун-та. № 9. С. 137–141.

Торопов К.В., Граждан К.В., 2010. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр. 394 с.

Трофимов В.А., 1976. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Отв. ред. Миркин Б.Г. Новосибирск: Наука. Ч. 2. С. 24–36.

Трофимов В.А., Равкин Ю.С., 1980. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Отв. ред. Песенко Ю.А. Л. С. 135–138.

Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск: Наука. 234 с.

Яковлев В.А., 1999. Кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Отв. ред. Малков Ю.П. Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ. С.175–214.

Jaccard P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bulletin de la Societe vaudoise des sciences naturelles. Vol. 38. P. 69–130.

SPATIO-TYPOLOGICAL STRUCTURE AND ORGANIZATION OF THE COMMUNITIES OF AMPHIBIANS AND REPTILES ON THE CIS-ALTAI PLAIN

A. V. Makarov[1, *], E. N. Bochkareva[1], Z. M. Sergazinova[2, **]

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

[2]*S. Toraigyrov Pavlodar State University, Pavlodar, 140008 Kazakhstan*

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

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

Based on material collected in 1998, 2002 and 2014 to 2016, spatial changes in the population densities and species richness of amphibians and reptiles in the Cis-Altais were described. The spatio-typological structures of their populations were identified and analyzed, and the strength of the heterogeneity of their communities in relation to the main structure-forming factors of the environment was estimated. Over the territory of the Cis-Altai Plain, three species of amphibians and four species of reptiles were identified during the research time: the Common toad (*Bufo bufo*), the Moor frog (*Rana arvalis*), the Lake frog (*Pelophilax ridibundus*), the Sand lizard (*Lacerta agilis*), the Common lizard (*Zootoca vivipara*), the Grass snake (*Natrix natrix*), and the Common northern viper (*Vipera berus*). In the communities of amphibians, the Moor frog absolutely predominated (93%), the shares of the Common toad and the Lake frog being significantly lower, while in the reptile communities, the Sand lizard and the Common lizard prevailed (48 and 46%, respectively). The amphibians and reptiles were shown to be distributed unevenly across the territory, and their greatest abundance and species richness were characteristic of the forested steppe part of the Cis-Altai Plain. In the steppe part of the plain, due to the larger areas taken up by steppe and plowed landscapes, there were much fewer amphibians, and their distributions were local in character. Taking into account all age groups, the density of the amphibian communities reached the highest values near the breeding water bodies and did not depend on specific landscape environments. Discarding the youngsters, the highest total abundance of amphibians was characteristic of lowland bogs, floodplain habitats, and relatively humid small-leaved forests. With a decrease in the moisture content and food capacity of the habitats, as well as with an increase in anthropogenic transformations of landscapes, the numbers and species richness of amphibians decreased. The densities of reptile communities were the maximum in forested habitats; moreover, most of them occurred in humid small-leaved and birch-pine forests, being lesser in other habitats. A decreased afforestation and an increase in bog areas and flooding high waters led to a reduced total abundance of reptiles in field habitats, lowland swamps and floodplains. In the more dry steppes, there were much fewer reptiles, with plowing their total abundance being decreased to the minimum. The heterogeneity of the amphibian communities was revealed to be influenced to a greater extent by such factors as the moisture content, food capacity of the habitats, and nature zonation, being somewhat less important for the reptiles. The distributions of the reptiles were mostly affected by anthropogenic factors, livestock grazing in particular; in addition, the roles played by afforestation and the composition of forest-forming species were found noticeably increased.

Keywords: distribution, abundance, spatial heterogeneity, structural graph, environmental factors, Altai Mountain Region

EDN: RPMNXR
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 556–567

УДК 598.243:591.9+502.172(470.2)

ИЗМЕНЕНИЯ ОБЛАСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И СТАТУСА ДУПЕЛЯ (*GALLINAGO MEDIA*, CHARADRIIFORMES, SCOLOPACIDAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 150 ЛЕТ

© 2022 г. А. В. Артемьев*

Институт биологии – обособленное подразделение
ФГБУН ФИЦ "Карельский научный центр РАН", Петрозаводск, 185910 Россия
**e-mail: ficedul@gmail.com*

Поступила в редакцию 22.04.2021 г.
После доработки 06.05.2021 г.
Принята к публикации 30.05.2021 г.

Обобщены сведения о распространении и численности дупеля на северо-западе России и в сопредельной Финляндии за последние 150 лет. В XX веке в этой части ареала произошло сокращение численности птиц, которое шло с запада на восток. Финская популяция сократилась до критического уровня к середине XX века, в Ленинградской области заметный спад численности птиц произошел в 1960–1970-е годы, в Карелии – в 1980-е годы. В настоящее время дупель сохраняет в регионе статус гнездящегося и пролетного вида, но область его распространения продолжает сокращаться и распадаться на фрагменты, а ее северная граница отступает к югу и юго-востоку. Дупель спорадично распространен по всей территории Ленинградской и Вологодской областей, но к северу от их границ, – в Карелии и Архангельской области сейчас гнездится отдельными изолированными группировками. В Карелии граница ареала отступила от 63° к 62° с.ш. и ограничивается угодьями, расположенными близ побережий Ладожского и Онежского озер. На западе Архангельской области в гнездовое время птицы изредка встречаются до 62°–63° с.ш., по пойме Северной Двины доходят до Архангельска, у восточной границы области до 65°, а на западе Ненецкого автономного округа – до 67° с.ш. Недостаток данных не позволяет указать точную границу ареала вида, но полученные результаты могут служить отправной точкой при дальнейших исследованиях его распространения.

Ключевые слова: дупель, *Gallinago media*, северная граница ареала, динамика численности
DOI: 10.31857/S0044513422050038

Дупель (*Gallinago media*) – один из немногих видов птиц России, гнездовой ареал которых очерчен очень приблизительно. С одной стороны, это связано с недостатком фаунистических исследований в ряде регионов страны, с другой – обусловлено скрытным образом жизни птиц, заметных только в токовой период или при охоте на них с легавыми собаками.

Со второй половины XIX века повсеместно наблюдают падение численности дупеля, которое привело к фрагментации и сокращению его гнездового ареала. Эти процессы наиболее заметны в европейской части ареала. В начале XIX века птицы перестали размножаться в Нидерландах, в 1902 г. отмечен последний случай гнездования в Дании, в 1931 г. – в Германии (Cramp, 1983). Существенно сократились области распространения вида в Польше, странах Балтии, Финляндии, Беларуси, на Украине и юге России (Kålås, 2004; Sviridova, Morosov, 2020; Korniluk et al., 2021). В Норвегии и Швеции он прекратил гнездиться в равнинной местности, но в альпийском поясе гор сохранилась крупная изолированная популяция, морфологически и генетически отличающаяся от птиц, населяющих равнинную часть Европы (Kålås et al., 1997; Ekblom et al., 2007; Saether et al., 2007). В литературе крайне мало сведений о динамике северных границ ареала дупеля в европейской части России, значительно лучше эти изменения прослежены на фоне сокращения численности вида на сопредельных территориях Финляндии (Järvinen, Koskimies, 1990; Valkama et al., 2011). В отечественных фаунистических сводках северная граница ареала этого вида очерчена по состоянию на начало XX века, и даже в материалах последнего атласа гнездящихся птиц европейской части России она четко не обозначена (Морозов, 2020).

Цель настоящего сообщения – оценка изменений численности и северной границы распространения дупеля на северо-западе России на основе анализа современных данных и литературных сведений за исторически обозримый период.

Кроме литературных сведений, использованы данные автора, архивные материалы лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН, данные опроса специалистов, охотников и любителей птиц.

Состояние популяции и область распространения дупеля на северо-западе Российской Империи

На рубеже XIX–XX веков северную границу ареала дупеля в европейской части Российской Империи проводили по южной части Финляндии (не выше 62° с.ш.) и средней части Олонецкой губернии в области Ладожского и Онежского озер (63° с.ш.); восточнее указывали лишь отдельные места находок птиц на гнездовании, в том числе в дельте Северной Двины, на п-ове Канин и в дельте Печоры (Мензбир, 1900; Бутурлин, 1902). В Финляндии в тот период птицы не только заселяли весь юг страны, но изредка гнездились вплоть до 65° с.ш., хотя даже в ее южной части вид был немногочисленным (Mela, Kivirikko, 1909) и, по оценке Бианки (1922), имел статус “гнездящийся, довольно редкий или редкий”. Такой же статус был у вида и на территории Олонецкой губернии, а в Петроградской он характеризовался как “гнездящийся, более или менее обыкновенный”. Но и там в конце XIX века вид гнездился “не особенно часто”, хотя на пролете встречался “в громадном количестве” (Бихнер, 1884).

В северном Приладожье дупель на гнездовании был, по-видимому, редок. На Карельском перешейке, большая часть которого входила в состав Финляндии, летом 1886 г. Валлен (Walleen, 1889) наблюдал его всего 3 раза и считал редким гнездящимся видом, хотя на осеннем пролете он был многочисленным. По сведениям этого автора, в бассейне р. Вуокса за две недели сентября охотники отстреливали несколько сотен, а может быть, и тысяч этих птиц, и полагали, что дупель приходит с мест гнездования – обширных болот на русской стороне Ладоги. О находке гнезда дупеля на берегу одной из проток в районе Раковых озер упоминал Мерикаллио (Merikallio, 1929) со ссылкой на воспоминания Т. Тоуронена, работавшего там егерем с 1894 г.

Бекман (Backman, 1886), обследовавший северное побережье Ладожского озера, писал, что вальдшнеп и дупель “вероятно, довольно распространены” на гнездовании в приходах Сортавала и Импилахти, но не должны доходить до Корписелькя (севернее 62° с.ш.), где он никогда их не встречал (с 1940 г. эти территории входят в состав Республики Карелия). К сожалению, в своей работе автор не привел сведений о регистрации этих птиц, а его современники, побывавшие в тех краях, дупеля не видели (Schulman, 1880; von Bonsdorff, 1889) или фиксировали единичные весенние встречи (Palmgren, 1902). Вероятно, поэтому в вышедшей позднее сводке по птицам Финляндии вид был указан как возможно гнездящийся на берегах Ладожского оз. в районе Суванто (ныне пос. Громово Приозерского р-на Ленинградской обл.), Сортавала и Импилахти (Mela, Kivirikko, 1909).

Большинство натуралистов, исследовавших в XIX веке орнитофауну Олонецкой губернии и западную часть Архангельской губернии, дупеля не отмечали (Кесслер, 1868; Sievers, 1878; Mewes, 1886 и др.), хотя сведения о нем можно найти в краеведческой и охотничьей литературе того времени. В кратком описании Олонецкой губернии вид был указан как один из обычных на ее территории представителей охотничьих птиц (Петров, 1881). В центральной части и на юге губернии дупель очевидно гнездился и был довольно многочисленным на пролете. Ниже приведены выдержки из статьи известного петрозаводского охотника Благовещенского (1910) со сведениями об этих птицах, собранными в Петрозаводском и Олонецком уездах (здесь и далее даты приведены как в первоисточниках, в большинстве отечественных работ до 1918 г. – по Юлианскому календарю): “Весною дупеля задерживаются для гнездования в Олонецкой губ. сравнительно в незначительном числе. Большая часть их летит на север в Архангельскую губ. и в Лапландию. Поэтому, сколько-нибудь заметных дупелиных токов у нас не существует. ...Охота на местного дупеля у нас бывает, главным образом, под Олонцом, где под самым городом лежат удобные места для гнездования и выкармливания дупелей. Она обыкновенно начинается с первой половины июля и кончается в начале августа, – когда местный дупель начинает трогаться к югу. Первый пришлый дупель с севера появляется под Петрозаводском и Олонцом около 8–12 августа. С 20–23 августа дупель начинает “валом валить”, а 29–30 этот валовой пролет прекращается, но еще с неделю птицы встречаются...”. Для характеристики высыпок дупелей автор описал две охоты в окрестностях п. Шуя под Петрозаводском, когда ему с братом за день удалось добыть более ста птиц, а трое его знакомых в один из сезонов за два дня отстреляли более 500 особей.

Дупель встречался и на севере Олонецкой губернии, простиравшейся до 63°–65° с.ш. В работе Рыбникова (1866) вид указан как один из гнездящихся и пролетных куликов Пудожского уезда. Такой же статус он имел и в северо-восточной части Повенецкого уезда (ныне Медвежьегорский р-н) (Майнов, 1877). Не исключено, что в те времена дупель изредка гнездился на островах и побережьях западной части Белого моря: Гёбель (1902) встретил его летом 1879 г. на Соловецких о-вах и отнес к группе видов “гнездящиеся, более или менее сомнительные”. В этой работе не указаны ни дата, ни обстоятельства встречи, но, судя по

таблице со сроками гнездования массовых видов птиц, обследование архипелага автор проводил с 6 по 24 июля.

В ряде публикаций упомянуты встречи птиц на Кольском п-ове, которые нередко игнорировали в более поздних отечественных сводках. Плеске (1887) писал: “Почтмейстер С.И. Сахаров сообщил мне, что он дважды наблюдал дупеля около Колы. Я вполне доверяю его словам в виду того, что, во-первых, С.И. Сахаров опытный охотник, знающий породы дичи, а с другой он провел много лет на Печоре, где дупель весьма обыкновенен”. На основании опросных сведений о летних встречах дупеля в окрестностях г. Кола и в бассейне р. Тулома Гёбель (1902) включил его в список птиц этих округов русской Лапландии, в группу видов “гнездящиеся, более или менее сомнительные”. Возможно, это были редкие нерегулярные залеты птиц, т.к. сам автор их там не видел ни в период сбора материалов для этой статьи в 1882–1885 и 1895–1901 гг., ни при более поздних посещениях Кольского п-ова (Гёбель, 1909). После первой поездки на север России Пирсон (Pearson, 1896) опубликовал статью, где описал гнездо дупеля, найденное в период с 20 по 27 июня 1895 г. у оз. Уканское во время вынужденной остановки его экспедиции в низовьях р. Иоканьга. Однако в более поздней монографии автор выразил сомнение в правильности определения видовой принадлежности: птицу видели только два участника экспедиции, добыть ее не удалось, а яйца были “слишком крупные для бекаса, но и настолько же пропорционально малы для дупеля” (Pearson, 1904).

Сведений о встречах дупеля в других частях Архангельской губернии, помимо упомянутых выше, в те времена было немного. Достоверных данных о размножении птиц в ее южной части в литературе найти не удалось. В печати есть указание на вероятное гнездование дупеля в Савинской волости (современный Плесецкий р-н), основанное на опросных сведениях (Житков, Бутурлин, 1901). На севере губернии вид регистрировали на гнездовании в дельте Северной Двины. Летом 1872 г. Альстон и Харви Браун (Alston, Harvie Brown, 1873) видели там выводки и добыли молодых птиц с пухом, частично замененным на перья. А 5 июля 1900 г. на одном из островов дельты Житков и Бутурлин (1901) добыли отводящую от гнезда самку. Очевидно, основываясь на этой встрече, Бутурлин (1902) в сводке по куликам Российской Империи писал о дупеле, что “нашел его гнездящимся на островах Двинской дельты”. По-видимому, тогда птицы гнездились и в южной части п-ова Канин. Сибом (Seebohm, 1882), на основании дневниковых записей своего соотечественника Хенке, прожившего несколько лет в Архангельске, указывал, что дупель встречается на пролете и размножается на этом полуострове. В середине июля 1902 г. в среднем течении р. Чижа его несколько раз отметил Б.М. Житков (1904, цит. по: Спангенберг, Леонович, 1960), а 2 июля 1913 г. С.В. Покровский и П.П. Ордынский добыли эту птицу на р. Семжа (Григорьев, 1929).

В восточной части Архангельской губернии (на территории современного НАО) на рубеже XIX–XX веков вид местами доходил до побережья Баренцева моря. В гнездовой период 23 июля 1900 г. одна птица была добыта на побережье Индигской губы (Бианки, 1902). В конце июня 1875 г. Х. Сибом и Дж. А. Харви Браун нашли гнездо дупеля с четырьмя яйцами в низовьях Печоры на острове против устья протоки Куйский Шар (Seebohm, 1901).

Динамика популяции и области распространения дупеля на северо-западе России и в сопредельной Финляндии в XX–XXI веках

В XX веке численность дупеля неуклонно сокращалась, и негативные последствия этого были хорошо заметны как на северо-западе России, так и на сопредельных территориях. В Финляндии к середине XX века существенно снизились численность пролетных птиц и уровень их добычи охотниками. По оценке Мерикаллио (Merikallio, 1958) к этому времени вид оказался на грани истребления: гнездовое население сократилось до 50 пар, находки гнезд и выводков стали большой редкостью, углубилась фрагментация ареала, и на ряде ранее заселенных территорий вид перестал встречаться. Однако за счет расширения исследований в 1940–1950-х гг. появились новые доказательства его гнездования в северной части Ботнического залива, а также несколько летних регистраций птиц и находка выводка в финской Лапландии (Merikallio, 1958). Этот выводок из трех птенцов в возрасте 3–4 дня 26 июня 1949 г. обнаружил и окольцевал Лампио (Lampio, 1950) в общине Утсйоки (69°28′ с.ш., 26°45′ в.д.). Взрослую птицу он не видел и сомневался в видовой принадлежности птенцов, но через 2.5 месяца одну из этих особей отстреляли в Швеции и подтвердили, что это – дупель.

Во второй половине XX века численность дупеля в Финляндии продолжала сокращаться. В 1970-е годы ее оценивали не более чем в 5 пар, а в материалах первого финского атласа гнездящихся птиц в 1974–1979 гг. вид был отмечен лишь в 14 квадратах, причем только как возможно гнездящийся (Väisänen et al., 1998). В 1985 г. в связи с длительным отсутствием на гнездовании, он был объявлен исчезнувшим из страны видом (Järvinen, Koskimies, 1990). Однако вскоре вновь появился в ее южной части: в 1986–1989 гг. исследователи отмечали вероятное гнездование птиц в одном квадрате и предполагали гнездование еще

в двух. Но за 1990-е годы в Финляндии нашли всего одну гнездящуюся пару, и на момент выхода из печати второго атласа численность вида оценивали в 0–5 пар (Väisänen et al., 1998), а в 2000 г. вновь признали исчезнувшим на территории страны. В XXI веке численность птиц начала восстанавливаться: в 2006–2010 гг. было подтверждено их гнездование в одном из квадратов, в 12 квадратах гнездование названо вероятным и в 14 (в том числе в двух квадратах финской Лапландии) – возможным. Авторы третьего атласа оценили население дупеля в 1–10 гнездящихся пар со слабой тенденцией к росту (Valkama et al., 2011). Большинство освоенных птицами территорий располагалось на юго-востоке страны, там же, на границе с Россией в окрестностях г. Иматра (61°10′ с.ш., 27°46′ в.д.) 17 июня 2007 г. найден и единственный за последние 20 лет выводок дупеля из трех птенцов (Saurola et al., 2013). Несмотря на слаборазличимую позитивную тенденцию динамики численности, в красном списке Финляндии у вида сохранена категория CR – “находящийся под критической угрозой исчезновения” (Hyvärinen et al., 2019).

Существенные изменения в распределении и численности дупеля произошли за последнее столетие и на северо-западе России. К середине XX века вид встречался в разных частях Ленинградской обл., но его распространение по территории было крайне неравномерным, и район летнего пребывания ограничивался в основном Приневской низменностью и долинами крупных рек – Свирь, Волхов и Луга (Мальчевский, Пукинский, 1983). По наблюдениям этих авторов, очередное заметное снижение численности птиц на территории области произошло в 60–70-е годы, когда два из восьми известных им токов исчезли, а на остальных число самцов сократилось с 11–12 до 6–7 особей. Существенно сократилась и численность пролетных птиц: “еще в 1960 г. осенний пролет дупеля на территории области был массовым. В районе Колтушских высот и в пойме р. Морья за день удавалось поднять с собакой до 60 птиц... С тех пор столь интенсивного пролета дупелей в Ленинградской обл. больше уже не наблюдалось. С каждым годом численность птиц падала, а с начала 70-х годов дупель стал скорее редкой, чем обычной пролетной птицей области”. Эти авторы оценивали статус дупеля как редкий на гнездовье и на пролете и включили его в список легкоуязвимых птиц Ленинградской обл., но уже через 6 лет Мальчевский (1989) оценил вид как чрезвычайно редкий. Исследования, выполненные на территории области в конце XX–начале XXI веков, свидетельствуют о продолжающемся сокращении региональной популяции птиц. В 1990-е годы вид был внесен в Красные книги Балтийского региона и Восточной Фенноскандии в категорию “уязвимые” (Ingelög et all., 1993; Kotiranta et all., 1998). С 2002 г. вид включен в Красную книгу Ленинградской обл. (категория 3 VU), а в 2018 г. ему присвоена более уязвимая категория 2 – “вид, сокращающийся в численности” (Ильинский, 2002; Головань, 2018).

Наиболее крупная локальная группировка дупеля была зарегистрирована в Тосненском р-не на территории КОТР “Дупелиный ток Ручей Кородыньк”, площадью 590 га. В 1970–1999 гг. ее численность оценивали в 9–20 особей, а в 2001–2004 гг. – примерно в 20 самок и 50 самцов (Храбрый, Кондратьев, 2004). Позднее было сделано уточнение, что последняя оценка относилась к территории площадью около 50 км^2, включающей КОТР и ее окрестности. Во время обследования этих угодий в мае 2002 г. отмечены 3 тока, насчитывавших 12, 4 и 28 самцов, четвертый ток был найден в 2003 г., и за 2002–2004 гг. здесь отловлено и помечено 59 птиц (Ильинский, Кондратьев, 2004; Iljinsky et al., 2006).

Довольно крупные тока находили и в других районах области. Ток в Лужском р-не на болоте Лединский Мох 11 июня 2001 г. насчитывал не менее 20 птиц; в Тихвинском р-не на болоте Ладвужское 7 июня 1999 г. токовали 8–10 особей, а в пойме ручья Явкуй 28 мая 2002 г. держалось 13–15 дупелей; во Всеволожском р-не на известном с середины XX века току близ станции Проба в 1983–1993 гг. токовали 3–6 дупелей, в Выборгском р-не на болоте Великое в окрестностях п. Лебяжье 31 мая 2002 г. держались 18, а 12 июня 2008 г. – 16 птиц (Храбрый, 2016). Еще один крупный ток (10–15 самцов) нашел М.В. Веревкин в центре Карельского перешейка 22 мая 2002 г. (Ильинский, Кондратьев, 2004).

В первые десятилетия XXI века численность дупеля на территории области, по-видимому, продолжала сокращаться, – за эти годы исчезли 2 известных тока, а в последнем издании региональной Красной книги на карте были указаны всего 4 пункта с известными местами постоянных токов: по одному пункту в Выборгском и Тосненском районах и два пункта – в Волховском р-не (Головань, 2018). Малое число зарегистрированных токов связано не только с низкой численностью птиц, но и с недостатком целенаправленных исследований их распространения. Специальные поиски дупеля в угодьях агроландшафта Гатчинского р-на, проведенные в мае–июле 2005–2006 гг., позволили выявить 6 новых мест пребывания птиц; и в двух из них было зарегистрировано гнездование (Iljinsky et al., 2006). Летние отловы дупелей в 2014–2015 гг. дали основания отнести этот вид к гнездящимся птицам северной части Санкт-Петербурга (Высоцкий, 2016).

У северных границ Ленинградской обл. дупеля регистрировали редко. Мальчевский и Пукинский (1983) отмечали, что в центральной и север-

ной частях Карельского перешейка, несмотря на специальные поиски, дупелиных токов они не находили. При обследовании территории заказника "Раковые озера" птиц отмечали только во время весенней миграции (Иовченко, 2012), однако в других частях Выборгского р-на они встречались и в гнездовое время. В центре Карельского перешейка у пос. Барышево 22 июня 2000 г. токующего дупеля наблюдали финские любители птиц (Kontiokorpi, 2006). По устному сообщению В.Г. Высоцкого, в период 2004–2013 гг. он нашел 3 небольших тока в центре Карельского перешейка и один ток в его северной части рядом с российско-финской границей. На севере области вид встречался и близ восточного побережья Ладожского оз.: токование птиц было отмечено 4 мая 1973 г. в Лодейнопольском р-не в окрестностях Ладожской орнитологической стации (Носков и др., 1981). В кадастре птиц Нижне-Свирского заповедника вид указан как вероятно гнездящийся (Ковалев и др., 1996), но по сообщению В.А. Ковалева, ни на территории заповедника, ни в его окрестностях постоянных токов до сих пор не найдено.

При обследовании территории области в ходе подготовки атласа гнездящихся птиц европейской части России гнездование дупеля было подтверждено только в одном квадрате в Тихвинском районе (Храбрый, Веселкин, 2018). В восьми квадратах он указан как вероятно гнездящийся: в Выборгском р-не (2 квадрата), Тосненском, Киришском, Волховском, Лодейнопольском (два квадрата) и Подпорожском, еще в трех квадратах отмечен как возможно гнездящийся (Морозов, 2020). Очевидно, дупель спорадично распространен по всей территории области, включая ее северные районы, и можно надеться, что с расширением целенаправленных поисков этих птиц будут выявлены и новые места их обитания.

Сведений о численности и распространении дупеля на территории Республики Карелия немного. В 1995 г. вид был занесен в региональную Красную книгу в категорию 3 LC, а с 2020 г. ему присвоена категория 3 VU (Артемьев, 2020).

В окрестностях г. Петрозаводска осенью птицы еще встречаются, но численность их стала значительно ниже, чем в период, описанный Благовещенским (1910). Заметное сокращение числа пролетных птиц произошло в начале второй половины XX века. В 1960-е годы в начале сентября на полях в пойме р. Шуя во время учетов с легавой собакой за день удавалось поднять до 36 особей (Данилов, 1969). Средние годовые показатели численности, рассчитанные по трем дням с максимальным числом поднятых птиц на площадке в 50–60 га, составляли в 1963 г. 15.5 экз., в 1964 13.7, в 1965 3, в 1966 9, в 1967 29, в 1968 4.5 экз. По сообщению П.И. Данилова, в Карелии на осеннем пролете дупель не формировал отдельных скоплений, но был довольно многочисленным в высыпках бекаса, и помимо окрестностей пос. Шуя, встречался в окрестностях г. Олонец, д. Падозеро (Прионежский р-н), пос. Крошнозеро (Пряжинский р-н) и на южном побережье губы Святуха (Онежское оз., Медвежьегорский р-н). В последнем пункте за два дня охоты, 1 и 4 сентября 1967 г., ему удалось добыть 19 птиц. На осеннем пролете в Карелии птицы оставались довольно многочисленными до начала 1980-х гг., но с середины десятилетия их численность стала быстро сокращаться. В XXI веке вид стал редок, и, по данным этого автора, за день охоты в пик пролета в высыпках бекаса обычно встречались лишь 1–2 дупеля, и исключительно редко с собакой удавалось поднять 3 или 4 птицы.

На осеннем пролете дупеля продолжают регистрировать на полях в окрестностях пос. Шуя и г. Олонец и в настоящее время. По сведениям владельца дратхаара Н.В. Беляева в 2011–2020 гг. в Олонецком р-не эти птицы в небольшом числе встречались на увлажненных участках полей в окрестностях деревень Верховье и Рыпушкалицы и в пойме р. Кукас. В начале сентября 2007 г. я видел охотника, добывшего молодую особь близ д. Капшойла, а 3 сентября 2017 г. во время отлова и мечения бекасов на поле у д. Алексала поймал в паутинную сеть молодого дупеля. Очевидно, пролетные птицы встречаются и в других частях южной Карелии, но многие места возможных остановок птиц остаются необследованными.

В сводке "Орнитофауна Карелии" обобщены имевшиеся на тот момент сведения по дупелю (Хохлова, 1993). В видовом очерке перечислены всего 4 летние встречи одиночных птиц: 14 июня 1973 г. в Прионежском р-не на берегу Онежского оз. в окрестностях с. Шокша, 27 июля 1975 г. на о-ве Большой Клименецкий в Онежском оз., 16 июня 1989 г. в Пудожском р-не в окрестностях оз. Водлозеро и самая северная регистрация дупеля – 15 июля 1989 г. в Лоухском р-не близ пос. Софпрог (65°48′ с.ш., 31°31′ в.д.), а также указан ток, найденный 3 июля 1989 г. в Кондопожском р-не у пос. Янишполе, но число птиц осталось неизвестным. Вероятно, это был временный ток одиночного самца или небольшой группы самцов, т.к. в последующие годы птиц в указанном месте не наблюдали. В очерке приведены сведения о добыче в первых числах сентября 1967 г. нескольких плохо летающих молодых на побережье губы Святуха (Онежское оз.) и описания немногих известных мест отстрела или регистрации птиц на осеннем пролете, в т.ч. на полях в окрестностях пос. Шуя и г. Олонец, на территории заповедника "Кивач", в черте г. Петрозаводска и на побережье Белого моря. Следует отметить, что упомянутое выше указание на отстрел "плохо летающих молодых" ошибочно: П.И. Данилов, вспоминая об

охоте тех лет, сообщил, что у всех добытых им птиц были нормально отросшие маховые и рулевые перья, и они хорошо летали.

Помимо приведенных выше сведений, в работах середины XX века есть упоминания о весенних встречах птиц в Приладожье и Заонежье: 11 мая 1943 одиночная особь отмечена в Олонецком р-не у д. Андрусово (Paatela, 1947), а 28 мая 1944 г. – в Кондопожском р-не у пос. Кяппясельга (Raitasuo, 1946).

Интенсивные работы по инвентаризации орнитофауны Карелии в конце XX–начале XXI веков почти не добавили новых сведений по распространению дупеля в регионе. В статьях, обобщающих данные по птицам северного Приладожья и Заонежья, вид указан как возможно гнездящийся (Михалева и др., 2000; Хохлова и др., 2000). Такой же статус был присвоен ему в заказниках, расположенных на побережье Белого моря (Хохлова, Артемьев, 1999). В заповеднике “Кивач” его встречали только на пролете (Яковлева, Сухов, 2020), а на территории Водлозерского национального парка и его окрестностях вид назван “возможно, спорадически гнездящимся” (Сазонов, 2011). Сазонов (2004) считал, что дупель нормально распространен по всей южной Карелии и назвал его квалифицирующим видом Ладожско-Онежского орнитогеографического округа, хотя к началу XXI века токующих птиц встречали лишь в двух точках этого округа – окрестностях г. Олонец и пос. Шуя. Однако, судя по неоднократной регистрации токов, с уверенностью можно говорить лишь о гнездовании птиц в агроландшафтах Олонецкого р-на (Зимин и др., 2007).

Крупных токов на территории Карелии долгое время не находили. В Олонецком р-не в конце 1990-х–начале 2000 гг. В.Б. Зимин (устное сообщение) знал постоянное место тока на полях в пойме р. Кукас, и в 2006 г. трех птиц здесь наблюдал А.В. Кондратьев (Iljinsky et al., 2006). Группа финских любителей птиц во время ночных экскурсий зарегистрировала в окрестностях г. Олонец 5 мест, на которых токовали от 1 до 7 самцов (Kontiokorpi, 2006). На полях в пойме р. Кукас 5 мая 1996 г. они отметили одного и трех токующих самцов, там же 9 мая 2003 г. токовали 3, а на следующую ночь 4 самца. На полях у д. Онькулица 16 мая 1998 г. они видели 7 токующих птиц и еще одного самца – у д. Рыпушкалицы; а 8 июня 1999 одного самца отметили в окрестностях д. Тукса. Помимо этого, 7 июля 1999 г. они встретили двух кормящихся взрослых птиц у д. Верховье, а за пределами Олонецкого р-на – в северном Приладожье в 10 км от г. Сортавала – 16 июня 2003 г. нашли еще один ток из пяти птиц.

На олонецкой весенней миграционной стоянке птиц (Зимин и др., 2007) во время пеших маршрутных и автомобильных учетов птиц мы иногда встречали дупелей в утренние и дневные часы, но токов в зоне учетов не находили. Ниже приведены все регистрации этих птиц за период 1997–2020 гг. Одиночные особи были отмечены 20 мая 1997 г., 23 мая 1999 г., 9 мая 2006 г.; 27 и 29 апреля и 9 мая 2008 г., 17 мая 2009 г., 23 апреля 2014 г., 12 и 16 мая 2016 г., 26 апреля и 4, 5, 6 и 8 мая 2019 г., 18 мая 2020 г. Группа из четырех птиц встречена 11 мая 2011 г. и две особи – 2 мая 2019 г. В 2020 г. в окрестностях д. Сармяги было найдено гнездо, которое определили, как гнездо дупеля, поскольку в нем находились яйца, предельно крупные для бекаса (Артемьев, 2020). Однако после тщательного анализа видеозаписи с автоматической камеры, установленной у гнезда, выяснилось, что кладка принадлежала бекасу, а не дупелю.

В весенний период птиц встречали также на Шуйских полях под Петрозаводском. С.В. Сазонов отмечал там одиночных особей 30 апреля 1973 г., 24 мая 1984 г., 18 и 28 мая 2000 г., 5, 7 мая и 2 июня 2001 г., 4, 8 и 13 мая 2003 г., а 31 мая 1992 г. в дневное время встретил двух токующих самцов (архивные данные ИБ КарНЦ РАН). В одной из своих последних публикаций он указывал, что в 2001–2005 гг. дупель сравнительно регулярно встречался на полях и летом и, вероятно, продолжает гнездиться в этих угодьях (Сазонов, 2011).

Еще одно место вероятного гнездования этих птиц в Карелии – сельскохозяйственные угодья на юго-западном побережье Онежского оз. Там, на полях в окрестностях д. Другая река (Прионежский р-н) в 2011 г. М.К. Калинин обнаружил наиболее крупный в регионе ток, насчитывающий не менее 10 самцов. Такое число птиц он наблюдал в начале мая каждую весну до 2016 г., но позднее ток не посещал и его дальнейшей судьбы не знает.

Летом дупелей встречали также в средней и северной Карелии. П.И. Данилов в начале 1980-х гг. в первых числах августа видел одиночную птицу в Муезерском р-не в окрестностях пос. Тумба (63°14′ с.ш., 32°02′ в.д.). В сводке по птицам Кольско-Беломорского региона дупель указан как вид, эпизодически гнездящийся в западном секторе Белого моря, включая его Карельский и Поморский берега и прилегающие острова (Бианки и др., 1993). Однако подтверждений этому авторы не привели, а другие публикации XX–XXI веков содержали лишь сведения о немногочисленных встречах в этой части Белого моря одиночных птиц на осеннем пролете (Белопольский и др., 1970; Черенков и др., 2014) и единственное указание на присутствие вида во время весенней миграции в окрестностях д. Вирма в 1975 г. (Томкович, Добрынина, 1976). В летнее время одиночных птиц видели в Кемском р-не на Карельском берегу Белого моря, – 18 и 19 июля 2003 г. на низинном болоте близ оз. Моржовое (65°31′ с.ш.,

34°42′ в.д.), и вид был отнесен к числу предположительно гнездящихся на территории заказника “Сыроватка” (Сазонов, 2003). Это второе свидетельство летнего пребывания дупеля в западном секторе Белого моря, полученное после сообщения Гёбеля (1902) о находке его на Соловках.

В материалах к атласу гнездящихся птиц европейской части России вид указан как возможно гнездящийся на территории Карелии лишь в двух квадратах – в Олонецком и Пудожском р-не (Морозов, 2020). В последний квадрат он был внесен на основании упомянутой выше летней встречи 1989 г. в окрестностях оз. Водлозеро, но позднее птиц там не видели. Судя по регистрациям токующих птиц в XXI веке, в настоящее время вид гнездится в четырех квадратах: в двух – в Олонецком и в двух – в Прионежском р-не, помимо этого, встречается в окрестностях г. Сортавала и, не исключено, что и в других частях северного Приладожья.

Приведенные выше материалы показывают, что на территории Карелии область распространения дупеля представлена изолированными участками, расположенными близ побережий Ладожского и Онежского озер, а северная граница зоны его регулярного гнездования, по-видимому, не поднимается выше 62° с.ш.

Современное распространение птиц на территории Архангельской обл. остается не выясненным. В XX–XXI веках в летнее время на территории области дупеля регистрировали очень редко. В дельте Северной Двины по 1–2 птицы отмечали в середине июля 1975 и 1976 гг. (Бианки и др., 1982). Там же на пойменном лугу 6 июня 2009 г. Андреев (2012) нашел и единственное на территории области гнездо с кладкой из четырех яиц, что позволило ему отнести вид к очень редким гнездящимся птицам дельты. В региональной Красной книге дупелю присвоена категория 4 – “неопределенный по современному состоянию и категории вид” и, кроме указания этого места гнездования, никаких сведений по распространению вида не приведено (Пунанцев, 2020).

В ходе ряда многолетних исследований орнитофауны в разных частях Архангельской обл. свидетельств гнездования птиц не получено. В Онежском заливе Белого моря и на сопредельных территориях со времен Г.Ф. Гёбеля летом его ни разу не встречали (Черенков и др., 2014). Не отмечен вид в Пинежском заповеднике и его окрестностях (Рыкова, 2013). На территории Кенозерского национального парка, несмотря на наличие благоприятных местообитаний, зарегистрирована всего одна поздне-летняя встреча одиночной птицы – 11 августа 1999 г. на прибрежном лугу у п. Вершинино, Плесецкий р-н (62°05′ с.ш., 38°14′ в.д.). И хотя вид отнесен к вероятно гнездящимся птицам парка, строгого подтверждения этому получить не удалось (Хохлова и др., 2009). Летняя встреча была зарегистрирована также на территории Кожозерского заказника (Онежский р-н): 12 июня 2004 г. одиночный дупель отмечен на болоте Круглое близ урочища Кривой Пояс (62°58′ с.ш., 37°45′ в.д.) (Сазонов, 2011).

Тока дупелей на территории области находили только в Каргопольском р-не в окрестностях оз. Лача (Хохлова и др., 2009). По сообщению Т.Ю. Хохловой, местные жители сообщили ей о токе южнее д. Тихманьга (61°14′ с.ш., 38°32′ в.д.), и в первой половине дня 27 апреля 2002 г. на полях в окрестностях этой деревни она наблюдала токующего самца. Второй ток с тремя самцами она нашла утром 29 апреля 2002 г. на левом берегу р. Свидь на поле у д. Кононово (61°07′ с.ш., 38°46′ в.д.).

В атласе гнездящихся птиц европейской части России дупель указан как вероятно гнездящийся вид в четырех квадратах Архангельской обл.: один из них расположен в Плесецком р-не, два – в Шенкурском и один – в Лешуконском р-не и на территории Республики Коми. Возможное гнездование вида отмечено еще в 10 квадратах, которые находятся преимущественно в центральной части области и два квадрата – на ее северо-востоке (Морозов, 2020). Большинство из них включало поймы крупных рек: Северной Двины (5 квадратов), Онеги и Мезени (по 2) и Ваги (1 квадрат). Находки токов у оз. Лача свидетельствуют о том, что птицы встречаются и в других подходящих местообитаниях у южных границ области, но слабая изученность территории не позволяет охарактеризовать их современное распространение. Судя по приведенным данным, дупель в Архангельской обл. гнездится изолированными очагами, приуроченными к поймам крупных рек или массивам сельскохозяйственных угодий. Выраженной границы ареала не прослеживается. На западе области она, по-видимому, местами доходит до 62°–63° с.ш., по пойме Северной Двины – до Архангельска, а на границе с Республикой Коми – до 64°–65° с.ш.

В прилегающих к Архангельской обл. районах Ненецкого автономного округа северная граница ареала дупеля несколько отступила к юго-востоку. С начала XX века он перестал встречаться на п-ове Канин. Последнее упоминание о встрече предположительно этого вида на территории полуострова есть в работе Спангенберга и Леоновича (1960), которые в июне 1957 г. у р. Чижа видели кулика, “который, возможно, мог быть дупелем”. Не отмечали его и по побережью Чёшской губы, но в северной части Тиманского кряжа, в Малоземельской тундре и дельте р. Печора вид продолжает гнездиться, и наиболее западные находки токов расположены в среднем течении р. Боль-

шая Светлая (67°12′ с.ш., 49°07′ в.д.) и в бассейне р. Индига (Морозов, 2020а). С 2020 г. дупель внесен в Красную книгу Ненецкого автономного округа в категорию 4 – “неопределенные по статусу”.

В расположенной южнее Вологодской обл. дупель – обычный обитатель лугов и на гнездовании спорадично распространен по всей территории области. В конце XX века гнездовое население здесь оценивалось в 10–50 тыс. пар (Бутьев и др., 1998). В последние 30 лет на ряде модельных территорий было отмечено снижение численности птиц, в т.ч. сокращение числа токующих самцов на известных ранее токах. Однако дупель все еще остается довольно обычной луговой птицей Вологодской обл. и охранного статуса не имеет (Шитиков и др., 2007; Бутьев, Шитиков, 2008).

В настоящее время дупель сохраняет статус гнездящегося и пролетного вида в регионе, но уровень численности птиц и их распределение по территории изменились. За прошедшие 150 лет численность птиц на пролете сократилась более чем на порядок, и на известных ранее местах массовых осенних остановок на территории Ленинградской обл., Карелии и приграничных районов Финляндии вид перешел в категорию “редкие” или “очень редкие”. Исследование миграций дупелей скандинавской популяции с использованием геологгеров показали, что осенью они добирались до своих африканских зимовок всего за 1–4 беспосадочных перелета (Lindström et al., 2016). В начале миграции примерно половина птиц из района гнездования за один бросок достигала зоны Сахеля, а вторая половина после первого короткого перелета останавливалась в пределах северной Европы, обычно – на юге Скандинавского п-ова. Авторы отмечали, что данные геолокации не позволяли им фиксировать короткие перемещения птиц, и не исключали, что меченые особи перед длительным беспосадочным перелетом могли выходить за пределы своей летней территории. Если наши птицы используют подобные стратегии миграции, то, вероятно, осенние высыпки на северо-западе России формируют особи, гнездившиеся (или появившиеся на свет) в северных и северо-восточных частях региона и в ближайших окрестностях мест высыпок. В таком случае спад численности пролетных птиц на местах их традиционных остановок в Ленинградской обл., Карелии и южной Финляндии отражает сокращение гнездового населения дупеля на северной периферии его европейского ареала.

Сокращение численности дупеля на северо-западе России и в Финляндии происходило постепенно в течение XX века и шло в направлении с запада на восток. В Финляндии население птиц сократилась до критического уровня к середине XX века, в Ленинградской обл. заметный спад численности гнездящихся и пролетных птиц был отмечен в 1960–1970-е годы, в Карелии – в 1980-е. В относительно благополучном состоянии вид находится лишь на территории Вологодской обл., но и там на рубеже XX–XXI веков началось снижение численности самцов на токах. Негативные тенденции в динамике населения дупеля в регионе сохраняются и в настоящее время, и в большинстве субъектов северо-запада России он внесен в Красные книги. Усилилась фрагментация ареала, на которую с тревогой обращали внимание исследователи прошлого, и распределение птиц по территории стало более спорадичным. В наши дни актуальным остается утверждение Мензбира (1900) о том, что “уменьшение, а местами и совершенное исчезновение дупеля идет совершенно не так, как наблюдаются те же явления относительно других птиц. Сказать, что южная граница его распространения отступила далее на север, или северная далее к югу – невозможно; птица встречается и на юге, и на севере, там же где встречалась и прежде, за исключением немногих мест, но зато между этими пределами с каждым годом становится все больше таких клочков, где дупель гнездился прежде и куда теперь он залетает только на пролете”. На фоне усиливающейся фрагментации ареала началось постепенное изменение его границ, и это изменение стало хорошо заметным не только за пределами России или в ее южных регионах (Sviridova, Morosov, 2020), но, как показывают материалы этого обзора, и на севере страны. В большинстве современных публикаций границы ареала дупеля на северо-западе России очерчены примерно так же, как в сводках начала XX века (Delany et al., 2009; Лаппо и др., 2012; Калякин, 2014 и др.), хотя очертания области распространения птиц стали иными.

В XX веке прекратились летние залеты дупеля на Кольский п-ов. Сведения о регистрации птиц в этой части ареала в конце XIX века иногда подвергали сомнению (Козлова, 1962). Однако существует гипотеза, что в удаленную от основного ареала финскую Лапландию залетают и изредка там гнездятся птицы из северных районов Швеции (Lampio, 1950). В свете этой гипотезы залеты дупелей скандинавской популяции на Кольский п-ов в конце XIX века были вполне возможны, тем более что происходили они до существенного сокращения ее численности. К этим залетам, по-видимому, следует отнести и регистрацию дупеля 23 июня 1923 г. в Сид Варангере на границе Норвегии с Россией на норвежской территории современного национального парка “Пасвик” (Blair, 1936).

В летнее время вид стал реже встречаться на севере Карелии и Архангельской обл. и больше не появляется на п-ове Канин. В сопредельной

Финляндии он находится на грани исчезновения, и основные находки птиц в гнездовое время сместились в юго-восточную часть страны. Дупель спорадично населяет всю территорию Ленинградской и Вологодской областей, но к северу от их границ, – на территории Карелии и Архангельской обл. гнездится отдельными изолированными группировками. В Карелии область его распространения не поднимается выше 62° с.ш. и ограничивается угодьями, расположенными близ побережий Ладожского и Онежского озер. Исключительно редко в летнее время птицы встречаются и севернее до 65° с.ш., не исключено, что до этой широты простирается зона нерегулярного гнездования дупеля, но современные данные не позволяют с уверенностью утверждать это. В Архангельской обл. и на западе НАО ареал представлен изолированными фрагментами, расположенными в поймах крупных рек, на массивах сельскохозяйственных угодий и побережьях крупных озер. На западе области вид встречается в гнездовое время до 62°–63° с.ш., по пойме Северной Двины доходит до Архангельска, у восточной границы области – до 65°, а на западе НАО – до 67° с.ш. Обозначенные выше ориентиры лишь приблизительно очерчивают современную северную границу области распространения дупеля. Значительная часть региона до сих пор остается необследованной орнитологами, а целенаправленные поиски этих птиц проводятся редко и на ограниченных территориях.

За прошедшие полтора века численность пролетных дупелей на северо-западе России и в Финляндии снизилась более чем на порядок. В большинстве регионов существенно сократилось и гнездовое население птиц, и на фоне прогрессирующей фрагментации ареала, в его периферийной зоне они стали исчезать с ранее заселенных территорий. Утверждение Козловой (1962) о недостатке материалов по гнездованию дупеля, в связи с чем “для выяснения границ его гнездовой области приходится пользоваться во многих случаях лишь сведениями разных авторов, не подкрепленных доказательствами”, довольно точно характеризует и современную ситуацию. Тем не менее анализ литературы и накопленных фактических сведений свидетельствуют о том, что область распространения птиц на северо-западе России изменилась, и ее северная граница начала отступать к югу и юго-востоку. Недостаток данных по этому виду пока не позволяет точно указать границу его ареала, но полученные результаты дают представление об изменении ее очертаний и могут послужить отправной точкой в дальнейших исследованиях его распространения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН № FMEN-2022-0003.

Автор приносит искреннюю благодарность друзьям, коллегам и любителям птиц, поделившимся ценной информацией по дупелю: П.И. Данилову, В.Г. Высоцкому, Т.Ю. Хохловой, А.В. Кондратьеву, И.В. Ильинскому, В.М. Храброму, Д.А. Шитикову, М.К. Калинину, Н.В. Беляеву. Отдельная благодарность участникам учетов птиц на олонецкой миграционной стоянке: В.Б. Зимину, Н.В. Лапшину, В.А. Бузуну, С.А. Симонову, М.В. Матанцевой и А.О. Толстогузову.

Автор благодарен анонимному рецензенту за ценные конструктивные замечания, позволившие улучшить текст рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.А., 2012. О гнездовании куликов в устьевой области Северной Двины // Русский орнитологический журнал. Т. 21. № 809. С. 2645–2652.

Артемьев А.В., 2020. Дупель *Gallinago media* (Lath.) // Красная книга Республики Карелия. Белгород: Константа. С. 330.

Белопольский Л.О., Бианки В.В., Коханов В.Д., 1970. Материалы по экологии куликов Белого моря // Труды Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 8. Мурманск. С. 3–84.

Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В., 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русский орнитологический журнал. Т. 2. № 4. С. 491–586.

Бианки В.В., Краснов Ю.В., Сорокин В.Е., 1982. Дополнительные сведения о куликах Белого моря // Орнитология. Вып. 17. М.: Изд. МГУ. С. 159.

Бианки В.Л., 1902. Орнитологические материалы экспедиции для научно-промыслового исследования Мурмана 1899–1901 // Ежегодник Зоол. музея Имп. Академии наук. Т. 7. СПб. С. 263–273.

Бианки В.Л., 1922. Распространение птиц в северо-западной части Европейской России // Ежегодник Зоол. музея Российской Акад. Наук. Т. 23. № 2. Петербург. С. 97–128.

Бихнер Е.А., 1884. Птицы С.-Петербургской губернии. Материалы, литература и критика // Труды С.-Пб. общ. естествоиспытателей Т. 14. Вып. 2. С. 361–624.

Благовещенский С., 1910. Прилет и высыпки дупелей // Охотничий вестник. № 15. М. С. 233–236.

Бутурлин С.А., 1902. Кулики Российской империи. Вып. 1. Тула: Типо–литография Е.И. Дружининой. 67 с.

Бутьев В.Т., Лебедева Е.А., Шитиков Д.А., 1998. О численности гнездящихся куликов Вологодской области // Гнездящиеся кулики Восточной Европы – 2000. М. С. 18–23.

Бутьев В.Т., Шитиков Д.А., 2008. О некоторых редких птицах Вологодской области // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. М.: Изд. МПГУ. С. 219–225.

Высоцкий В.Г., 2016. Изучение вальдшнепа на северо-западе России в 2015 году // Информ. материалы рабочей группы по куликам Северной Евразии. № 29. М. С. 29–31.

Гёбель Г.Ф., 1902. Материалы по орнитологии Лапландии и Соловецких островов // Труды Импер. С.-Пб. общ. естествоиспытателей Отд. зоол. и физиол. Т. 33. Вып. 2. С. 97–137.

Гёбель Г.Ф., 1909. Наша Лапландия. С-Пб.: Комитет для помощи поморам Русского Севера. Корректурный экземпляр. 275 с. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 18.03.2021. Режим доступа: https://www.kolamap.ru/library/1909_gebel_.html

Головань В.И., 2018. Дупель *Gallinago media* (Latham, 1787) // Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус. С. 425–426.

Григорьев С.Г., 1929. Полуостров Канин. Т. 1. М.: Изд. Ассоц. науч.-иссл. институтов при Физ.-Мат. факультете 1 МГУ. 472 с.

Данилов П.И., 1969. Состояние численности некоторых Бекасовых (дупель, вальдшнеп) в Карелии по данным учета на осеннем пролете // Орнитология в СССР. Материалы пятой Всесоюз. орнитол. конф. Ашхабад. С. 184–186.

Житков Б., Бутурлин С., 1901. По Северу России // Землеведение. Кн. 3–4. М. С. 29–206.

Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Тюлин А.Р., 2007. Олонецкие весенние скопления птиц. Общая характеристика. Гуси. М.: Наука. 299 с.

Ильинский И.В., 2002. Дупель *Gallinago media* (Lath.) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. СПб.: Мир и семья. С. 386–387.

Ильинский И.В., Кондратьев А.В., 2004. Опыт применения скандинавско–прибалтийской методики поиска токов дупеля *Gallinago media* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 13. № 264. С. 569–571.

Иовченко Н.П. (ред.), 2012. Экосистемы заказника “Раковые озера”: история и современное состояние // Труды СПб. общества естествоиспытателей. Сер. 6. Т. 6. СПб.: Изд. СПб. ун-та. 300 с.

Калякин М.В. (ред.), 2014. Полный определитель птиц европейской части России. Ч. 2. М.: ООО Фитон XXI. 288 с.

Кесслер К.Ф., 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении // Приложение к трудам I съезда естествоиспытателей. СПб. 144 с.

Ковалев В.А., Кудашкин С.И., Олигер Т.И., 1996. Кадастр позвоночных животных Нижнесвирского заповедника. (Аннотированные списки видов). СПб. 43 с.

Козлова Е.В., 1962. Ржанкообразные. Подотряд Кулики // Фауна СССР. Птицы. Т. 2. Вып. 1. Ч. 3. М.–Л.: Изд АН СССР. 436 с.

Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е., 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М.: УФ Офсетная печать. 448 с.

Майнов В., 1877. Поездка в Обонежье и Корелу. СПб.: Тип. В. Демакова. 318 с.

Мальчевский А.С., 1989. Об охране птиц в Ленинградской области // Наша охота. Л. С. 174–184.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 1. Л.: Изд. ЛГУ. 480 с.

Мензбир М.А., 1900. Охотничьи и промысловыя птицы Европейской России и Кавказа. Т. 1. М.: Типо–литография товарищества И.Н. Кушнерев и Ко. 343 с.

Михалева Е.В., Сазонов С.В., Медведев Н.В., Лапшин Н.В., Зимин В.Б., 2000. Птицы // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Заонежский полуостров. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 279–301.

Морозов В.В., 2020. Дупель *Gallinago media* // Атлас гнездящихся птиц европейской части России (ред.–сост. М.В. Калякин, О.В. Волцит). М.: Фитон XXI. С. 347–349.

Морозов В.В., 2020а. Дупель *Gallinago media* (Latham, 1787) // Красная книга Ненецкого автономного округа. Белгород: Константа. С. 336–337.

Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И., 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья (Труды Биол. НИИ ЛГУ № 32) Л.: Изд. Ленингр. Ун-та. С. 3–86.

Петров К.М., 1881. Краткое описание Олонецкой губернии (Родиноведение). Петрозаводск: Губерн. типография. 33 с.

Плеске Ф.Д., 1887. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова // Зап. Импер. Акад. Наук. Т. 56. Прил. 1. СПб.: Изд. Импер. Акад. Наук. С. 1–536.

Пунанцев Е.А., 2020. Дупель *Gallinago media* (Latham, 1787) // Красная книга Архангельской области. Архангельск: Сев. (Арктич.) федер. ун-т. С. 417–418.

Рыбников П.Н., 1866. Материалы для изучения рыболовства и охоты в Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1866 год. Ч. 2. Изд. Олонец. губерн. статистического комитета. С. 39–68.

Рыкова С.Ю., 2013. Птицы Беломорско-Кулойского плато. Архангельск. 186 с.

Сазонов С.В., 2003. Птицы // Материалы инвентаризации природных комплексов и научное обоснование ландшафтного заказника “Сыроватка”. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 60–67.

Сазонов С.В., 2004. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: Исторические и ландшафтные факторы формирования. М.: Наука. 391 с.

Сазонов С.В., 2011. Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 502 с.

Спангенберг Е.П., Леонович В.В., 1960. Птицы северо–восточного побережья Белого моря // Труды Кандалакшского заповедника. Вып. 2. Мурманск. С. 213–336.

Томкович П.С., Добрынина И.Н., 1976. Некоторые данные по весеннему пролету птиц на Белом море // Материалы IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс. С. 259–261.

Хохлова Т.Ю., 1993. Отряд Ржанкообразные – Charadriiformes // Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 55–93.

Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., 1999. Птицы охотничьих (зоологических) заказников Карельского Прибеломорья и их окрестностей // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. (Оперативно–информационные материалы). Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 88–105.

Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Яковлева М.В., 2000. Заонежский полуостров. Птицы. Общая характеристика орнитофауны// Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территориях Заонежского полуострова и северного Приладожья. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 133–148.

Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В., Артемьев А.В., 2009. Птицы Кенозерского национального парка (Неворобьиные – Nonpasserine) // Учен. записки Петрозаводск. ун-та. Сер. естественные и технические науки. Т. 5 (99). С. 32–47.

Храбрый В.М., Кондратьев А.В., 2004. Дупелиный ток "Ручей Кородыньк" ЛГ–020 // КОТР Европейской России. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 10.03.2021. Режим доступа: http://www.rbcu.ru/kotr/lg020kv1.php

Храбрый В.М., 2016. Охотничьи животные Ленинградской области. СПб.: Изд. СПб. ун-та. 328 с.

Храбрый В.М., Веселкин А.Г., 2018. Квадрат 36VWM2 Ленинградская область // Ежегодник Программы "Птицы Москвы и Подмосковья". Вып. 11. С. 111–116.

Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М., 2014. Птицы Соловецких островов и Онежского залива Белого моря (1983–2013). Архангельск. 384 с.

Шитиков Д.А., Федчук Д.Е., Федотова С.Е., Гагиева В.Ш., 2007. Орнитофауна национального парка // Научно-практическая конференция, посвященная 15-летию национального парка "Русский Север". Кириллов. С. 44–51.

Яковлева М.В., Сухов А.В., 2020. Птицы заповедника "Кивач" и его окрестностей. Петрозаводск: Форевер. 383 с.

Alston E.R., Harvie Brown J.A., 1873. Notes from Archangel // Ibis. V. 15. Iss. 1. P. 54–73.

Backman H., 1886. Anteckningar om foglarne uti Salmis härad // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. 15. S. 44–50.

Blair H.M.S., 1936. The Birds of East Finmark. Part III // Ibis. V. 78. Iss. 4. P. 651–674.

Cramp S. (Ch. Ed.)., 1983. Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. V. III. Waders to Gulls. Oxford – London – New York: Oxford University Press. 913 p.

Delany S., Scott D.A., Dodman T., Stroud D.A. (eds), 2009. An atlas of wader populations in Africa and western Eurasia. Wageningen: Wetlands international. 524 p.

Ekblom R., Saether S.A., Jacobsson P., Fiske P., Sahlman T., Grahn M., Kålås J.A., Höglund J., 2007. Spatial pattern of MHC class II variation in the great snipe (*Gallinago media*) // Molecular Ecology. V. 16. № 7. P. 1439–1451.

Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A., Liukko U.–M. (eds), 2019. Suomen lajien uhanalaisuus 2019 – Punainen kirja (The 2019 Red List of Finnish Species). Helsinki: Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. 704 p.

Iljinsky I.V., Golovan V.I., Kondratyev A.V., 2006. Great Snipe (*Gallinago media* Latham, 1787) in the Leningrad region: modern state and notes on ecology // Ornis Karelica. V. 30. P. 38–41.

Ingelög T., Andersson R., Tjernberg M. (eds), 1993. Red Data Book of the Baltic Region. Part 1. Lists of threatened vascular plants and vertebrates. Uppsala. 97 p.

Järvinen O., Koskimies P., 1990. Dynamics of the status of threatened birds breeding in Finland 1935–1985 // Ornis Fennica. V. 67. № 3. P. 84–97.

Kålås J.A., Kuresoo A., Luigujõe L., Svartaas S.L., 1997. Morphometrical comparison between Estonian and Norwegian Great Snipes (*Gallinago media*) // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology and Ecology. V. 46. P. 115–122.

Kålås J.A., 2004. International single species action plan for the conservation of the Great Snipe *Gallinago media*. AEWA Technical Series. № 5. Bonn. 42 p.

Kontiokorpi J., 2006. Uudemmat suomalaiset Heinäkurppahavainnoit Luoteis–Venajnalla // Ornis Karelica. V. 30. P. 39.

Korniluk M., Białomyzy P., Grygoruk G., Kozub Ł., Sielezniew M., Świętochowski P., Tumiel T., Wereszczuk M., Chylarecki P., 2021. Habitat selection of foraging male Great Snipes on floodplain meadows: importance of proximity to the lek, vegetation cover and bare ground // Ibis. V. 163. Iss. 2. P. 486–506.

Kotiranta H., Uotila P., Sulkava S., Peltonen S.–L. (eds), 1998. Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki. 351 p.

Lampio T., 1950. On the occurrence of the Great Snipe (*Capella media*) in Finland // Ornis Fennica. V. 27. № 1–2. P. 31–38.

Lindström Å., Alerstam T., Bahlenberg P., Ekblom R., Fox J.W., Råghall J., Klaassen R.H.G., 2016. The migration of the Great Snipe *Gallinago media*: intriguing variations on a grand theme // Journal of Avian Biology. V. 47. № 3. P. 321–334.

Mela A.J., Kivirikko K.E., 1909. Suomen Luurankoiset Porvossa: Werner Söderström Osakeyhtiö. 568 p.

Merikallio E., 1929. Äyräpäänjärven. Helsinki: Otava. 202 s.

Merikallio E., 1958. Finnish birds, their distribution and numbers // Societas pro Fauna et Flora Fennica. Fauna Fennica. V. 5. P. 3–181.

Mewes W., 1886. Ornithologische Beobachtungen grossentheils im Sommer 1869 auf einer Reise im Nordwestlichen Russland gesammelt // Ornis. Internationale Zeitschrift fur die gesamte Ornithologie. Jg. 2. Wien–London. S. 1–108.

Paatela J., 1947. Laatokan itärannikon linnustosta // Ornis Fennica. V. 24. № 3–4. P. 93–105.

Palmgren R., 1902. Anteckningar gjorda under en ornitologisk resa till Lunkulansaari och Mantsinsaari i Salmis socken // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. 28. S. 52–72.

Pearson H.J., 1896. Notes on Birds observed in Russian Lapland, Kolguev, and Novaya Zemlya, in 1895 // Ibis. V. 38. Iss. 2. P. 199–225.

Pearson H.J., 1904. Three summers among the birds of Russian Lapland. London: R.H. Porter. 216 p.

Raitasuo K., 1946. Käppäselän linnustosta // Annales zoologici Societatis zoologicae–botanicae Fennicae Vanamo. V. 12. № 11. P. 3–19.

Saether S.A., Fiske P., Kalas J.A., Kuresoo A., Luigujoe L., Piertney S.B., Sahlman T., Höglund J., 2007. Inferring local adaption from Qst–Fst comparisons: neutral genetic and quantitative trait variation in European populations of Great Snipe // Journal of Evolutionary Biology. V. 20. № 4. P. 1563–1576.

Saurola P., Valkama J., Velmala W., 2013. Suomen Rengastusatlas. Osa I. Helsinki: Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö. 552 s.

Schulman Hj., 1882. Ornitologiska iakttagelser under en resa i Östra Karelen sommaren 1880 // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. 9. P. 1–38.

Seebohm H., 1882. Notes on the Birds of Archangel // Ibis. V. 24. Iss. 3. P. 371–386.

Seebohm H., 1901. The birds of Siberia. A record of a naturalist's visits to the valleys of the Petchora and Yenesei. London: J. Murray. 512 p.

Sievers R., 1878. Ornitologiska anteckningar under resor i guvernementet Olonets, somrarne 1875 och. 1876 // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. 2. P. 73–111.

Sviridova T.V., Morosov V.V., 2020. Great Snipe *Gallinago media* // European Breeding Bird Atlas 2. Distribution, Abundance and Change. Barcelona: EBCC, Lynx Edicions. P. 328–329.

Väisänen R., Lammi E. Koskimies P., 1998. Muuttuva Pesimälinnusto. Helsingissä. 567 p.

Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A., 2011. The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 21.03.2021. Режим доступа: http://atlas3.lintuatlas.fi/english

von Bonsdorff A., 1889. Ornitologiska iakttagelser, gjorda hufvudsakligast inom Salmis socken om väre 1881 // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. S. 24–43.

Walleen M., 1889. Ornitologiska iakttagelser, gjorda under våren och sommaren 1886 på Karelska näset // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. 15. S. 129–153.

CHANGES IN THE DISTRIBUTION AND STATUS OF THE GREAT SNIPE (*GALLINAGO MEDIA*, CHARADRIIFORMES, SCOLOPACIDAE) IN THE NORTHWEST OF RUSSIA OVER THE PAST 150 YEARS

A. V. Artemyev*

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

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

The distribution and abundance of the Great Snipe in northwestern Russia and the neighbouring Finland over the last 150 years is summarized. In the 20th century, the abundance of these birds dropped from west to east in this part of their distribution range. The Finnish population declined to a critical level by the mid-20th century, *vs*. a noticeable abundance decrease in the Leningrad Region in the 1960s and 1970s, *vs*. the same in the Republic of Karelia, Russia in the 1980s. Currently, the Great Snipe retains the status of a species breeding and migrating in the region, but its distribution goes on shrinking and disintegrating, with its northern range limit shifting to the south and southeast. At present, the Great Snipe occurs sporadically throughout the Leningrad and Vologda regions, but to the north, in the Republic of Karelia and the Arkhangelsk Region, it breeds in separate isolated groups. In the Republic of Karelia, the range limit has retreated from 63° to 62° N, presently being restricted to areas located near the coasts of Lake Ladoga and Lake Onega. In the breeding period, the birds occasionally occur up to 62° or 63° N in the west of the Arkhangelsk Region, along the Northern Dvina valley reaching the city of Arkhangelsk, attaining up to 65° N at the eastern border of that region, and spreading up to 67° N in the west of the Nenets Autonomous Okrug. The lack of data does not allow us to specify the exact range limits of the species, but the results obtained can serve as a starting point for further research into its distribution.

Keywords: Great Snipe, *Gallinago media*, northern range limit, population dynamics

EDN: JOVYDA
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 568–580

УДК 591.556.223:575.222.5:599.323.4

ОСОБЕННОСТИ АГОНИСТИЧЕСКОГО И МАРКИРОВОЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ У САМЦОВ ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS*) РАЗНЫХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ СОЦИАЛЬНОЙ ИЕРАРХИИ

© 2022 г. М. А. Клещев[a], *, А. В. Осадчук[a], Л. В. Осадчук[a]

[a]*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, 630090 Россия*

**e-mail: max82cll@bionet.nsc.ru*

Поступила в редакцию 28.01.2021 г.
После доработки 03.03.2021 г.
Принята к публикации 09.04.2021 г.

Известно, что способность животного к социальному доминированию в сообществе зависит от комплекса поведенческих и физиологических особенностей, которые могут предопределяться генотипом. Однако значение каждой из этих особенностей доминантного ранга остается неясным, особенно при изменении средовых условий формирования иерархии. Важнейшими факторами, определяющими паттерны поведения самцов при формировании социальной иерархии, являются степень освоения участка обитания и наличие полового партнера. При использовании парадигмы "резидент–интрудер" изучены особенности обонятельных контактов, агонистического и маркировочного поведения при парном ссаживании самцов лабораторных мышей двух инбредных линий в экспериментальной модели формирования социальной иерархии. В работе использовали половозрелых (возраст 90 дней) самцов мышей инбредных линий PT и CBA/Lac и самок инбредной линии DD/He без предварительного сексуального опыта. К самцу-резиденту, которого предварительно помещали с самкой линии DD/He в экспериментальную клетку на двое суток для освоения территории, подсаживали самца-интрудера другой линии. После этого в течение первых 30 мин после формирования группы наблюдали за агонистическим поведением самцов. Кроме того, оценивали маркировочную активность самцов до формирования социальной группы и в период установления доминантно-субординантных отношений. Предварительное освоение самцом территории увеличивало агрессивность и вероятность доминирования у животных обоих генотипов. Однако вне зависимости от степени освоенности территории самцы линии PT демонстрировали больше наступательных атак и чаще становились доминантами, чем самцы линии CBA/Lac. Генетические различия по маркировочной активности самцов не были ассоциированы с таковыми по социальному доминированию. Результаты исследования свидетельствуют о том, что у самцов инбредных линий мышей генетически детерминированная способность к социальному доминированию связана в первую очередь с генетическими различиями по агонистическому поведению, а не с уровнем маркировочного поведения, вне зависимости от степени освоения территории.

Ключевые слова: социальное доминирование, инбредные линии мышей, агонистическое поведение, обонятельное поведение, маркировочное поведение, модель резидент–интрудер

DOI: 10.31857/S0044513422030060

Социальное доминирование, или социальная иерархия, – это система взаимоотношений между особями в социальной группе, когда доминирующие особи, одерживая победу в социальном конфликте, получают преимущество в доступе к лимитирующим ресурсам среды по сравнению с подчиненными (Панов, 2010). В качестве лимитирующих ресурсов могут выступать пища, удобные участки обитания, половой партнер и некоторые другие ресурсы. Организация сообщества на основе социальной иерархии наблюдается у синантропных домовых мышей при определенных условиях существования, например при повышении плотности популяции (Котенкова, Мунтяну, 2007) или в искусственных группировках (Соколов и др., 1990). Социальная иерархия описана и у других видов животных (Wilson, 2000; Sapolsky, 2005; Neumann et al., 2011), хотя следует отметить, что социальная структура сообществ млекопитающих очень разнообразна, зависит от ряда экологических факторов (Громов, 2017) и социальное доминирование не является универсальным феноменом.

Социальный ранг особи связан с рядом поведенческих и физиологических параметров. Доми-

нантные животные, по сравнению с подчиненными, более агрессивны, часто имеют более низкий уровень кортикостероидов (Creel, 2001), повышенный уровень тестостерона, больший вес (Sneddon et al., 2011), более высокое качество сперматозоидов (Koyama, Kamimura, 1999). Доминанты, как правило, лучше размножаются, чем низкоранговые особи (Ellis, 1995).

Установление доминантно-субординантных отношений в сообществе животных может модифицировать поведение особей и влиять на состояние их здоровья (Sapolsky, 2005; Bartolomucci, 2007). Важность феномена социального доминирования для установления этологической структуры популяции, а также влияние социального ранга на здоровье индивида делают актуальным изучение генетических и средовых факторов, предопределяющих его социальное положение в сообществе, однако генетическим аспектам этой проблемы уделяется мало внимания. Имеются лишь единичные публикации, посвященные генетике социального доминирования. В экспериментах, проведенных исследовательским коллективом А.В. Осадчука (Осадчук, 1990), самцы мышей определенных инбредных линий чаще становились доминантами, чем мыши других линий. В дальнейшем был проведен детальный анализ поведения при установлении и поддержании социальной иерархии у лабораторных мышей с использованием этологической модели социального доминирования в “минимальном социуме” (Брагин и др., 2006; Клещев и др., 2013). Данная экспериментальная модель состояла из двух самцов разных инбредных линий, проживающих в одной и той же экспериментальной клетке от 5 до 30 дней. Установлено, что число элементов агонистического поведения максимально в первые 20 мин после ссаживания животных, когда происходит формирование иерархии, а затем этот показатель (число элементов) снижается. На протяжении всего времени существования группы сохраняется асимметрия по агонистическому поведению, когда доминанты проявляют агрессивное поведение, а субординанты – субмиссивное поведение (Брагин и др., 2006; Осадчук и др., 2009; Клещев и др., 2013). Данная экспериментальная модель полностью воспроизводит временной паттерн поведения при формировании и поддержании социальной иерархии, описанный ранее у домовых мышей (Соколов и др., 1990), а также физиологические и репродуктивные последствия социального доминирования (Осадчук и др., 2010; Гуторова и др., 2012; Клещев, Осадчук, 2014). Было показано, что в большинстве пар социальный ранг устанавливается в течение первых 20 мин после формирования группы и в дальнейшем не изменяется длительное время (Брагин и др., 2006; Koolhaas et al., 2013). Таким образом, период формирования иерархии имеет важнейшее значение для установления иерархической структуры группы.

В экспериментах с использованием описанной выше модели социальной иерархии было показано, что самцы инбредных линий BALB/cLac и PT оказались более агрессивными при установлении доминантно-субординантных отношений и значительно чаще становились доминантами по сравнению с самцами инбредной линии CBA/Lac (Осадчук и др., 2009). Сходная закономерность была установлена для самцов мышей инбредных линий PT и CBA/Lac в пубертатном возрасте (Клещев и др., 2013). Таким образом, у мышей генетические особенности паттерна агрессивного поведения при формировании социальной иерархии в значительной мере обусловливают генетические различия в способности к социальному доминированию. Данный результат представляется вполне логичным, поскольку известно, что у домовых мышей социальная иерархия устанавливается в результате агрессивных столкновений между самцами (Кроукфорт, 1970; Соколов и др., 1990). Генетические различия по агрессивному поведению самцов домовых мышей хорошо документированы (Maxon, Canastar, 2003). Однако способность к социальному доминированию может предопределяться и другими особенностями поведения и нервной системы, в частности маркировочной активностью (Drickamer, 2001) и типом высшей нервной деятельности (Соколов и др., 1990).

Кроме того, способность к социальному доминированию и поведение при формировании социальной группы могут в значительной степени зависеть от средовых условий формирования иерархии (Williamson et al., 2017). Согласно результатам более ранних исследований предварительное освоение территории усиливает агрессивность самцов-резидентов. В частности, у диких домовых и лабораторных мышей самец-резидент интенсивно атакует самца-интрудера (Золотарев, 1978; Koolhaas et al., 2013). В этой ситуации присутствие самки усиливает агрессивность самцов (Hayashi, Tomihara, 2000). Для интрудеров обычно характерны относительно низкий уровень агрессии, повышенная частота проявления субмиссивного поведения и высокий уровень стресса (Martinez et al., 1998). Таким образом, предварительное знакомство с территорией может способствовать достижению высокого социального ранга (Шилов, 1991). Конкуренция за обладание участком обитания может существенно модифицировать наследственно обусловленные свойства нервной системы и поведения, влияющие на способность к социальному доминированию, такие как устойчивость к социальному стрессу (Шилов, 1991), маркировочное поведение (Hurst, Beynon, 2004), агрессивность (Koolhaas et al., 2013).

У многих видов животных, в том числе и у домовых мышей, хемокоммуникационные механизмы играют ведущую роль в поддержании пространственно-этологической структуры популяции. Известно, что домовые мыши интенсивно маркиру-

ют свою территорию мочевыми метками, которые представляют собой маленькие капельки и полоски мочи, оставляемые на субстрате. Запаховые метки предоставляют разнообразные сведения о животном, оставившем метку: вид, пол, индивидуальную идентичность, состояние здоровья, обеспеченность ресурсами и местонахождение на территории (Hurst, Beynon, 2004; Arakava et al., 2008). Маркировка участка обитания мочой является важным паттерном поведения, которое необходимо для демонстрации социального статуса самца (Hurst, 1990, 1993). Самцы-резиденты интенсивно маркируют свою территорию мочевыми метками и тем самым могут оказывать ольфакторное влияние на интрудера. Самец, доминирующий на определенной территории и успешно защищающий свой участок обитания от вторжения других животных, оставляет значительно больше запаховых меток, в большем числе мест, чем интрудеры или подчиненные животные, и эти метки более свежие. Кроме того, моча домовых мышей содержит химические сигналы, которые также несут информацию о социальном статусе и конкурентоспособности владельца территории и могут модифицировать поведение других животных (Hurst, Beynon, 2004). Таким образом, высокий уровень маркировочной активности самца может существенно повысить его шансы стать доминантом, в особенности при защите уже освоенной территории.

Однако данные о генетических различиях по способности к доминированию в экспериментальной модели социальной иерархии были получены на “нейтральной арене”, когда животных помещали в незнакомую экспериментальную клетку. Остается неясным, в какой степени генетические различия по способности к социальному доминированию могут быть модифицированы территориальным статусом самца (резидент или интрудер). Эта информация необходима для адекватной интерпретации данных о генетической регуляции способности к социальному доминированию, поскольку в природных условиях формирование социальных групп и перестройка их структуры происходят не на “нейтральной арене”, а на территориях, уже освоенных другими животными.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы изучить особенности агонистического и маркировочного поведения у самцов мышей разных генотипов во время формирования социальной иерархии при различном территориальном статусе самца, в частности в положении резидента (при защите своей территории) и в положении интрудера (при конкуренции за территорию, занятую другим самцом). Для этого проводили наблюдения за агрессивным и субмиссивным поведением резидентов и интрудеров инбредных линий PT и CBA/Lac при формировании социальной иерархии и оценивали маркировочную активность самцов этих линий. Дополнительно подсчитывали число назо-назальных и назо-аногенитальных контактов, поскольку обонятельные контакты являются важным средством хемокоммуникации у грызунов (Громов, 2008; Arakava et al., 2011).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Животные и экспериментальные процедуры

В работе использовали половозрелых (возраст 90 дней) самцов мышей инбредных линий PT и CBA/Lac и самок инбредной линии DD/He без предварительного сексуального опыта. Все животные были выращены в стандартных условиях вивария Института цитологии и генетики СО РАН. Репродуктивные группы для разведения животных формировали из одного самца и 2–3 самок. День родов считали первым днем жизни потомства. В возрасте 2-3 дней размер помета выравнивали таким образом, чтобы в нем оставалось 3–7 детенышей. В возрасте 1 мес молодых особей отсаживали от родителей и формировали однополые группы. Каждую такую группу, которая состояла из 4–6 самцов, содержали в стандартной пластиковой клетке до начала эксперимента. В помещениях, где содержали животных и проводили эксперимент, поддерживались стандартная температура (+22°C) и неинвертированный световой режим (ночь/день 12/12 ч). Воду и пищу предоставляли животным без ограничения.

Перед рассадкой в экспериментальные группы всех самцов содержали в изоляции в течение 4 сут для снятия эффектов групповых взаимодействий. После периода одиночного содержания самца линии PT или CBA/Lac (резидента) помещали с самкой линии DD/He в чистую металлическую экспериментальную клетку размером 45 × 15 × 10 см. Клетка была разделена непрозрачными пластиковыми перегородками на три отсека – два боковых и один центральный. Каждая перегородка имела отверстие внизу, которое служило лазом. В экспериментальной клетке самец-резидент и самка находились двое суток, в течение которых они осваивали экспериментальную клетку. После этого к ним подсаживали самца-интрудера другой инбредной линии (PT или CBA/Lac), которого до подсаживания содержали в аналогичной экспериментальной клетке без самки и других самцов. Партнеров подбирали таким образом, чтобы различия в массе тела у них были минимальны. В 54 парах резидентами были самцы инбредной линии PT, а интрудерами – самцы CBA/Lac. В 57 парах резидентами были самцы линии CBA/Lac, а интрудерами – самцы линии PT.

Все экспериментальные процедуры выполнены с соблюдением правил, изложенных в директивах европейского сообщества (86/669/EEC) и Хельсинской декларации по защите позвоночных животных, используемых для лабораторных целей.

Социальное доминирование, агонистическое поведение и обонятельные контакты

Сразу же после помещения интрудера в клетку самца-резидента начинали наблюдения за поведением обоих самцов, которые продолжались в течение последующих 30 мин. Все поведенческие тесты записывали на видеокамеру и в дальнейшем подсчитывали суммарное число элементов агонистического поведения и обонятельных контактов у каждого самца за 30 мин теста во время формирования социальной иерархии. У мышей социальная иерархия устанавливается между самцами в ходе агонистических столкновений и социальный статус животного проявляется в специфических элементах агрессивного и субмиссивного поведения (Grant, Mackintosh, 1963; Benton, 1980; Соколов и др., 1990; Брагин и др., 2006). К агрессивному поведению мы относили наступательные атаки, оборонительные атаки (атака самца в ответ на нападение оппонента) и сигналы угрозы (быстрая вибрация хвостом – tail rattling). Поскольку число оборонительных атак самца зависит от числа наступательных атак партнера, то для оборонительных атак рассчитана доля ответных атак самца от наступательных атак партнера (%). К субмиссивному поведению относили бегство от оппонента (“убегания”) и специфические вертикальные позы подчинения. Так же подсчитывали число назо-назальных (обнюхивание носовой области партнера) и назо-аногенитальных (обнюхивание области гениталий и ануса партнера) контактов. Социальный ранг каждому самцу присваивали на основании асимметрии в проявлении агрессивного и субмиссивного поведения. После проведения наблюдений самцы находились в той же экспериментальной клетке в течение 5 дней. Сохранение социального ранга каждого животного контролировали по асимметрии в проявлении агрессивного и субмиссивного поведения, наблюдая за животными 3 раза в день по 20 мин на протяжении всего времени существования группы. В статье приведены данные по поведению самцов мышей в первые 30 мин после формирования группы (период формирования социальной иерархии).

Маркировочное поведение

В данном эксперименте маркировочную активность самцов оценивали дважды.

Первый тест (выявление базальной маркировочной активности) проводили за сутки до подсаживания интрудера к резиденту. До первого маркировочного теста резидентов в течение суток содержали с самкой линии DD/He, а будущих интрудеров содержали поодиночке. Второй тест проводили на четвертый день после подсаживания интрудера к резиденту для выявления маркировочной активности самцов мышей в условиях сложившихся иерархических отношений.

Все маркировочные тесты проходили в тех же экспериментальных клетках, где проживали самцы. Для этого из каждой экспериментальной клетки удаляли самку и подстилку и ставили вместо двух перегородок одну сплошную перегородку по центру клетки, которая делила ее на два отсека. В каждой экспериментальной клетке в первом маркировочном тесте (до формирования социальной группы) самца оставляли в одном из двух отсеков клетки, при пустующем втором отсеке. Во втором маркировочном тесте экспериментальную клетку разделяли непрозрачной пластиковой перегородкой на два отсека и каждого самца помещали в свой отсек. На пол клетки помещали хроматографическую бумагу толщиной 1 мм (Whatman Paper Ltd) размером 22.5 × 15.0 см. Каждый маркировочный тест длился 1 ч. После проведения маркировочного теста возвращали самку и подстилку в клетку, перегородки с лазами устанавливали на место. Маркировочную активность каждого самца оценивали по числу мочевых меток, оставленных на хроматографической бумаге, которые подсчитывали при ультрафиолетовом освещении (Desjardins et al., 1973).

Статистическая обработка результатов

Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета компьютерных программ Statistica (версия 6.0). Уровень (частоту) социального доминирования выражали в виде доли (%) доминантных самцов данной инбредной линии. Анализ сопряженности уровня доминирования в зависимости от территориального статуса у самцов двух инбредных линий проведен на основе точного критерия Фишера. Достоверность различий в краевых (маргинальных) частотах доминирования в зависимости от генотипа линий и территориального статуса оценивали методом χ^2. Проверку данных на нормальность распределения проводили по критерию Колмогорова-Смирнова. Поскольку для всех показателей распределение данных достоверно отличалось от нормального распределения, для сравнения групп использовали непараметрический критерий Манна–Уиттни. Данные представлены как средняя арифметическая и ее ошибка (Mean ± SEM).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Уровень социального доминирования

Социальный ранг у самцов во всех исследованных парах устанавливался в течение 30 мин после их формирования и не менялся на протяжении всего времени существования групп (5 дней).

Анализ таблицы сопряженности (2 × 2) частоты доминирования в зависимости от территориального статуса у самцов двух инбредных линий при формировании социальной иерархии (табл. 1), про-

Таблица 1. Сопряженность частоты доминантов и территориального статуса у самцов двух инбредных линий при формировании социальной иерархии

Частота доминантов (доля от общего числа самцов, %)	Территориальные условия содержания		Всего доминантов
	резидент	интрудер	
В инбредной линии РТ	$n = 53$ 47.75	$n = 29$ 26.13	$n = 82$ 73.87
В инбредной линии СВА/Lac	$n = 28$ 25.23	$n = 1$ 0.90	$n = 29$ 26.13
Всего доминантов	$n = 81$ 72.97	$n = 30$ 27.03	$\boldsymbol{n = 111}$ **100**

веденный на основе точного критерия Фишера, выявил высокодостоверные ($p < 0.0003$) связи между генотипом самца и его территориальным статусом. Особенно ярко это проявилось у самцов линии СВА/Lac, которые, будучи в положении интрудера, оказались практически полностью неспособными стать доминантами (всего 1 случай из 54). Вместе с тем анализ краевых (маргинальных) частот доминирования выявил существенные генотипические различия ($\chi^2_{(1)} = 25.31$, $p < 0.0001$): самцы линии РТ почти в 3 раза чаще становились доминантами по сравнению с самцами линии СВА/Lac. Также четко была выражена ожидаемая зависимость от территориальных условий ($\chi^2_{(1)} = 23.43$, $p < 0.0001$). В среднем резиденты более чем в 2.5 раза чаще занимали доминантный ранг, чем интрудеры. Таким образом, самцы линии РТ, в отличие от самцов линии СВА/Lac, проявляли свою высокую способность занимать доминантный ранг в социальной иерархии вне зависимости от своего территориального статуса.

Агонистическое поведение

Данные по подчиненным самцам-резидентам линии РТ и доминирующим самцам-интрудерам линии СВА/Lac не приведены в статье, поскольку в этих группах представлено только по одному самцу.

У самцов-резидентов инбредной линии РТ число наступательных атак было достоверно выше ($p < 0.01$), чем у резидентов линии СВА/Lac (рис. 1). На чужой территории число наступательных атак у субординантов РТ было также выше, чем у субординантов СВА/Lac ($p < 0.01$).

Число наступательных атак у доминантов РТ на чужой территории было достоверно ниже, чем на своей территории ($p < 0.01$). У субординантов линии СВА/Lac территориальные условия не влияли на число наступательных атак. Число наступательных атак у субординантов РТ и СВА/Lac было достоверно меньше, чем у доминантов ($p < 0.01$).

На освоенной территории доминанты линии РТ достоверно чаще ($p < 0.01$) оборонялись в ответ на

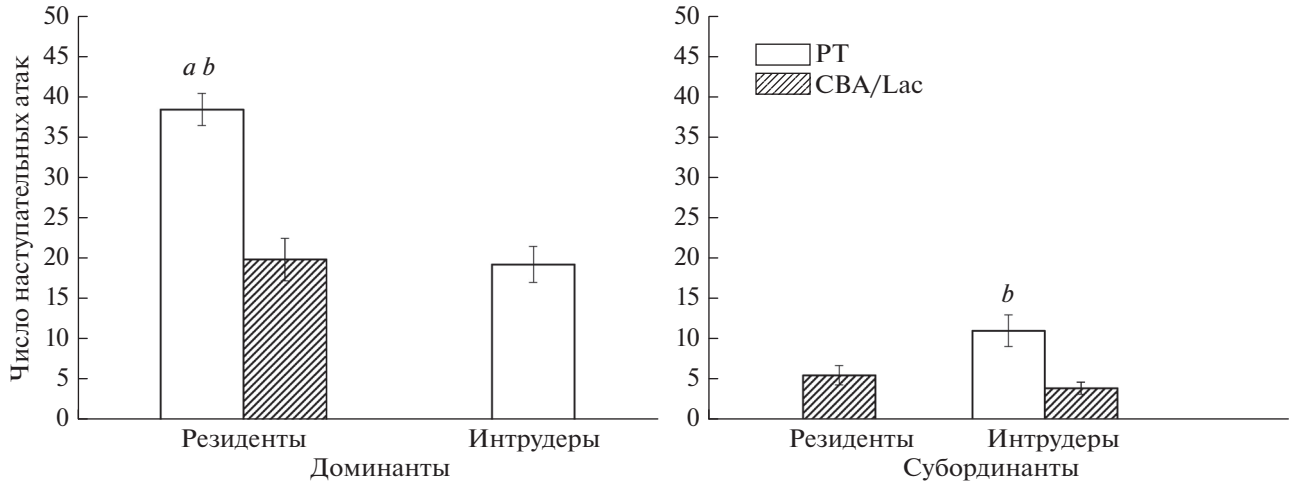

Рис. 1. Число наступательных атак у самцов инбредных линий РТ и СВА/Lac с различным социальным (доминант или субординант) и территориальным (резидент или интрудер) статусом при формировании социальной иерархии: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$), *b* – достоверность влияния территориального статуса ($p < 0.01$). Здесь и далее (рис. 2–7) число животных в группе варьировало от 27 до 52.

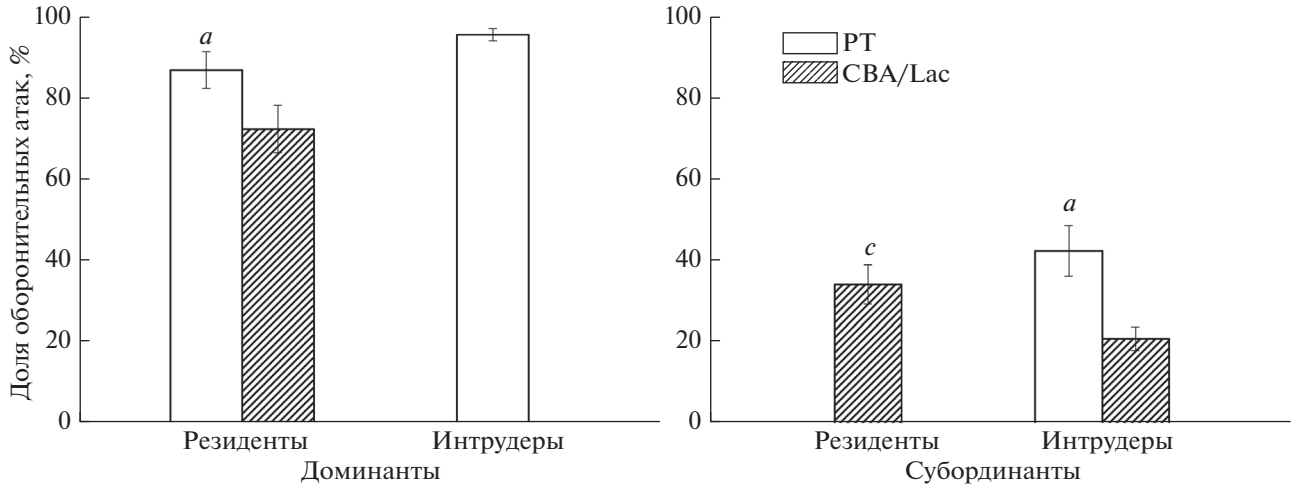

Рис. 2. Доля оборонительных атак (от наступательных атак партнера) у самцов инбредных линий PT и CBA/Lac с различным социальным (доминант или субординант) и территориальным (резидент или интрудер) статусом при формировании социальной иерархии: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$), *c* – достоверность влияния территориального статуса ($p < 0.05$).

нападение партнера, чем доминанты линии CBA/Lac (рис. 2). На чужой территории число ответных атак у субординантов линии PT было выше, чем у субординантов линии CBA/Lac ($p < 0.05$). Территориальные условия не влияли на количество ответных атак у доминантов PT. У интрудеров линии CBA/Lac, которые становились субординантами, число ответных атак было ниже, чем у субординантов линии CBA/Lac, находившихся на своей территории ($p < 0.05$). Доминанты всех генотипов в любых территориальных условиях чаще оборонялись в ответ на нападение партнера, чем субординанты ($p < 0.01$).

На освоенной территории число вибраций хвостом у доминантов линии PT было достоверно выше ($p < 0.01$), чем у доминантов линии CBA/Lac (рис. 3). На чужой территории число вибраций хвостом у субординантов CBA/Lac было достоверно ниже ($p < 0.01$), чем у субординантов линии PT. На чужой территории число вибраций хвостом у доминантов PT было достоверно меньше, чем на освоенной территории ($p < 0.01$). На чужой территории не было отмечено влияния социального статуса на число вибраций хвостом у самцов PT. Число вибраций хвостом у субординантов CBA/Lac было достоверно ниже ($p < 0.01$), чем у доминантов этой линии.

Элементы субмиссивного поведения были характерны только для подчиненных особей и крайне редко отмечались у доминантов (табл. 2).

Число вертикальных защитных поз у субординантов-интрудеров линии CBA/Lac было достоверно выше, чем таковое у субординантов-интрудеров линии PT ($p < 0.01$) и у субординантов-резидентов линии CBA/Lac ($p < 0.01$). Число “убеганий” у субординантов-интрудеров линии CBA/Lac не отличалось от такового у субординантов-интрудеров PT. Число “убеганий” у субординантов-интрудеров линии CBA/Lac было достоверно выше, чем у субординантов-резидентов той же линии ($p < 0.01$).

Обонятельные контакты

На предварительно освоенной территории (рис. 4) доминанты линии CBA/Lac достоверно чаще ($p < 0.01$) обнюхивали носовую область

Таблица 2. Число элементов субмиссивного поведения у самцов линий PT и CBA/Lac с различным социальным и территориальным статусом в период формирования социальной иерархии

Показатель	Доминанты				Субординанты			
	резиденты		интрудеры		резиденты		интрудеры	
	PT	CBA/Lac	PT	CBA/Lac	PT	CBA/Lac	PT	CBA/Lac
Вертикальные позы подчинения	0.00	0.43 ± 0.20	0.00	–	–	7.64 ± 1.27[b]	14.00 ± 2.70[a]	23.90 ± 1.98
Убегания	0.00	0.14 ± 0.08	0.14 ± 0.08	–	–	3.25 ± 0.90[b]	10.46 ± 2.03	12.32 ± 1.56

Примечания. [a] достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$), [b] достоверность влияния территориального статуса ($p < 0.01$).

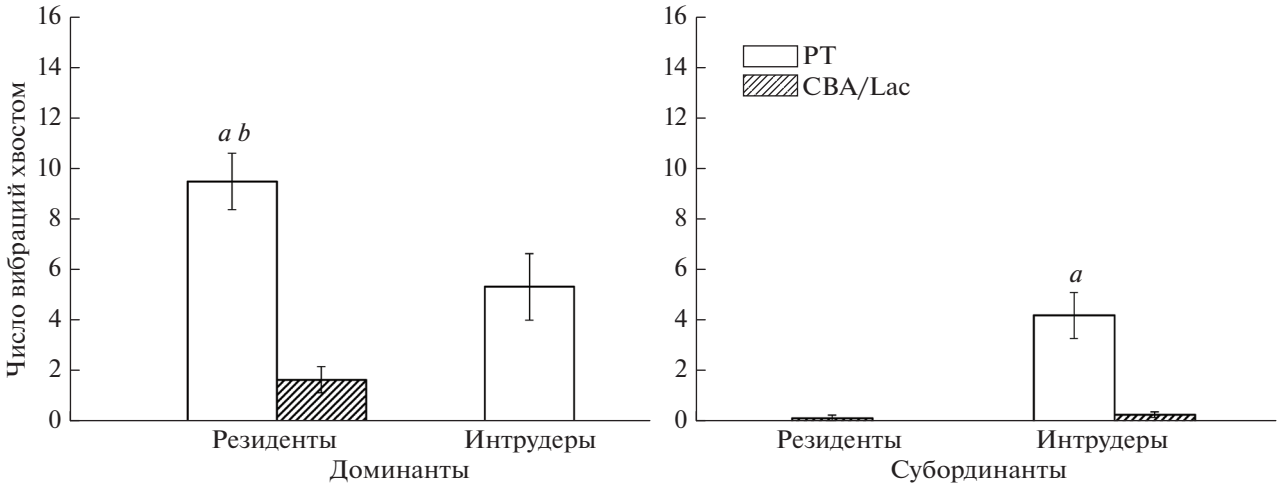

Рис. 3. Число вибраций хвостом у самцов линий PT и CBA/Lac с различным социальным (доминант или субординант) и территориальным (резидент или интрудер) статусом при формировании социальной иерархии: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$), *b* – достоверность влияния территориального статуса ($p < 0.01$).

партнера, чем доминанты линии PT в аналогичных территориальных условиях. Число назо-назальных контактов у субординантов линии CBA/Lac было достоверно ниже на чужой территории, чем на предварительно освоенной территории ($p < 0.01$). У доминантов линии PT территориальные условия не влияли на число назо-назальных контактов. Число назо-назальных контактов у доминантов линии CBA/Lac, находившихся на своей территории, было достоверно выше ($p < 0.01$), чем у субординантов.

Доминанты линии CBA/Lac, находившиеся на своей территории, обнюхивали область гениталий и ануса партнера значительно чаще ($p < 0.01$), чем доминанты-резиденты линии PT (рис. 5). Число ано-генитальных контактов у субординантов линии PT, находившихся на чужой территории, не отличалось от такового у субординантов -интрудеров линии CBA/Lac. Число ано-генитальных контактов у доминантов-интрудеров линии PT было достоверно выше, чем у доминантов-резидентов этой линии ($p < 0.01$). У субординантов-резидентов линии CBA/Lac число ано-генитальных контаков было выше ($p < 0.01$) по сравнению с субординантами-интрудерами той же линии.

Маркировочное поведение

До образования социальной группы (первый маркировочный тест, рис. 6) число мочевых меток у самцов линии CBA/Lac, которых содержали в изоляции до маркировочного теста, были достоверно ($p < 0.01$) выше, чем у самцов линии PT, которых также содержали поодиночке. При содержании самцов-резидентов с самкой линии DD/He в течение суток, самцы линии CBA/Lac достоверно чаще маркировали территорию по сравнению с самцами линии PT ($p < 0.01$).

Маркировочная активность у резидентов линии CBA/Lac до образования социальной группы была связана с их последующим социальным рангом. У будущих доминантов линии CBA/Lac число мочевых меток составило 189.29 ± 23.45 и было достоверно выше ($p < 0.05$), чем у резидентов той же линии, которые становились в дальнейшем субординантами – 124.36 ± 16.7 соответственно. У будущих доминантов линии PT число мочевых меток составило 100.68 ± 17.84 и не отличалось от такового у будущих субординантов (89.46 ± 17.84).

Содержание с самкой достоверно уменьшало маркировочную активность у животных линии CBA/Lac ($p < 0.01$), но не оказывало влияния на этот показатель у самцов линии PT (рис. 6).

В период стабильных иерархических отношений между самцами (второй маркировочный тест, 4-й день после формирования социальной группы) число мочевых меток у субординантов всех генотипов было значительно ниже ($p < 0.01$), чем у доминантов (рис. 7). У доминантов-резидентов линии CBA/Lac маркировочная активность была выше ($p < 0.01$), чем у доминантов линии PT, как резидентов, так и интрудеров. Во втором тесте межлинейные различия по маркировочной активности между субординантами линий PT и CBA/Lac не отмечались. В период стабильных иерархических отношений территориальный статус самца не оказал влияния на маркировочную активность ни у доминантов линии PT, ни у субординантов линии CBA/Lac.

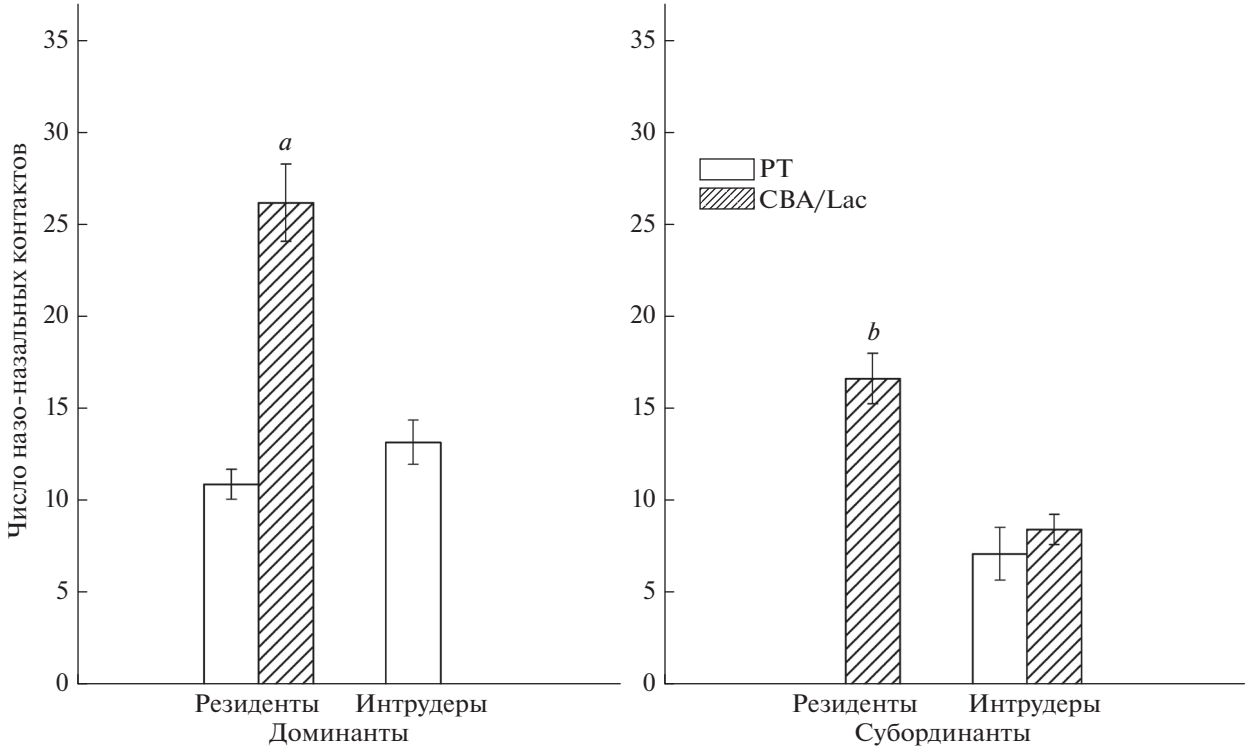

Рис. 4. Число назо-назальных контактов у самцов инбредных линий PT и CBA/Lac с различным социальным (доминант или субординант) и территориальным (резидент или интрудер) статусом при формировании социальной иерархии: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$), *b* – достоверность влияния территориальных условий ($p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование выявило существенное влияние генотипа и территориального статуса животного (резидент или интрудер) на уровень социального доминирования и паттерны агонистического поведения у самцов лабораторных мышей. Предварительное освоение территории увеличивало вероятность социального доминирования, а также повышало число наступательных и ответных атак у самцов мышей линий PT и CBA/Lac. Эти данные соответствуют имеющимся представлениям о том, что предварительное освоение территории и наличие полового партнера увеличивают шансы особи достичь доминирующего положения (Золотарев, 1978; Шилов, 1991). Несмотря на то, что у интрудеров вероятность социального доминирования и экспрессия агрессивного поведения были снижены по сравнению с таковыми у резидентов, межлинейные различия по этим показателям сохранялись независимо от территориального статуса самца. Самцы линии PT, как резиденты, так и интрудеры, проявляли бóльшую склонность к доминированию по сравнению с самцами линии CBA/Lac. Таким образом, установлено, что у самцов лабораторных мышей выбор стратегии лидерства или подчинения, как при защите своей территории, так и при освоении нового участка обитания, определяется в первую очередь генетическими особенностями животного. Ранние исследования, посвященные генетике социального доминирования (Осадчук и др., 2009), были проведены на “нейтральной арене”, когда животных помещали в незнакомую экспериментальную клетку и они взаимодействовали между собой без предварительного освоения территории. Результаты настоящего исследования дополняют эти данные, показывая, что генетические различия по способности к социальному доминированию сохраняются вне зависимости от степени освоения территории.

В нашем исследовании самцы инбредной линии PT, как резиденты, так и интрудеры, показывали более высокий по сравнению с самцами CBA/Lac уровень наступательных атак и вибраций хвостом. При нападении партнера как на своей, так и на чужой территории самцы линии PT более активно оборонялись, чем самцы линии CBA/Lac. Поскольку у домовых мышей социальная иерархия устанавливается в результате агонистических взаимодействий между самцами (Кроукфорт, 1970; Соколов и др., 1990), то можно предположить, что генетические различия в выраженности агрессивного поведения, которые проявляются как на своей, так и на чужой территории, в значительной мере обусловливают генетические различия по уровню социального доминирования.

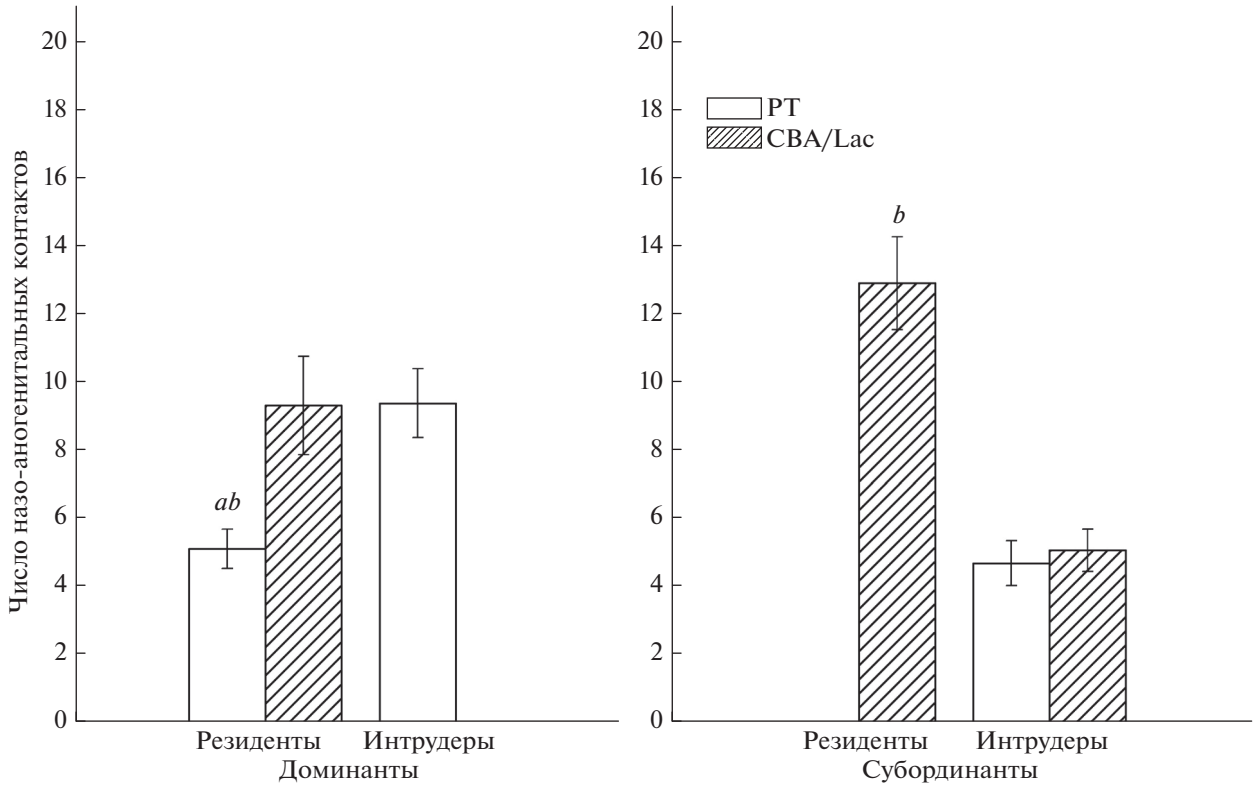

Рис. 5. Число назо-аногенитальных контактов у самцов инбредных линий PT и CBA/Lac с различным социальным (доминант или субординант) и территориальным (резидент или интрудер) статусом при формировании социальной иерархии: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$), *b* – достоверность влияния территориальных условий ($p < 0.01$).

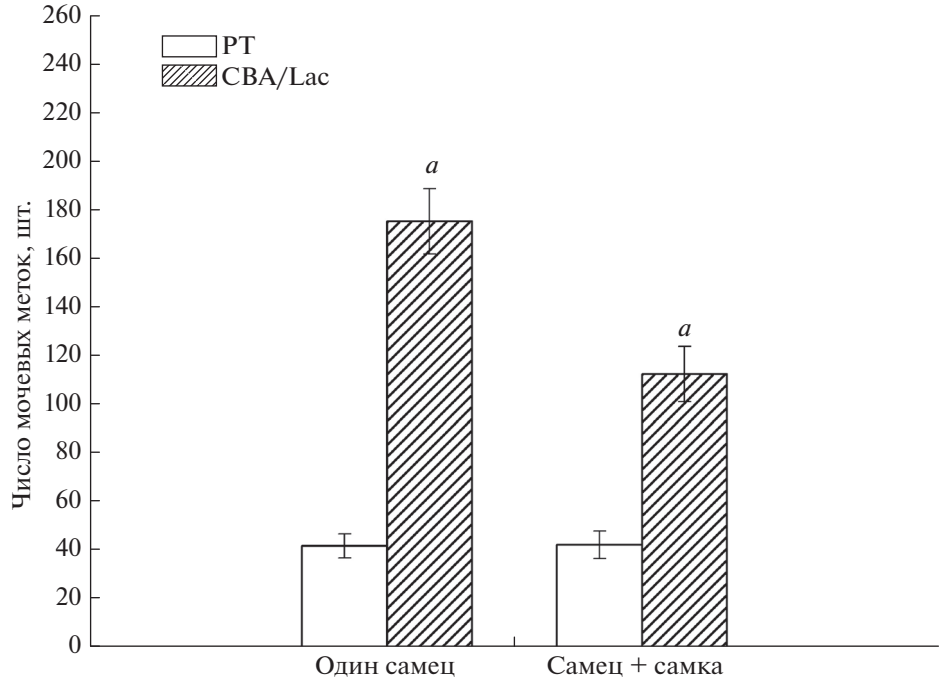

Рис. 6. Число мочевых меток перед образованием социальной группы у самцов инбредных линий PT и CBA/Lac при одиночном содержании и содержании с самкой: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$).

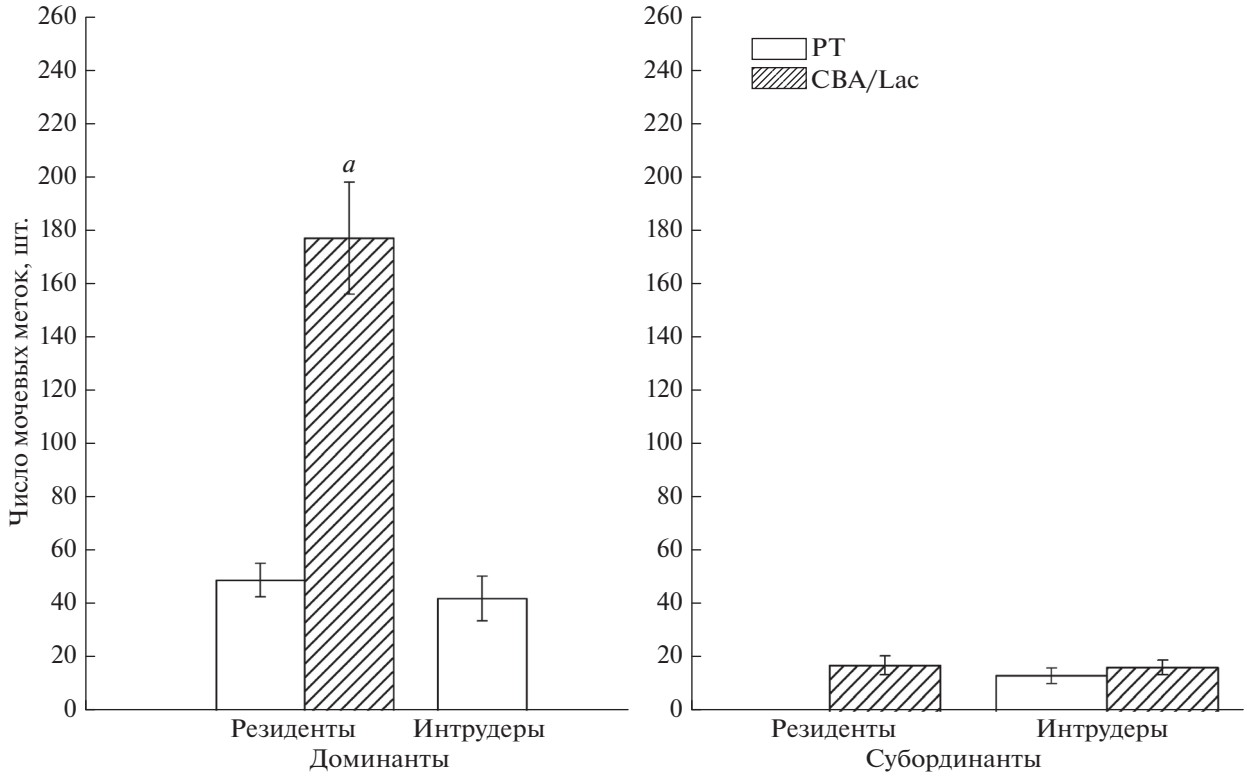

Рис. 7. Число мочевых меток на четвертый день существования социальной группы у самцов инбредных линий PT и CBA/Lac с различным социальным (доминант или субординант) и территориальным (резидент или интрудер) статусом при формировании социальной иерархии: *a* – достоверность межлинейных различий ($p < 0.01$).

Считается, что уровень маркировочной активности особи может являться хорошим предиктором социального ранга (Drickamer, 2001), в особенности для резидента, поскольку самцы мышей активно маркируют свою территорию мочевыми метками, оказывая ольфакторное влияние на интрудера. Результаты нашего исследования отчасти подтверждают это мнение, поскольку базальная маркировочная активность резидентов линии CBA/Lac, которые в дальнейшем становились доминантами, была выше, чем у будущих субординантов этой линии. Однако проведенные нами эксперименты показали, что базальная маркировочная активность самцов линии CBA/Lac была выше, чем у самцов линии PT. В период поддержания доминантно-субординантных отношений доминанты линии CBA/Lac также значительно чаще маркировали территорию, чем доминанты линии PT. Самцы линии CBA/Lac значительно чаще обнюхивали партнера, чем самцы линии PT, как при формировании, так и при поддержании социальных отношений. Таким образом, самцы линии CBA/Lac характеризуются более высоким уровнем маркировочной активности и повышенной склонностью к обонятельным контактам, но сниженной способностью к доминированию по сравнению с самцами линии PT. Полученные результаты позволяют предположить, что существенный вклад в генетические различия по способности к социальному доминированию у домовых мышей вносит генетически детерминированный уровень агрессивности, а не маркировочной активности. Результаты нашего исследования демонстрируют роль генетически детерминированного уровня агрессивности для достижения доминирующего положения вне зависимости от степени освоения участка обитания. Однако вопрос о том, какие поведенческие особенности и связанные с ними свойства нервной и эндокринной систем животного могут иметь ведущее значение для установления и поддержания доминантно-субординантных отношений, остается открытым. Известно, что начальный период формирования доминантно-субординантных отношений сопровождается социальным стрессом, который наиболее выражен у интрудеров (Шилов, 1991; Martinez et al., 1998). Даже в этой ситуации самцы-интрудеры инбредной линии PT демонстрировали активную стратегию поведения, проявляя агрессию по отношению к хозяину территории. Животные с разными стратегиями поведения (пассивной или активной) в тесте “резидент – интрудер” различаются также по двигательной активности, реактивности симпатической нервной системы, реактивности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой оси и другим взаимосвязанным поведенческим и

физиологическим параметрам (Koolhaas et al., 2013). Генетически детерминированная устойчивость животного к социальному стрессу, сопровождающему формирование доминантно-субординантных отношений, может обусловливать выбор животным стратегии лидерства или подчинения (Шилов, 1991; Осадчук и др., 2009).

Согласно современным данным, проявление агрессивного поведения и устойчивость к стрессу есть результат совместного функционирования различных структур мозга и характеристик нейротрансмиттерных систем (Takahashi, Miczek, 2014; Bartholow, 2018). Работа этой сложной системы находится под контролем гормонов, в частности тестостерона (Nelson, Trainor, 2007). Тестостерон стимулирует агрессивное (Trainor et al., 2009; Carré, Olmstead, 2015) и маркировочное поведение (Arakawa et al., 2008), когнитивные процессы (Ciocca et al., 2016), а также оказывает анскиолитическое действие (Aikey et al., 2002; Celec et al., 2015). Данные поведенческие эффекты тестостерона способствуют достижению доминирующего положения. При этом считается, что ведущее значение для достижения и удержания высокого социального ранга имеет не базальный уровень тестостерона, а быстрое транзиторное увеличение его концентрации в крови в период социальной нестабильности, в частности при формировании социальной группы или изменении ее состава (Wingfield, 1990; Oyegbile, Marler, 2005; Mehta et al., 2008). Ранее в наших исследованиях у самцов линии РТ была показана более высокая по сравнению с самцами линии СВА/Lac реактивность семенников к действию хорионического гонадотропина как in vitro (Осадчук, Свечников, 1995), так и in vivo (Зарубина, Осадчук, 2011). Хорионический гонадотропин является функциональным аналогом лютеинизирующего гормона и эффективно стимулирует секрецию тестостерона, что позволяет выявлять потенциальные возможности семенников. Полученные данные указывают на более высокий стероидогенный потенциал семенников у самцов линии РТ по сравнению с самцами линии СВА/Lac, который, вероятно, реализуется в период формирования социальной иерархии и способствует доминированию. Предполагается, что фенотипическая изменчивость по стероидогенному потенциалу семенников может быть обусловлена количеством и/или активностью рецепторов к лютеинизирующему гормону (Зарубина, Осадчук, 2011) или активностью ферментов стероидогенеза (Осадчук, Свечников, 1998). Согласно результатам данного исследования генетические особенности, обусловливающие высокий стероидогенный потенциал клеток Лейдига, могут вносить существенный вклад в способность самца доминировать как на освоенной, так и на чужой территории. При этом данные о взаимосвязи уровня тестостерона и социального статуса у мышей остаются противоречивыми. В частности, введение экзогенного тестостерона самцам лабораторных мышей не позволило установить взаимосвязи между уровнем этого гормона и доминантным рангом (Bronson, 1996; Martinez-Sanchis et al., 1998). У мышей аутбредной линии CD-1 в условиях стабильной социальной иерархии уровень тестостерона был снижен у подчиненных животных по сравнению с доминантами, но только в группах, характеризующихся высокой агрессивностью доминирующего самца (Williamson et al., 2017). Учитывая высокую изменчивость поведения и социальной структуры группировок, характерную для домовых мышей (Краснов, Хохлова, 1994), можно предполагать, что взаимосвязь между секрецией тестостерона и социальным статусом у самцов этого вида является достаточно сложной и зависит от состава и продолжительности существования социальной группы, генотипа животных и средовых условий формирования иерархии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у самцов лабораторных мышей установлено влияние генотипа и территориальных условий формирования социальной иерархии на уровень доминирования и паттерны агонистического поведения. Предварительное освоение территории увеличивало агрессивность и вероятность доминирования у самцов обоих генотипов. Однако межлинейные различия по агрессивному поведению и уровню доминирования сохранялись как на своей территории, так и на территории, освоенной другим самцом. Независимо от территориальных условий формирования иерархии ведущее значение в проявлении наследственно обусловленной повышенной способности к социальному доминированию у самцов линии РТ играет генетически детерминированный уровень агрессивности животного, а не уровень маркировочной активности. Предполагается, что высокий стероидогенный потенциал семенников может вносить существенный вклад в генетически детерминированную способность к социальному доминированию.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках госзадания по теме “Клеточные и молекулярно-генетические механизмы контроля адаптивных и патологических процессов у человека и животных” № 0324-2019-0041-С-01.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брагин А.В., Осадчук Л.В., Осадчук А.В., 2006. Экспериментальная модель формирования и поддержания социальной иерархии у лабораторных мышей // Журнал высшей нервной деятельности. Т. 56. № 3. С. 412–419.

Гуторова Н.В., Клещев М.А., Осадчук Л.В., 2012. Роль длительных социальных взаимодействий в контроле сперматогенной функции у самцов мышей инбредных линий РТ и СВА/Lac // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. Т. 98. № 7. С. 854–861.

Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.

Громов В.С., 2017. Эволюция социальности у млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 364 с.

Зарубина (Дубовенко) Е.А., Осадчук Л.В., 2011. Феногенетический анализ реактивности семенников к действию хорионического гонадотропина у мышей инбредных линий // Генетика. Т. 47. № 2. С. 249–254.

Золотарев С.А., 1978. Изменение агрессивного поведения у самцов дикой домовой мыши под влиянием разной степени знакомства с территорией // Биологические науки. № 9. С. 59–64.

Клещев М.А., Гуторова Н.В., Осадчук Л.В., 2013. Генетические особенности возрастной динамики агонистического поведения у самцов лабораторных мышей в условиях социальной иерархии // Экологическая генетика. Т. 10. № 4. С. 64–72.

Клещев М.А., Осадчук Л.В., 2014. Социальное доминирование и репродуктивный успех у самцов лабораторных мышей (*Mus musculus*) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 50. № 3. С. 201–206.

Краснов Б.Р., Хохлова И.С., 1994. Пространственно-этологическая структура группировок // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. Под ред. Котенковой Е.В., Булатовой Н.Ш. М.: Наука. С. 188–214.

Кроукфорт П., 1970. Артур, Билл и другие (все о мышах). М.: Мир. 158 с.

Котенкова Е.В., Мунтяну А.И., 2007. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции надвидового комплекса *Mus musculus* // Успехи современной биологии. Т. 127. № 5. С. 514–528.

Осадчук А.В., 1990. Микроэволюционные основы функционирования адренокортикальной и половой систем // Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса. Под ред. Науменко Е.В. Новосибирск: Наука. С. 160–169.

Осадчук А.В., Свечников К.В., 1995. Генетический контроль стероидогенеза в клетках Лейдига лабораторных мышей // Доклады РАН. Т. 343. № 2. С. 281–283.

Осадчук А.В., Свечников К.В., 1998. Генетический контроль активностей микросомальных ферментов стероидогенеза в клетках Лейдига инбредных линий мышей // Генетика. Т. 34. № 9. С. 1277–1285.

Осадчук Л.В., Брагин А.В., Осадчук А.В., 2009. Межлинейные различия в социальном доминировании и временных паттернах агонистического поведения у самцов лабораторных мышей // Журнал высшей нервной деятельности. Т. 59. № 3. С. 322–330.

Осадчук Л.В., Саломачева И.Н., Осадчук А.В., 2010. Зависимые от генотипа изменения репродуктивной функции при формировании социальной иерархии у самцов лабораторных мышей // Журнал высшей нервной деятельности. Т. 60. № 3. С. 339–351.

Панов Е.Н., 2010. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Книжный дом Либроком. 424 с.

Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домовой и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.

Шилов И.А., 1991. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяции. Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука. 240 с.

Aikey J.L., Nyby J.G., Anmuth D.M., James P.J., 2002. Testosterone rapidly reduces anxiety in male house mice (*Mus musculus*) // Hormones and Behavior. V. 42. № 4. P. 448–460.

Arakawa H., Blanchard D.C., Arakawa K. et al., 2008. Scent marking behavior as an odorant communication in mice // Neuroscince Biobehavoural Reviews. V. 32. № 7. P. 1236–1248.

Arakawa H., Cruz S., Deeak T., 2011. From models to mechanisms: odorant communication as a key determinant social behavior in rodents during illness-associated states // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. V. 35. P. 1916–1928.

Bartolomucci A., 2007. Social stress, immune functions and disease in rodents // Frontiers Neuroendocrinology. V. 28. № 1. P. 28–49.

Bartholow B.D., 2018. The aggressive brain: insights from neuroscience // Current Opinion in Psychology. V. 19. P. 60–64.

Benton D., Dalrymple-Alford C., Brain P., 1980. Comparisons of measures of dominance in the laboratory mouse // Animal behaviour. V. 28. P. 1274–1279.

Bronson F.H., 1996. Effects of prolonged exposure to anabolic steroids on the behavior of male and female mice // Pharmacology Biochemistry and Behavior. V. 53. P. 329–334.

Carré J.M., Olmstead N.A., 2015. Social neuroendocrinology of human aggression: examining the role of competition-induced testosterone dynamics // Neuroscience. V. 286. P. 171–186.

Celec P., Ostatníková D., Hodosy J., 2015. On the effects of testosterone on brain behavioral functions // Frontiers in Neuroscience. V. 9. Article 12. P. 1–17. https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00012

Ciocca G., Limoncin E., Carosa E. et al., 2016. Is testosterone a food for the brain? // Sexual Medicine Reviews. V. 4. № 1. P. 15–25.

Creel S., 2001. Social dominance and stress hormones // Trends in Ecology & Evolution. V. 16. P. 491–497.

Desjardins C., Maruniak J.A., Bronson F.H., 1973. Social rank house mice: differentiation revealed by ultraviolet of urinary marking patterns // Nature. V. 20. P. 939–941.

Drickamer L.C., 2001. Urine marking and social dominance in male house mice (*Mus musculus domesticus*) // Behavioural Processes. V. 53. P. 113–120.

Ellis L., 1995. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison // Ethology & Sociobiology. V. 164. № 4. P. 257–333.

Grant E.C., Mackintosh J.H., 1963. A comparison of the social postures of some common laboratory rodents behavior // Behaviour. V. 21. № 3-4. P. 246–259.

Hayashi S., Tomihara K., 2000. The influence of female on male territorial dominance and female preference in dwelling place in laboratory mice // Journal Ethology. V. 18. № 1. P. 47–51.

Hurst J.L., 1990. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Rutty: communication between males // Animal Behaviour. V. 40. P. 209–222.

Hurst J.L., 1993. The priming effect of urine substrate marks on interactions between male house mice *Mus musculus domesticus* // Animal Behaviour. V. 45. P. 55–83.

Hurst J.L., Beynon R.J., 2004. Scent wars: the chemobiology of competitive signalling in mice // BioEssays. V. 26. № 12. P.1288–1298.

Koolhaas J.M., Coppens C.M., Boer S.F., Buwalda B., Meerlo P. et al., 2013. The resident-intruder paradigm: a standardized test for aggression, violence and social stress // Journal of Visualized Experiments. V. 77. P. 2–7.

Koyama S., Kamimura S., 1999. Lowered sperm motility in subordinate social status of mice // Physiology and Behaviour. V. 65. P. 665–669.

Martinez M., Calvo-Torrent A., Pico-Alfonso M., 1998. Social defeat and subordination as models of social stress in laboratory rodents: a review // Aggressive Behavior. V. 24. P. 241–256.

Martinez-Sanchis S., Salvador A., Moya-Albiol L., Gonzalez-Bono E., Simon V.M., 1998. Effects of chronic treatment with testosterone propionate on aggression and hormonal levels in intact male mice // Psychoneuroendocrinology. V. 23. P. 275–293.

Maxson S.C., Canastar A., 2003. Conceptual and methodological issues in the genetics of mouse agonistic behavior // Hormones and Behavior. V. 44. № 3. P. 258–262.

Mehta P.H., Jones A.C., Josephs R.A., 2008. The social endocrinology of dominance: basal testosterone predicts cortisol changes and behavior following victory and defeat // Journal of Personality and Social Psychology. V. 94. P. 1078–1093.

Nelson R.J., Trainor B.C., 2007. Neural mechanisms of aggression // Nature Reviews Neuroscience. V. 8. P. 536–546.

Neumann C., Duboscq G., Dubuc C., 2011. Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating // Animal Behaviour. V. 82. № 4. P. 911–921.

Oyegbile T.O., Marler C.A., 2005. Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights // Hormones and Behavior. V. 48. P. 259–267.

Sapolsky R.M., 2005. The influence of social hierarchy on primate health // Science. V. 308. № 5722. P. 648–652.

Sneddon L.U., Schmidt R., Fang Y., Cossins A.R., 2011. Molecular correlates of social dominance: a novel role for ependymin in aggression // PlosOne. V. 6. P. 1–9.

Takahashi A., Miczek K.A., 2014. Neurogenetics of aggressive behavior: studies in rodents // Current Topics in Behavioral Neurosciences. V. 17. P. 3–44.

Trainor B.C., Sisk C.L., Nelson R.J., 2009. Hormones and the development and expression of aggressive behavior. Hormones, Brain and Behavior, 2nd edition. V. 1. San Diego: Academic Press. P. 167–203.

Williamson C.M., Lee W., Romeo R.D., Curley J.P., 2017. Social context-dependent relationships between mouse dominance rank and plasma hormone levels // Physiology and Behavior. V. 171. P. 110–119.

Wilson E.O., 2000. Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge: Harvard University Press. 537 p.

Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty A.M., Ball G.F., 1990. The "Challenge Hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // The American Naturalist. V. 136. № 6. P. 829–846.

AGONISTIC AND MARKING BEHAVIORS IN MALE LABORATORY MICE (*MUS MUSCULUS*) DURING SOCIAL HIERARCHY FORMATION

M. A. Kleshchev[1], *, A. V. Osadchuk[1], L. V. Osadchuk[1]

[1]Federal Research Center "Institute of Cytology and Genetics", Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 1630090 Russia

**e-mail: max82cll@bionet.nsc.ru*

Social dominance is known to probably depend on genotype and the environmental conditions during hierarchy formation. One of the most important factors affecting the behavior of males during social hierarchy formation is the defense of the habitat and sexual partner. However, the significance of different behaviors for the genetically determined ability to social dominance in various territory conditions remains unclear. The present study aims at investigating the genetic effect on the probability of social dominance, agonistic, olfactory and marking behaviors in males of laboratory mice during the formation of a social hierarchy on their own territory and on the territories occupied by other males. An intruder male of PT or CBA/Lac strain was placed to the cage where a male of the opposite strain (PT or CBA/Lac) and a female of DD/He strain had been kept for two days. Agonistic and olfactory behaviors during social hierarchy formation (30 min after group formation) were studied. The marking activity was estimated before and after group formation. Preliminary explorations of the territory increased an aggressive behavior and the probability of social dominance in males of both strains. However, the males of PT strain showed a higher probability of dominance, as well as more offensive and defensive attacks than males of CBA/Lac strain did in all territorial conditions. Genetic differences in marking activity were found not related to those in social dominance probability. Genetic differences in the social dominance ability of laboratory mouse males were concluded to be associated with the genetic features of agonistic behavior, but not with marking activities regardless of the degree to which the male is familiar with the habitat.

Keywords: inbred strains, resident-intruder paradigm, dominance

EDN: CCMIOT
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 581–589

УДК 599.735.52;502.74;574.3

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ СНЕЖНОГО БАРАНА (*OVIS NIVICOLA*, ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ХРЕБТА КОДАР (ЗАБАЙКАЛЬЕ, РОССИЯ)

© 2022 г. Ю. А. Баженов*

Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672014 Россия

**e-mail: uran238@ngs.ru*

Поступила в редакцию 19.02.2021 г.
После доработки 20.06.2021 г.
Принята к публикации 09.07.2021 г.

На хребте Кодар Забайкальского края обитает малочисленная изолированная популяция снежного барана (*Ovis nivicola* Eschscholtz 1829). Популяция внесена в Красную книгу России в 2020 г. Хребет Кодар является наиболее юго-западным современным участком ареала этого вида. Целью настоящего исследования является выявление современной структуры популяции снежного барана хребта Кодар с использованием фотоловушек на примере двух группировок. Материалы получены в 2019–2020 гг., для анализа использованы данные за теплый период года (с июля по сентябрь), когда животные ведут оседлый образ жизни на летних пастбищах. Показатель стадности в летний период низкий и составил: 2.4–3.5 для групп самок с молодняком и 1.1–1.8 для групп самцов. В летний период максимальный размер зарегистрированных групп: 6 – для самцов, 8 – для самок с молодняком. Взрослые самцы и самки с молодняком в летний период пространственно разобщены, но участки обитания тех и других перекрываются или же расстояния между ними не превышают нескольких километров. Показано, что для кодарского снежного барана характерна высокая плодовитость самок: количество сеголетков близко к числу взрослых самок. Суммарно по всем участкам доля взрослых самок составила около 30%, доля сеголетков такая же, прошлогодков в среднем 15%, самцов 26% (из них в возрасте старше 5 лет – 6%). Низкая доля старых самцов и следы охотничьей деятельности свидетельствуют, что, как минимум, до недавнего времени на обследованных участках был пресс браконьерства. Обследованный участок на левом берегу р. Средний Сакукан включает важные летние местообитания снежного барана и может быть предложен для включения в охранную зону национального парка “Кодар”.

Ключевые слова: Забайкальский край, национальный парк “Кодар”, плодовитость, половозрастной состав, фотоловушка

DOI: 10.31857/S0044513422030035

Снежный баран (*Ovis nivicola* Eschscholtz 1829) – вид копытных, распространенный в горных системах северо-востока Сибири. Таксономическая система снежных баранов не устоявшаяся: например, снежных баранов Азии иногда объединяют с североамериканскими в один вид – *O. canadensis* Shaw 1804. Среди азиатских снежных баранов выделяют до 7 подвидов (Медведев, 1994; Железнов-Чукотский, 1994), однако четких морфологических различий между ними не обнаружено (Данилкин, 2005). На юго-западе современного ареала азиатского снежного барана обитает изолированная популяция на хребте Кодар (север Забайкальского края, отчасти Иркутская обл.).

Снежный баран хребта Кодар внесен в Красную книгу Забайкальского края (2012), а с 2020 г. – в Перечень объектов животного мира, внесенных в Красную книгу Российской Федерации (Приказ..., 2020). Современные сведения о численности и плотности населения снежного барана на Кодаре отсутствуют. По результатам авиаучетов численность снежного барана на Кодаре в 1990/1991 годах оценена в 450–500 особей (Медведев, 1997). Все более поздние экспертные оценки численности базируются на этих же цифрах. Популяционная экология кодарской популяции снежного барана также изучена слабо. Ранее, преимущественно на основании данных тех же авиаучетов, было показано, что для кодарского барана характерны низкие показатели стадности и плодовитости (Медведев, 1997).

Одним из современных неинвазивных методов полевых исследований наземных позвоночных является использование фотоловушек, которые хорошо себя зарекомендовали при исследованиях популяций млекопитающих крупных и средних раз-

меров (Огурцов, Желтухин, 2017; Огурцов и др., 2018; Сидорчук, Рожнов, 2018). Фотоловушки могут быть успешно использованы для определения важнейших популяционных параметров, таких как состав стад, соотношение полов, доля молодняка и т.д. (Ikeda et al., 2013; Guo et al., 2017; Peres et al., 2017). Не менее часто фотоловушки используют для оценки численности (или плотности) при исследовании редких скрытных видов млекопитающих, индивидуально распознаваемых по естественным "меткам" (Karanth, 1995; Jackson et al., 2005; Заумыслова, Бондарчук, 2017). К сожалению, индивидуальное определение многих видов копытных (включая снежного барана) затруднено. Традиционно наиболее надежные данные о структуре популяции снежного барана получали на основе визуальных наблюдений на пеших маршрутах или площадках (Чернявский, 1961), менее надежен (особенно в условиях сильной расчлененности рельефа) и более дорогой метод, но позволяющий обследовать большую площадь, – авиаучет (Ревин, 1982). Недостаток в исследованиях экологии кодарского снежного барана связан, во-первых, с труднодоступностью и труднопроходимостью высокогорных местообитаний, во-вторых, снежный баран на Кодаре не образует больших групп, а маленькие группы сложнее выявить на расстоянии. Поэтому использование фотоловушек значительно расширяет возможности наблюдения за этими животными. Цель настоящего исследования – изучение структуры кодарской популяции снежного барана на одном из центральных участков ареала по материалам, полученным фотоловушками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследования и сроки. Полевые работы, включающие пешее обследование территории, визуальные наблюдения за животными и установку/перестановку фотоловушек, проведены в начале июля и середине августа 2019 г., в конце июня – начале июля и конце августа 2020 г. в Каларском р-не Забайкальского края (Россия). Подробно обследованы участки хребта Кодар в бассейне р. Средний Сакукан (от р. Хавагда до р. Шаньга и в бассейне р. Экса) (рис. 1). Оба этих участка разделены глубокой, покрытой таежной растительностью долиной р. Средний Сакукан. Один из обследованных участков (бассейн Эксы) входит в состав национального парка "Кодар", созданного в 2018 г. Бассейны рек Средний Сакукан и Апсат считаются важнейшими участками ареала кодарской популяции снежного барана (Медведев, 1997). В данной работе использованы только данные с фотоловушек за период после рождения ягнят (вторая половина июня) до начала установления снежного покрова (конец сентября), так как зимних и весенних материалов недостаточно для анализа. В рассматриваемый период года снежные бараны ведут оседлый образ жизни, что подтверждают и наши данные (регулярные встречи одних и тех же особей). Места летнего обитания (по наблюдениям на реках Экса и Шаньга) бараны начинают покидать со второй половины октября. Единовременно работало до 12 фотоловушек. В июле–августе 2019 г. фотоловушки работали в бассейне р. Хавагда, в августе–сентябре того же года – в бассейне Экса, 1 фотоловушка – в бассейне р. Хавагда, в июле–августе 2020 г. – в бассейнах Хавагды и Шаньги. Срок непрерывной работы фотоловушек от одной проверки/перестановки до другой – 1.5–2 месяца. На рис. 1 указаны места установки фотоловушек, включая верховья р. Шаньга, где не удалось получить фото- и видеоматериалы.

На обследованных участках верхняя граница леса (лиственница даурская (*Larix gmelinii*)) расположена на высотах около 1700 м над ур. м. Подгольцовый пояс (1700–1900 м над ур. м.) представлен зарослями кедрового стланика (*Pinus pumila*) с кустарничковыми тундрами, субальпийскими лужайками, местами – зарослями ерника (*Betula nana*, *B. divaricata*) или осыпями и курумами. Высоты свыше 1900 м над ур. м. заняты альпийскими (гольцовыми) сообществами из кустарничково-лишайниковых тундр и альпийских, преимущественно дриадовых (*Dryas grandis*, *D. puctata*), лужаек. На наиболее возвышенных участках хребта выделяется нивальный пояс.

Методы. Фотоловушки работали в видеорежиме (с длительностью 30 с, интервал между видеофрагментами 1 с), в отдельных случаях использовали фоторежим (серия фотоснимков). Фотоловушки ориентировали в сторону бараньих троп, гребней хребтов, узких террас на склонах, у поселений черношапочного сурка (*Marmota camtschatica* Pallas 1811) на различных высотах от 1700 до 2300 м над ур. м. Поселения сурков, как оказалось, часто посещаются снежными баранами, что, вероятно, связано с более сочной и разнообразной луговой растительностью и, возможно, солонцеванием на "уборных" этих грызунов. Серии фото- и видеофрагментов, отражающие длительное пребывание баранов у фотоловушек или последовательные видеофрагменты с промежутком не более 2 мин, при анализе материалов учитывали как один проход зверей. Всего в анализ включены данные о 226 проходах снежных баранов (из них 186 за 2019 г. и 40 за 2020 г.) (табл. 1).

Пол и возраст определяли по размерам тела, длине и форме рогов, иногда также по вымени и половым органам. Выделяли 5 групп животных: ягнята (сеголетки), прошлогодки (самки и самцы в возрасте от 1 до 2 лет), взрослые самки, молодые самцы (2–5 лет), зрелые самцы (старше 5 лет) (Чернявский, 1961). Ягнята хорошо отличаются от остальных возрастных групп размерами, прошлогодки по размерам несколько уступают взрослым

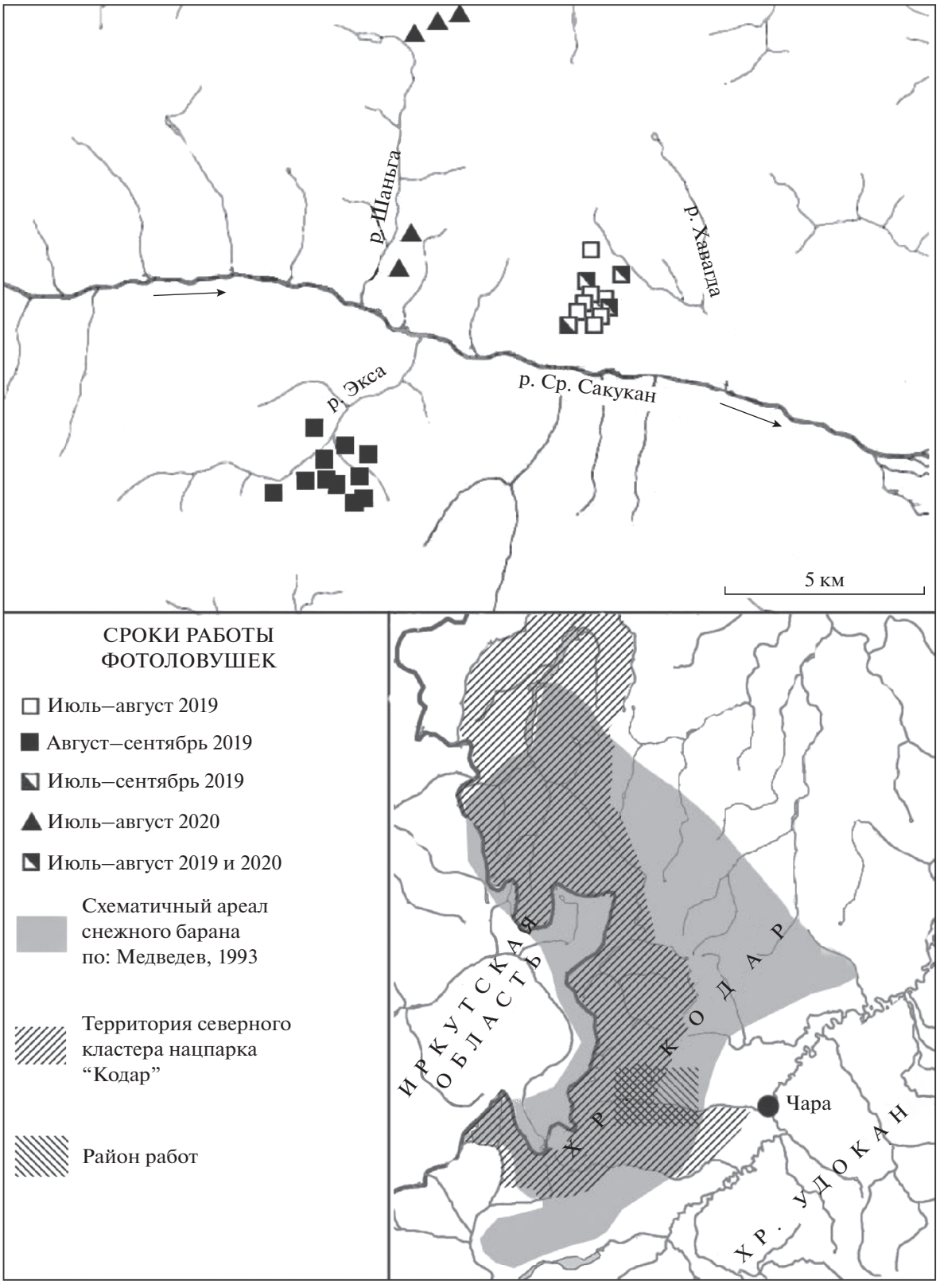

Рис. 1. Карта-схема района исследований (вверху: карта района установки фотоловушек; внизу: схема ареала кодарского снежного барана и территории северного кластера национального парка “Кодар”).

Таблица 1. Результаты полевых работ по исследованию снежного барана Кодара фотоловушками в летние периоды 2019–2020 гг.

Показатель	р. Хавагда, 2019	р. Хавагда, 2020	р. Экса, 2019	р. Шаньга, 2020
Число фотоловушек	12	2	11	2
Число фотоловушко-суток	499	106	416	110
Суммарное число проходов снежного барана	84	32	102	8
Число отловов на 100 ловушко-суток	16.7 ± 5.0	30.2	23.9 ± 4.6	7.3

самкам, рога короче. У взрослых самок рога расположены относительно параллельно друг другу, слегка загнуты назад и немного расходятся вширь. Рога некоторых самок (вероятно, старых) обломаны частично или полностью, что позволило с высокой вероятностью определять таких особей индивидуально (рис. 2*A*, 2*C*). Некоторое сходство с самками имели самцы в возрасте двух лет (рис. 2*B*), но их рога, в отличие от рогов самок, круче расходятся в стороны от самого основания.

Расчеты стадности и половозрастного соотношения осуществляли отдельно для каждой фотоловушки. Причина этого в том, что из-за привязанности снежных баранов к определённым пастбищам и тропам усреднение по всем проходам суммарно даст искаженный результат, т.к. в объектив удачно поставленных фотоловушек попадает большее число проходящих животных. Хотя время экспозиции фотоловушек в пределах участка было примерно одинаково, число фоторегистраций различалось значительно (табл. 1). Это связано как с месторасположением каждой фотоловушки, так и с особенностями ее установки. При расчете стадности исключены проходы, где с высокой вероятностью зарегистрирована не вся группа, например, зарегистрирован проход одиночного детеныша, проход животных у границы кадра, при неудачной установке фотоловушки (узкий сектор обзора, позднее срабатывание). Таким образом, число проходов животных, использованных при анализе стадности, меньше, чем при расчете соотношения полов и возраста. В расчетах показателей стадности группой условно считались также и одиночные особи. Можно предположить, что показатель стадности все же незначительно занижен по результатам анализа данных с фотоловушек по

Рис. 2. Снежные бараны на хребте Кодар: *A* – самка с обломанным левым рогом, фото автора; *B* – двухлетний самец, фото автора; *C* – предположительно та же самка, что и на рис. 2*A*, с ягненком, кадр с фотоловушки; *D* – самец, кадр с фотоловушки.

Таблица 2. Показатели стадности снежного барана хребта Кодар в июле–сентябре (данные с фотоловушек)

Район, год	Показатель стадности для самок с молодняком*	Число проходов самок с молодняком	Показатель стадности для самцов	Число проходов самцов	Показатель стадности для всех особей	Общее число проходов
р. Хавагда, 2019	3.49 ± 0.27	62	1.25 ± 0.29	7	3.17 ± 0.36	69
р. Хавагда, 2020	3.44	19	1.25	7	3.03	25
р. Экса, 2019	2.36 ± 0.19	60	1.08 ± 0.09	16	2.08 ± 0.18	76
р. Шаньга, 2020	–	0	1.80	10	1.80	10
В среднем	3.09 ± 0.47	35 ± 18	1.38 ± 0.18	10 ± 3	2.30 ± 0.40	45 ± 19

* иногда к ним присоединяются одиночные молодые самцы в возрасте 2–3 лет.

сравнению с реальным показателем. Вычисления проведены в программе Microsoft Excel 2010 и статистической среде R 3.4.2 (R Core Team, 2021). Сравнения средних проведены с помощью тестов Стъюдента (для параметрических данных; указаны t – критерий Стъюдента, df – степени свободы) и Манна–Уитни (для непараметрических данных; указан W – критерий Вилкоксона). Уровень значимости (p) принят равным 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Стадность

В летний период максимальный размер групп, который удалось зафиксировать: 8 особей – для самок с молодняком (и смешанных групп) и 6 – для самцов. Показатели стадности снежных баранов по результатам анализа данных с фотоловушек за июль–сентябрь представлены в табл. 2. В рассматриваемый период года самки с молодняком и самцы держатся по отдельности, лишь молодые самцы в возрасте 2–3 лет иногда присоединяются к группам самок с молодняком. Обращают на себя внимание схожесть результатов, полученных в бассейне р. Хавагды в разные годы, и в среднем малый размер групп самцов. Самцы чаще всего держатся поодиночке или по двое. Для самок с молодняком наиболее характерны группы, состоящие из самки с ягненком-сеголетком и из двух самок с двумя сеголетками. Прошлогодки чаще всего держатся вместе с самками, но иногда регистрируются отдельно (обычно по двое). Самцы-прошлогодки нередко объединяются с двухлетними самцами. Во время наблюдений на р. Экса мы в течение нескольких часов наблюдали пасущуюся группу из четырех особей, где сеголеток не отставал от самки, а прошлогодок неотступно следовал за двухлетним самцом. Показатели стадности оказались одними из самых низких для снежного барана (Данилкин, 2005) и в общих чертах согласуются с ранее опубликованными данными (Медведев, 1997).

При сравнении показателей стадности за 2019 г. отмечены меньшие значения для участка Экса по сравнению с Хавагдой (табл. 2), разница статистически достоверна как для всех групп ($t = 2.86$, $df = 13.2$, $p = 0.01$), так и отдельно для групп самок с молодняком ($t = -3.62$, $df = 14.8$, $p = 0.003$). В связи с тем, что основные данные по Хавагде получены в июле–августе, а по бассейну Эксы – в августе–начале сентября, мы не можем сделать окончательные выводы о причинах этих различий. Это задача дальнейших исследований.

Половозрастное соотношение

Половозрастное соотношение в группировках кодарского снежного барана по материалам, полученным фотоловушками, представлено в табл. 3. На участках Хавагда и Экса 63–81% всех регистраций пришлось на взрослых самок с сеголетками. Соотношения разных половозрастных групп снежных баранов, данные о которых получены с помощью фотоловушек в два последовательных года на одном и том же участке (район Хавагды), сходны, что свидетельствует о сопоставимости результатов.

Выявлена высокая доля сеголетков среди зарегистрированных животных (табл. 3). Из-за пространственной разобщенности стад самцов и самок с молодняком (см. раздел “Пространственное распределение”) и сильно различающейся “уловистости” фотоловушек по данным табл. 3 нельзя получить достоверные данные о доле сеголеток во всей популяции. Более показательно в этом случае отношение числа сеголеток к числу взрослых самок (табл. 4). В среднем по нашим данным на 100 регистраций самок приходилось 103 регистрации сеголетков. Это очень высокий показатель для снежного барана. Для других регионов приводятся показатели от 0.3 до 1.0, в среднем 0.60 (Данилкин, 2005; Филь, Мосолов, 2010). Наши данные свидетельствуют о низкой доле прохолоставших самок, так как обычно рождается не более одного детеныша, а в данном случае количество ягнят-сеголетков примерно соответствовало числу взрослых самок. При этом нельзя исключать вероятность рождения двоен у отдельных самок старших возрастов, тогда как некоторые молодые самки (скорее всего двухлетки) не имели ягнят. И наоборот,

Таблица 3. Соотношение половозрастных групп в группировках снежного барана Кодара в июле–сентябре (данные с фотоловушек)

Половозрастная группа, показатель	Хавагда, 2019	Хавагда, 2020	Экса, 2019	Шаньга, 2020
Взрослые самки	32.8 ± 1.9	30.9	39.1 ± 3.4	0.0
Ягнята – сеголетки	30.0 ± 4.1	32.8	41.7 ± 2.8	0.0
Прошлогодки	24.2 ± 6.6	27.0	6.7 ± 3.2	11.1
Молодые самцы 2–5 лет	13.0 ± 4.3	9.3	4.9 ± 2.0	44.4
Зрелые самцы, старше 5 лет	0.0	0.0	7.7 ± 2.1	44.4
Число проходов (среднее)	7.6	16.0	9.3 ± 3.7	11.0
Число проходов (сумма)	84	32	102	11
Число особей	262	85	184	18

Таблица 4. Соотношение самок и молодняка в группировках снежного барана Кодара в июле–сентябре (данные с фотоловушек)

Район, год	Отношение		
	число ягнят-сеголетков к числу взрослых самок, %	число прошлогодков к числу взрослых самок, %	число прошлогодков к числу ягнят-сеголетков, %
р. Хавагда, 2019	91.0 ± 10.2	80.4 ± 22.5	70.2 ± 20.7
р. Хавагда, 2020	106.3	88.9	82.1
р. Экса, 2019	111.9 ± 10.6	19.4 ± 9.5	17.2 ± 9.3

мы наблюдали, как отдельных самок неотступно сопровождают по 2 детеныша. Высокая доля ягнят-сеголетков в популяции, возможно, является характерной особенностью наиболее южных популяций снежного барана, как например в Амурской обл. (Подольский и др., 2019).

Различия в доле сеголетков к числу взрослых самок (табл. 4) по двум участкам в 2019 г. статистически не достоверны, в отличие от доли прошлогодков ($W = 30.5$, $p = 0.05$). Так как мы имеем данные из района р. Хавагда за два последовательных года, то можем более точно оценить выживаемость ягнят в 2019/2020 годах, исходя из предположения, что численность взрослых самок относительно стабильна. Выживаемость в районе р. Хавагда в 2019/2020 годах близка к максимально возможной. Однако в бассейне р. Экса в августе–сентябре 2019 г. выявлена низкая доля прошлогодков (табл. 4). Причины этого явления – предмет дальнейших исследований.

Пространственное распределение

Высотное распределение животных в летний период не анализировалось. При этом в рассматриваемый период животные активно использовали различные высоты от верхней границы леса (включительно) до нивального пояса. Распределение по высотам в большей степени зависело от времени суток (днем животные спускались вниз на альпийские и субальпийские луга и к верхней границе леса, а на ночь поднимались вверх на гребни хребтов). Отмечена характерная для снежного барана в летний период пространственная разобщенность стад самцов и самок с молодняком. Так, по левобережью р. Шаньга выявлены исключительно самцы (преимущественно молодые) и как исключение – единственный проход двух прошлогодков. В то время как по правобережью Хавагды в основном отмечались группы самок с молодняком (хотя молодые самцы также присутствовали). Расстояние между двумя этими участками установки фотоловушек 3–5 км без значимых для снежного барана преград, и мы считаем животных разного пола на этих двух участках частями единой группировки. В бассейне р. Экса летние местообитания самок и самцов, судя по данным с фотоловушек, разобщены в меньшей степени. Разные группы самок с молодняком используют одну и ту же территорию совместно, то объединяясь во временные стада, то разъединяясь. Отмечено крайне неравномерное использование высокогорной территории животными. Например, при обследовании правобережья р. Шаньга и верховьев этой же реки (водораздел с р. Порог) мы обнаружили крайне мало следов пребывания этого вида по сравнению с количеством следов в районах установки фотоловушек.

Таблица 5. Число самцов снежного барана разного возраста, учтенных на различных участках хребта Кодар

Район, год	Возрастные группы		
	2–3-летние	4–5-летние	старше 5 лет
р. Хавагда, 2019	3–4	1	–
р. Хавагда, 2020	1	3	–
р. Экса, 2019	3	1	2
р. Шаньга, 2020	2–3	3–4	2–3

Таблица 6. Расчетная численность и соотношение половозрастных групп снежного барана на обследованных участках хребта Кодар

Район, год, показатель	Возрастные и половые группы				
	взрослые самки	ягнята- сеголетки	прошлогодки	молодые самцы (2–5 лет)	зрелые самцы (старше 5 лет)
р. Хавагда, 2019	12	11	9	4–5	0
р. Экса, 2019	10	11	2	4	2
р. Шаньга, 2020	0	0	0	5–7	2–3
Среднее, %	29.7	29.7	14.9	19.6	6.1

Численность на обследованных участках и расчетный половозрастной состав

К сожалению, индивидуальное распознавание особей снежных баранов затруднено и может осуществляться лишь при кратковременных исследованиях на ограниченной территории в отношении взрослых самцов и некоторых самок (с дефектами рогов). В пределах обследованной территории удалось примерно установить численность взрослых самцов снежного барана (2 года и старше) по размерам, форме и дефектам рогов – всего около 17–21 особей (табл. 5). Для районов Хавагды и Эксы мы используем данные 2019 г., а для районов Шаньги – данные 2020 г. (предполагая, что число самцов практически не изменилось за год). Молодых самцов (2–5 лет) оказалось примерно в 4 раза больше, чем зрелых (старше 5 лет).

Фотоматериалы и прямые наблюдения свидетельствуют о высокой частоте повреждения рогов у самок. Рог мог быть разрушен как частично, так и почти до основания. В 2019 г. в бассейне Хавагды индивидуально распознавали трех самок с хорошо заметными дефектами рогов. Из 112 встреч самок в 18 случаях особенности строения рогов рассмотреть не удалось. Из оставшихся 94 встреч на индивидуально распознаваемых самок пришлось 23% встреч при суммарном расчете, или 26% при расчете в среднем по каждой фотоловушке. Исходя из допущения, что вероятности встречи (фотофиксации) индивидуально распознаваемых и не распознаваемых самок на обследованном участке должны быть примерно одинаковы, мы можем оценить число всех взрослых самок на данной территории примерно в 12 особей. Численность молодняка рассчитана исходя из доли встреч по отношению к взрослым самкам (табл. 4). Аналогичные расчеты в 2020 г. для того же участка менее надежны из-за меньшего объема материала, поэтому мы их не приводим. Отметим, что две из трех индивидуально распознаваемых в 2019 г. самок были вновь отмечены в 2020. В бассейне р. Экса в 2019 г. мы также смогли индивидуально распознать четырех самок с дефектными рогами (рис. 2*A*, 2*C*). Из 65 встреч самок с хорошо различимой формой рогов на этих четырех пришлось 42% встреч при суммарном расчете, или 38% при расчете в среднем по каждой фотоловушке.

Таким образом, в бассейне р. Экса суммарно отмечено около 29 особей снежного барана, в междуречье рек Хавагды и Шаньги – около 45 (табл. 6). На основании табл. 6 можно рассчитать половой и возрастной состав группировок снежного барана района исследования. Соотношение полов среди взрослых особей примерно равное, но по каждому из участков различается: в районе р. Экса на 10 самок приходится 6 самцов, на левобережье Среднего Сакукана – 9–12 самцов. Доля сеголеток в летние месяцы составила 24–38% от всей группировки, прошлогодок – 9–20%, в среднем – 30 и 15% соответственно.

Хотя соотношение полов среди зарегистрированных взрослых особей примерно равное (табл. 6), число проходов самцов на фотоловушках существенно ниже, чем число проходов самок (табл. 3). Это может быть объяснено меньшей плотностью населения самцов при бóльших, чем у самок с молодняком, размерах индивидуальных участков обитания. Другим объяснением может

быть бóльшая привязанностью самок с молодняком к тропам и иным удобным для передвижения участкам, где устанавливались фотоловушки. Так, в районе р. Шаньга встречаемость самцов снежного барана по визуальным наблюдениям и следам жизнедеятельности высокая, но эффективность фотоучета в целом оказалась низкой.

Также обращает на себя внимание низкая доля зрелых и особенно старых самцов по сравнению с долей молодых. В репрезентативных выборках доля молодых самцов снежного барана обычно составляет 6–13%, зрелых – 12–33% от популяции (Данилкин, 2005). Обратное соотношение в полученных на Кодаре материалах может быть, как следствием неравномерного распределения (зрелые самцы, возможно, проводят лето в других районах хребта), так и избирательным отстрелом зрелых самцов. По опросным данным браконьерская охота на снежного барана проводится на некоторых доступных участках хребта Кодар с хорошими условиями для спуска добычи и ее дальнейшей транспортировки. Косвенные немногочисленные свидетельства охоты на баранов в прошлые годы (до создания национального парка) найдены, в том числе, на обследованных участках в бассейне Среднего Сакукана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволили выявить некоторые особенности структуры популяции снежного барана хребта Кодар в одном из важнейших районов обитания популяции (бассейн р. Средний Сакукан, южный макросклон) (Медведев, 1997). Доля размножающихся самок высокая: число сеголетков в летние месяцы примерно равно числу взрослых самок. Смертность ягнят в первый год жизни может значительно различаться в разные годы и на разных участках и доходить до 80% (2018/2019 годы). Показатели стадности в июле–сентябре низкие: для самок и молодняка – 2.4–3.5, для самцов – 1.1–1.8. Суммарно по всем участкам доля взрослых самок составила около 30%, такая же доля сеголетков, прошлогодков – в среднем 15%, самцов 26% (из них в возрасте старше 5 лет – 6%). Такой половозрастной состав свидетельствует о благополучном состоянии обследованных группировок. Некоторые вопросы вызывает лишь низкая доля самцов старшей возрастной группы по отношению к молодым – что может быть, как результатом эксплуатации (браконьерство), так и неравномерности распределения в пределах ареала. Рекомендуем включить юго-восточный макросклон хребта Кодар по левому берегу р. Средний Сакукан (где расположен левобережный обследованный участок – Хавагда) в национальный парк "Кодар" (или его охранную зону). Здесь расположены одни из важнейших местообитаний кодарского снежного барана, внесенного в Красную книгу РФ. Опыт использования фотоловушек на Кодаре показывает, что их можно успешно применять для мониторинга популяционных характеристик снежного барана на отдельных участках ареала, но для объективной оценки следует учитывать пространственную половую разобщенность в летний период. Необходимо провести аналогичное обследование других важнейших мест как летнего, так и зимнего обитания кодарского снежного барана.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит за помощь в организации полевых работ директора ИПРЭК СО РАН И.Е. Михеева, зам. директора Сохондинского заповедника по национальному парку "Кодар" А.Н. Давыдова, а также за помощь при проведении работ – инспекторов национального парка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилкин А.А., 2005. Полорогие (Bovidae). М.: Товарищество научных изданий КМК. 550 с.

Железнов-Чукотский Н.К., 1994. Экология снежных баранов Северной Азии. М.: Наука. 256 с.

Заумыслова О.Ю., Бондарчук С.Н., 2017. Оценка состояния популяции амурского горала (*Naemorhedus caudatus*: Bovidae) в Сихотэ-Алинском заповеднике с помощью фотоловушек // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2. № 4. С. 151–163. https://doi.org/10.24189/ncr.2017.024

Красная книга Забайкальского края. Животные, 2012. Новосибирск: ООО "Новосибирский издательский дом". 344 с.

Медведев Д.Г., 1994. Новый подвид снежного барана из хребта Кодар (Витимо-Олекминское нагорье) // Байкал – природная лаборатория для исследования изменения окружающей среды и климата. Т. 5. Иркутск: Лисна. С. 37–38.

Медведев Д.Г., 1997. Экология снежного барана (*Ovis nivicola* Eschscholtz, 1829) в высокогорьях хребта Кодар (Северное Забайкалье). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Иркутский государственный университет. 26 с.

Огурцов С.С., Желтухин А.С., 2017. Применение фотоловушек в изучении популяционной группировки бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Зоологический журнал. Т. 96. № 3. С. 360–372. https://doi.org/10.7868/S0044513417030084

Огурцов С.С., Желтухин А.С., Котлов И.П., 2018. Суточная активность крупных и средних млекопитающих по данным фотоловушек в Центрально-Лесном заповеднике (Валдайская возвышенность, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 3. № 2. С. 68–88. https://doi.org/10.24189/ncr.2018.031

Подольский С.А., Доманов Т.А., Кастрикин В.А., 2019. Первые результаты исследований и перспективы охраны снежных баранов *Ovis nivicola alleni* Matschie, 1907 в Амурской области // Амурский зоологи-

ческий журнал. Т. 11. № 2. С. 173–184. https://doi.org/10.33910/2686-9519-2019-11-2-173-184

Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 24 марта 2020 года № 162 “Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации”

Ревин Ю.В., 1982. Отчет учета снежных баранов (*Ovis nivicola*) в Якутии // Зоологический журнал. Т. 61. № 4. С. 593–599.

Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., 2018. Суточная активность европейского барсука (*Meles meles*, Mustelidae, Carnivora) на поселениях в Дарвинском заповеднике и национальном парке “Мещера” (Россия) в летне-осенний период. // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 3. № 2. С. 47–56. https://doi.org/10.24189/ncr.2018.032

Филь В.И., Мосолов В.И., 2010. Снежный баран Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 170 с.

Чернявский Ф.Б., 1961. Материалы по биологии снежного барана в Корякском нагорье // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 66. № 6. С. 61–76.

Guo W., Cao G., Quan R., 2017. Population dynamics and space use of wild boar in a tropical forest, Southwest China. Global ecology and conservation. № 11. P. 115–124. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.04.005

Ikeda T., Takahashi H., Yoshida T., Igota H., Kaji K., 2013. Evaluation of camera trap surveys for estimation of sika deer herd composition. Mammal Study. V. 38. № 1. P. 29–33. https://doi.org/10.3106/041.038.0103

Jackson R., Roe J., Wangchuk R., Hunter D., 2005. Surveying Snow Leopard Populations with Emphasis on Camera Trapping: A Handbook. Sonoma, California: The Snow Leopard Conservancy. 73 p.

Karanth K.U., 1995. Estimating tiger (*Panthera tigris*) populations from camera-trap data using capture-recapture model // Biological Conservation. № 71. P. 333–338.

Peres P., Polverini M., Oliveira M., Duarte J., 2017. Accessing camera trap survey feasibility for estimating *Blastocerus dichotomus* (Cetartiodactyla, Cervidae) demographic parameters // Iheringia Série Zoologia. № 107. e2017041. https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017041

R Core Team, 2021. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Available from http://www.r-project.org

POPULATION STRUCTURE OF THE SNOW SHEEP, *OVIS NIVICOLA* (ARTIODACTYLA, BOVIDAE), IN THE KODAR MOUNTAIN RIDGE, TRANSBAIKALIA, RUSSIA

Yu. A. Bazhenov*

Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, 672014 Russia

**e-mail: uran238@ngs.ru*

A small isolated population of the snow sheep (*Ovis nivicola* Eschscholtz 1829) inhabits the Kodar Mountain Ridge, Zabaikalsky krai, Russia, being listed in the Red Data Book of Russia since 2020. The Kodar Mountain Ridge is the southwesternmost part of the modern distribution range of the snow sheep. The present study aimed at revealing the modern population structure of bighorn sheep in the Kodar Ridge using camera traps for the monitoring of two subpopulations as an example. We collected photo and video material in July–September 2019 and July–September 2020, when the animals were sedentary on summer pastures. The average group size in summer was low: 2.4–3.5 (females with young) and 1.1–1.8 (males). In summer, the maximum group size was 6 (males) or 8 (females with young). Adult males and females with juveniles were slightly separated spatially in summer (not more than a few km). The fertility rate was high (about 100%). The total annual survival in the first year varied in two different study areas. In total, in all areas, the proportion of adult females amounted to about 30%, being 30% for lambs, 15% for yearlings, and 26% for males (including 6% for 6-year old or older ones). The low proportion of old males and some traces of hunting indicated that, at least until recently, the population had experienced certain poaching pressure. Because the study area on the left bank of Sredniy Sakukan River included important summer habitats of the snow sheep, it can be proposed for inclusion in the protected area of the Kodar National Park.

Keywords: age and sex composition, fertility, Kodar National Park, Zabaikalsky krai, camera trap

EDN: AOEXAE
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 5, с. 590–600

УДК 636.934.55:574.24

ВРЕМЕННА́Я И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ МЕХОВОГО ПОКРОВА СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) В ЯКУТИИ

© 2022 г. Е. С. Захаров[a, b, *], В. М. Сафронов[a, **], Н. Н. Захарова[b], Л. П. Корякина[c], Н. С. Григорьева[d], В. В. Филиппова[b, e]

[a] *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677000 Россия*

[b] *Институт естественных наук СВФУ имени М.К. Аммосова, Якутск, 677000 Россия*

[c] *Арктический государственный агротехнологический университет, Якутск, 677007 Россия*

[d] *Федеральный исследовательский центр "Якутский научный центр СО РАН", Якутск, 677980 Россия*

[e] *Институт гуманитарных исследований и проблем малочисленных народов Севера СО РАН, Якутск, 677027 Россия*

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

***e-mail: vmsafronov28@gmail.com*

Поступила в редакцию 29.01.2021 г.
После доработки 22.06.2021 г.
Принята к публикации 31.12.2021 г.

Проанализированы результаты сортировки 247 922 шкурок соболя, заготовленных в Якутии в 1994–2005 гг. По литературным и собственным данным рассмотрены изменения окраски волосяного покрова в 1930–1948, 1964–1976, 1980–1990 гг. и в последние десятилетия. Охарактеризовано распределение разных цветовых форм соболя по эколого-географическим районам Якутии в XVII в. и в настоящее время. Установлена устойчивая тенденция посветления меха соболя после восстановления численности и ареала. Показана синхронность изменений окраски в нативных и интродуцированных группировках вида. Выявлена определенная последовательность в изменении цветности соболя, обусловленная полигенным наследованием. На первом этапе шло увеличение доли средних цветовых вариантов, на последующем – прогрессирующее посветление значительной части особей. При этом интродуцированные соболи ценных кряжей сохранили более темную окраску меха в сравнении с автохтонным енисейским подвидом.

Ключевые слова: соболь, мех, интродукция, автохтон, популяция

DOI: 10.31857/S0044513422050087

В Якутии издавна обитали две цветовые формы соболя. Соболи со сравнительно светлым волосяным покровом населяли северо-запад региона, с темным и более ценным мехом – южные и восточные районы. В XVII–XVIII вв. численность соболя катастрофически сократилась под воздействием неумеренного промысла. В последующем только периодические запреты промысла в 1930–1950 гг. и интродукционные работы в 1948–1961 гг. позволили воссоздать популяции вида. На северо-западе Якутии их численность увеличилась в результате охраны, размножения и естественного расселения местного оленеко-жиганского соболя, относящегося к светлоокрашенному енисейскому подвиду (*Martes zibellina yeniseensis* Ognev 1925). На остальной территории были созданы новые популяции вида путем искусственного расселения зверьков с темной окраской меха. Переселяли в основном витимских соболей (*M. z. princeps* Birula 1922) (около 4.8 тыс. особей), в бассейне р. Колыма выпущены также буреинские (*M. z. princeps* Birula 1922) и камчатские соболи (*M. z. kamtshadalica* Birula 1919) (0.3 тыс.). Доля особей наивысших цветовых категорий ("головки" и "подголовки") достигала 67.8–77.7% от числа расселенных соболей. В Южной Якутии в формировании современных популяций участвовали местные соболи, тождественные по окраске волосяного покрова витимским соболям, что способствовало сохранению их высоких меховых

качеств в потомстве. В Северо-Восточной Якутии воспроизводство завезенных темных соболей шло “в чистоте”, без участия автохтонов, полностью исчезнувших ранее (Тавровский и др., 1958; Тавровский, 1959; Грязнухин, 1958, 1965; Мельчинов, 1958; Павлов и др., 1973).

Анализ изменений окраски соболя за прошедшее время представляет большой интерес для пушнозаготовительной и селекционно-звероводческой деятельности, для изучения феногенетических особенностей в искусственно созданных и нативных популяциях вида. Ранее колориметрические характеристики соболя в Якутии с разной степенью подробности обсуждались в ряде статей (Тавровский, 1959; Белык, 1972; Грязнухин, Тагиров, 1977; Монахов, 2006; Захаров, 2012; Сафронов, Захаров, 2014; Осипова и др., 2019; и др.). В настоящей работе рассматривается изменчивость окраски соболя в различных эколого-географических зонах Якутии с привлечением литературных и собственных данных за весь постинтродукционный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу статьи составляют данные сортировки 247922 шкурок соболя на пушно-меховой базе ГУП ФАПК “Сахабулт” в 1994–2005 гг. Шкурки сортировались согласно ГОСТ 27571–87 по четырем цветовым категориям: I – цветовые формы “головка высокая”, “головка нормальная” и “подголовка высокая”; II – “подголовка нормальная”; III – “воротовой темный”; IV – “воротовой нормальный” и “меховой”. В соответствии с этим категория “головка высокая”, “головка нормальная” и “подголовка высокая” отнесена к темным соболям, “подголовка нормальная” и “воротовой темный” – к средним по окрасу, “воротовой нормальный” и “меховой” – к светлым (Тимофеев, 1970; Монахов, 2006). В работе Бакеева (1976) с учетом прежней пушной номенклатуры в группу темных соболей включены “головки” и “подголовки”, в группу средних – “воротовой темный” и “воротовой нормальный”, в группу светлых – “меховые”. По такой же схеме рассчитано соотношение этих групп в статьях Еремеевой (1952) и Белык (1972), поэтому далее в тексте эти показатели обсуждаются отдельно.

Шкурки с сединой регистрировались с 2000 по 2005 г. Кроме того, встречаемость седины и горлового пятна определена у 93 соболей известного пола и возраста, добытых на опытном охотничьем участке по р. Алдан в промысловые сезоны 2006/2007 и 2008/2009 гг. Балльная оценка окраски соболиных шкурок рассчитана с использованием шкалы Еремеевой (1952). Шкуркам I цвета присваивалось 4 балла, II – 3, III – 2, IV – 1 балл. В цитируемых ниже работах индекс окраски определяли по семи стандартным категориям (Еремеева, 1952; Белык, 1972; Бакеев, 1976; Монахов, 2006), и этот показатель несколько превышает наши показатели. При статистических расчетах использован пакет анализа MS Excel. Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента, при сравнении показателей цветности использовали критерий χ^2.

Карты территориального распределения соболей с разной окраской составлены с использованием программного продукта ArcGIS 10.4.1. ЭСРИ СНГ 2016, содержащего различные ГИС-слои, из которых для привязки использовались административно-территориальные, природные и гидрографические карты. Сопоставление географической изменчивости окраски соболя за разные периоды в ArcGIS показало, что границы шкал проходят по водоразделам рек и соответствуют эколого-географическим зонам. Карты распределения соболя по окраске меха составлены на основе статистических расчетов в +-ArcGIS. Средняя цена шкурок в XVII в. рассчитана по “разборной” цене (устанавливалась при сортировке в Москве и была выше приемной) в 1655–1702 гг., при устойчивой стоимости соболиной пушнины (Павлов, 1972). Восстановления пропусков в массиве данных производились с использованием аналитических моделей с применением MS Excel, методом фиктивных переменных с построением регрессионной модели.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средний балл окраски шкурок соболя изменялся по разным районам Якутии от 1.0 до 2.0 (табл. 1). Наиболее светлые шкурки со средним индексом окраски 1.3 балла ($p < 0.01$) заготавливались в северо-западных районах Якутии, населенных оленеко-жиганским соболем. Более темные шкурки (1.8 балла, $p < 0.01$) поступали из южных, центральных и северо-восточных районов, занятых интродуцированными группировками. При сходном среднем индексе окраски (1.8 балла) в центральных и северо-восточных районах вариабельность цветности шкурок была выше (C_V = = 7.3 ± 1.7 и 7.2 ± 1.5%), чем в южной зоне (2.9 ± ± 0.94%) с более устойчивым преобладанием темных тонов. В зоне контактов светлых оленеко-жиганских и темных интродуцированных соболей в бассейне р. Вилюй (рис. 1), балльная оценка окраски (1.2–1.5) более сходна с оленеко-жиганскими (1.0–1.5), раньше заселившими этот район (Тавровский, 1958).

Доля шкурок с сединой, являющихся одним из признаков фенотипической изменчивости и, кроме того, имеющих повышенный покупательский спрос, колебалась по разным районам от 0.6 до 11.2%. В наименьшем количестве они отмечены в северо-западной зоне (0.9%). В вилюйской

Таблица 1. Окраска шкурок соболя в разных районах Якутии в 1994–2005 гг.

Район	Количество шкурок, шт.	Цветовая категория, %				Балл окраски	Шкурки с сединой, %
		I	II	III	IV		
Южная (Алданская и Приленская) зона							
Олёкминский	29626	3.0 ± 0.1	16.3 ± 0.2	38.8 ± 0.3	41.8 ± 0.3	1.8 ± 0.005	4.4 ± 0.1
Ленский	22715	2.4 ± 0.1	12.6 ± 0.2	34.4 ± 0.3	50.7 ± 0.3	1.8 ± 0.006	3.5 ± 0.2
Алданский	30119	3.0 ± 0.1	19.5 ± 0.2	38.0 ± 0.3	39.6 ± 0.3	1.9 ± 0.005	5.1 ± 0.2
Усть-Майский	21603	2.5 ± 0.1	18.1 ± 0.3	43.2 ± 0.3	36.2 ± 0.3	1.9 ± 0.006	4.7 ± 0.2
Нерюнгринский	9824	3.3 ± 0.2	18.1 ± 0.4	38.0 ± 0.5	40.6 ± 0.5	1.8 ± 0.01	5.3 ± 0.3
Северо-западная (Оленеко-Жиганская) зона							
Анабарский	5	0.0	0.0	0.0	100.0	1.0	н/д
Булунский	91	0.0	3.3 ± 1.9	46.2 ± 5.2	50.5 ± 5.2	1.5	н/д
Оленёкский	7664	0.2 ± 0.1	2.2 ± 0.2	12.6 ± 0.4	85.0 ± 0.4	1.2 ± 0.01	0.6 ± 0.2
Жиганский	9532	0.4 ± 0.1	4.3 ± 0.2	22.6 ± 0.4	72.8 ± 0.5	1.3 ± 0.009	1.2 ± 0.1
Северо-восточная (горная и Колымо-Индигирская) зона							
Аллаиховский	27	0.0	3.7 ± 3.6	48.1 ± 9.6	48.1 ± 9.6	1.6	н/д
Нижнеколымский	909	0.7 ± 0.3	13.9 ± 1.1	42.1 ± 1.6	43.3 ± 1.6	1.7 ± 0.03	1.8 ± 0.6
Среднеколымский	20316	2.1 ± 0.1	21.0 ± 0.3	40.2 ± 0.3	36.7 ± 0.3	1.9 ± 0.006	4.5 ± 0.2
Верхнеколымский	16572	2.3 ± 0.1	22.4 ± 0.3	47.4 ± 0.4	28.0 ± 0.3	2.0 ± 0.007	4.5 ± 0.2
Абыйский	11569	3.0 ± 0.1	20.9 ± 0.4	39.5 ± 0.5	36.6 ± 0.4	1.9 ± 0.008	2.9 ± 0.2
Томпонский	7569	3.7 ± 0.2	20.2 ± 0.5	35.9 ± 0.6	40.2 ± 0.6	1.9 ± 0.01	6.0 ± 0.3
Момский	1616	1.5 ± 0.3	13.0 ± 0.8	44.4 ± 1.2	41.2 ± 1.2	1.8 ± 0.02	10.2 ± 1.1
Верхоянский	742	1.8 ± 0.5	14.2 ± 1.3	40.7 ± 1.8	43.4 ± 1.8	1.8 ± 0.03	11.2 ± 1.3
Эвено-Бытантайский	14	14.3 ± 9.3	0.0	35.7 ± 12.8	50.0 ± 13.4	1.8	н/д
Оймяконский	63	3.2 ± 2.2	20.6 ± 5.1	42.9 ± 6.2	33.3 ± 5.9	1.9	3.3 ± 2.3
Кобяйский	4095	2.0 ± 0.2	12.2 ± 0.5	31.0 ± 0.7	54.8 ± 0.8	1.6 ± 0.01	3.2 ± 0.3
Западная (Вилюйская) зона							
Вилюйский	3404	0.5 ± 0.1	3.8 ± 0.3	12.8 ± 0.6	82.8 ± 0.6	1.2 ± 0.01	1.1 ± 0.2
Верхневилюйский	2184	0.7 ± 0.2	5.2 ± 0.5	22.1 ± 0.9	72.0 ± 1.0	1.4 ± 0.02	2.3 ± 0.4
Сунтарский	2282	1.5 ± 0.3	8.3 ± 0.6	25.0 ± 0.9	65.2 ± 1.0	1.5 ± 0.02	4.8 ± 0.5
Мирнинский	15224	0.3 ± 0.04	1.7 ± 0.1	10.9 ± 0.3	87.2 ± 0.3	1.2 ± 0.007	1.4 ± 0.1
Нюрбинский	3559	0.1 ± 0.04	2.4 ± 0.3	14.6 ± 0.6	82.9 ± 0.6	1.2 ± 0.01	0.6 ± 0.1
Центральная зона							
Амгинский	9322	3.3 ± 0.2	18.1 ± 0.4	40.7 ± 0.5	38.0 ± 0.5	1.9 ± 0.009	6.6 ± 0.3
Таттинский	3230	4.3 ± 0.4	20.3 ± 0.7	36.2 ± 0.8	39.2 ± 0.9	1.9 ± 0.01	3.2 ± 0.4
Чурапчинский	1472	5.0 ± 0.6	20.2 ± 1.0	38.8 ± 1.3	36.0 ± 1.3	1.9 ± 0.02	6.6 ± 0.8
Мегино-Кангаласский	461	3.3 ± 0.8	21.0 ± 1.9	36.7 ± 2.2	39.0 ± 2.3	1.9 ± 0.03	1.8 ± 0.8
Усть-Алданский	937	3.9 ± 0.6	12.8 ± 1.1	33.5 ± 1.5	49.7 ± 1.6	1.7 ± 0.03	5.0 ± 0.8
Хангаласский	8562	3.7 ± 0.2	15.9 ± 0.4	34.0 ± 0.5	46.5 ± 0.5	1.8 ± 0.01	5.4 ± 0.3
Горный	2386	1.3 ± 0.2	7.8 ± 0.6	34.7 ± 1.0	56.1 ± 1.0	1.6 ± 0.02	4.6 ± 0.6
Намский	83	1.2 ± 1.1	14.5 ± 3.8	28.9 ± 5.0	55.4 ± 5.5	1.6	н/д
Якутский	145	2.1 ± 1.1	17.2 ± 3.1	44.8 ± 4.1	35.9 ± 4.0	1.9	н/д

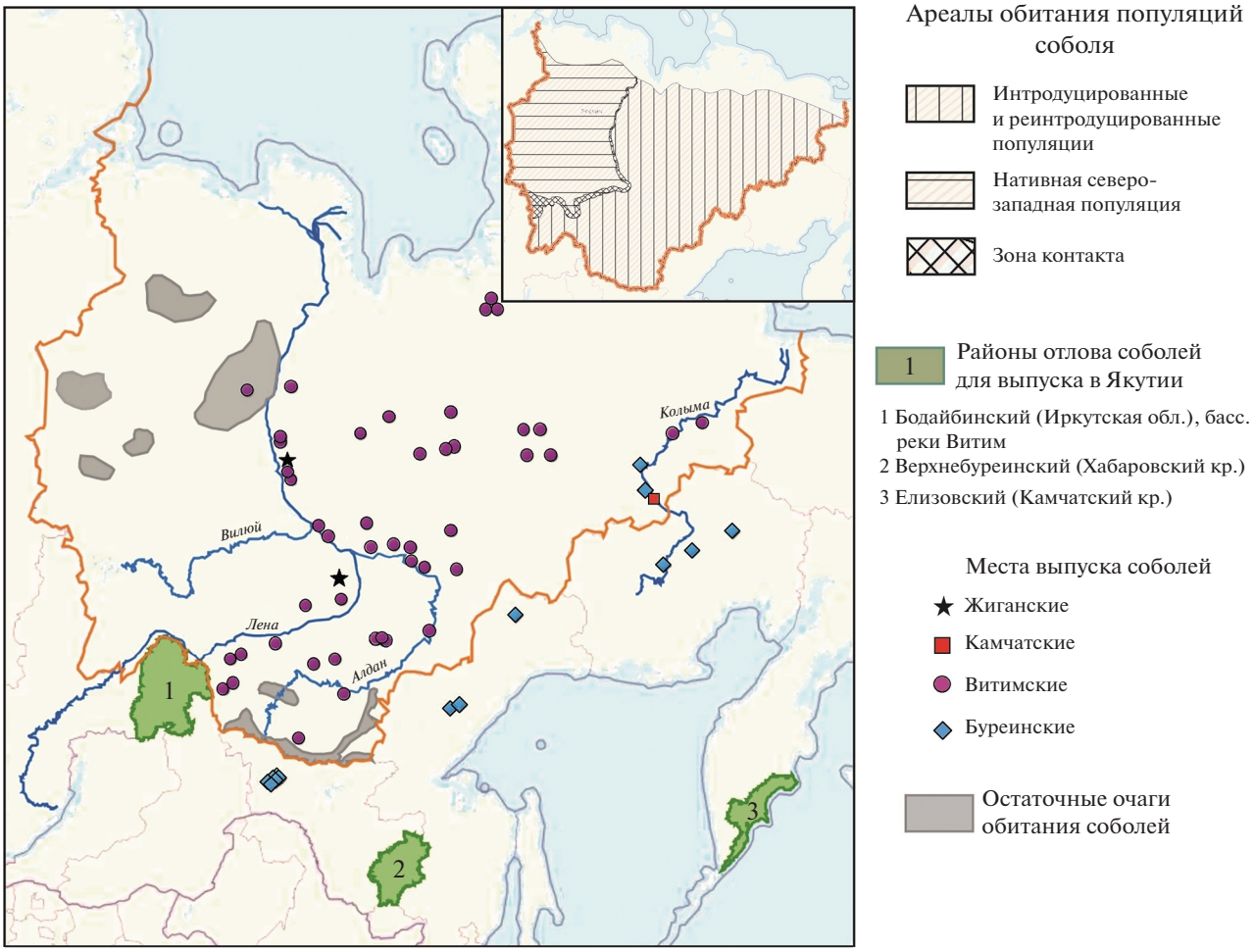

Рис. 1. Картосхема искусственного расселения соболя в Якутии в 1948–1961 гг. (Тавровский и др., 1958; Павлов и др., 1973; Грязнухин, 1980).

зоне совместного обитания оленеко-жиганских и интродуцированных соболей встречаемость шкурок с проседью выше (2.0%, $p < 0.01$)), а ее изменчивость по районам ($C_V = 81.0 \pm 25.5\%$) наибольшая в Якутии. В южных, центральных и северо-восточных районах, населенных интродуцентами, доля шкурок с сединой была в среднем сходной (соответственно 4.6, 4.7 и 5.3%). При этом больше всего их заготавливалось в горных Момском (10.2%) и Верхоянском районах (11.2%, $p < 0.01$) на северо-востоке Якутии, где могут существовать относительно изолированные территориальные группировки с повышенной частотой этого признака, сочетающегося с темной окраской. Доля седых шкурок здесь существенно варьировала по разным районам ($C_V = 62.7 \pm 14.8\%$). Наименее вариабелен этот показатель в районах Южной Якутии ($C_V = 15.0 \pm 4.7\%$), где встречаемость особей с проседью, как и с темным мехом, более стабильна, чем в центральных и северных районах (табл. 1).

Наибольшее количество шкурок с сединой выявлено во II и III цветовых категориях ($r = 0.99 \pm \pm 0.1$). Среди меньших по размерам шкурок седые встречались в среднем чаще (6.0%), чем среди крупных (3.9%) (табл. 2).

В промысловой пробе из 93 соболей, добытых в бассейне р. Алдан в сезоны 2006/2007 и 2008/2009 гг., седина отмечена у 9.7%. Половые различия по этому признаку отсутствовали. В I и II цветовых категориях особи с сединой составляли 23.1%, в III – 12.9, в IV – 4.1%. Горловое пятно имели 47.2% соболей: в I–II категориях – 55.5%, III – 54.8, в IV – 44.9% особей. Эти данные сопоставимы с данными по Западной Сибири, где в общей выборке указанный признак отмечен у 43.8% соболей, в группах с темной окраской – у 52.9–64.5% особей (Герасимова, 1958; Крючков, 1975).

Аномально окрашенные (аберрантные) особи в популяциях соболя крайне редки (0.004%) (Бакеев и др., 2003). Регистрация таких особей в раз-

Таблица 2. Встречаемость шкурок с сединой в 2000–2005 гг.

Цветовая категория	Шкурки с сединой, %	Встречаемость (%) среди	
		мелких шкурок	крупных шкурок
I	4.2 ± 0.3	6.3 ± 1.0	3.9 ± 0.3
II	7.6 ± 0.2	8.4 ± 0.6	7.5 ± 0.2
III	6.7 ± 0.1	8.6 ± 0.4	6.5 ± 0.1
IV	1.0 ± 0.04	2.2 ± 0.2	0.9 ± 0.03

ных частях ареала представляет большой интерес для популяционно-генетических исследований и практики клеточного соболеводства. В настоящее время в Якутии они известны только по музейным коллекциям (https://sakhalife.ru/evgenij-zaharov-beremennost-u-sobolya-dlitsya-9-mesyaczev/).

Распространенность разных цветовых форм соболя в XVII в. отражена в различиях цен на шкурки в разных пунктах Якутского уезда, рассчитанных по данным Павлова (1972) (рис. 2). Наиболее дорогие шкурки добывались на юге Якутии, особенно в бассейнах рек Патом, Чара, Учур (Тонторское зимовье) (4.5 ± 0.5, 4.1 ± 0.7 и 4.1 ± 0.6 руб. соответственно), а также на северо-востоке – в бассейнах верхнего и среднего течения рек Индигирка (3.89 руб.) и Колыма (3.76 руб.), что свидетельствовало о широком распространении темной формы. Наименьшую цену имели шкурки к западу от р. Лена и северу от р. Вилюй (1.85–2.04 руб.), а также в нижнем течении рек Яна и Индигирка (2.39–2.53 руб.), где исторически обитали светлоокрашенные соболи (Сабанеев, 1875).

При депрессии численности соболя в XVIII–начале XX вв. в зонах обитания, как темных, так и светлых форм, сохранились лишь разрозненные очаги вида (Буякович, Корнилов, 1948; Тимофеев, Надеев, 1955; Тавровский и др., 1958; Павлов, 1972). В 1930-х гг. в добыче соболя в Южной Якутии шкурки с темной окраской составляли 53–64%, светлой окраской – 3–5% (Кузнецов, 1941). В такой же пропорции они встречались здесь в 1946–1948 гг. Темные формы (“головки” и “подголовки”) составляли 57.5%, средние (“воротовые”) – 39.1, светлые (“меховые”) – 3.4%, средний балл окраски равнялся 3.9. Лучшие шкурки поступали из бассейна р. Олекмы. На северо-западе Якутии на долю темных шкурок приходилось 29.3%, средних – 60.5%, светлых – 10.2%, индекс окраски составлял в среднем – 2.9 балла при изменении по районам от 1.6 до 3.7 (Еремеева, 1952). Природная обстановка и разобщенность поселений соболя в этот период, по всей видимости, благоприятствовали появлению темноокрашенных особей, явно преобладавших на юге и сравнительно многочисленных даже на северо-западе Якутии (рис. 3).

После завершения интродукционных работ соотношение цветовых групп изменилось. Рост численности, слияние локальных очагов, массовые миграции и перемешивание генофонда в новых популяциях привели к усреднению окраски (Бакеев, 1976). На юге Якутии уже в 1965–1969 гг. доля темных шкурок уменьшилась (29–30%), средних – возросла (67–68%), светлых, как и ранее, было мало (1.7–3.6%). Индекс окраски снизился до 3.0–3.3 баллов. В нативной популяции северо-запада этот показатель, как и два десятилетия назад, был меньше (2.4–2.6 баллов) (Бакеев, 1976). Сходные данные по Южной Якутии приводятся за 1964–1967 гг.: темные категории 27.4%, средние 70.9, светлые 1.7%, средний балл 3.1. Уменьшение выхода темных шкурок (23.1%) при увеличении средних (73.1%) и небольшой доле светлых (3.8%) наблюдалось и на северо-западе Якутии. Индекс окраски составлял в среднем 2.9 балла (n = 26020) (Белык, 1972).

В 1970–1980 гг. процесс посветления меха интродуцированных соболей продолжался. В период с 1974–1977 гг. по 1980–1982 гг. в бассейнах рек Олекма и Мая на юге Якутии доля темных шкурок в заготовках составляла 5.4–7.5%, светлых – 19.9–26.1%, свидетельствуя о прогрессирующем посветлении меха после 1964–1969 гг. Основными оставались средние цветовые категории (66.4–74.1%). На северо-востоке по р. Яна темные шкурки занимали 6.5–12.1%, средние – 63.6–69.7%, светлые – 23.8–24.4%. Примерно таким же образом изменилась за эти года цветность вида на северо-западе. Доля темных и среднеокрашенных шкурок составила здесь соответственно 1.5–2.1 и 55.1–57.4%, светлых – 24.5–26.9% (Монахов, 2006) (рис. 4).

В бассейне р. Колыма с 1960–1964 по 1986–1990 гг. доля темных соболей уменьшилась с 13.2 ± 1.9 до 4.6 ± 0.4%, светлых – возросла с 20.2 ± 1.9 до 34.3 ± 0.4% ($p < 0.01$), у средних этот показатель практически не изменился (66.6 ± 0.2 и 61.1 ± 0.4% соответственно) (Тавровский и др., 1971; Седалищев и др., 1992).

В том же направлении изменялись эти показатели в последующие десятилетия. По нашим данным, в Южной Якутии в 1994–2005 гг., по сравнению с 1974–1982 гг., средняя доля светлых

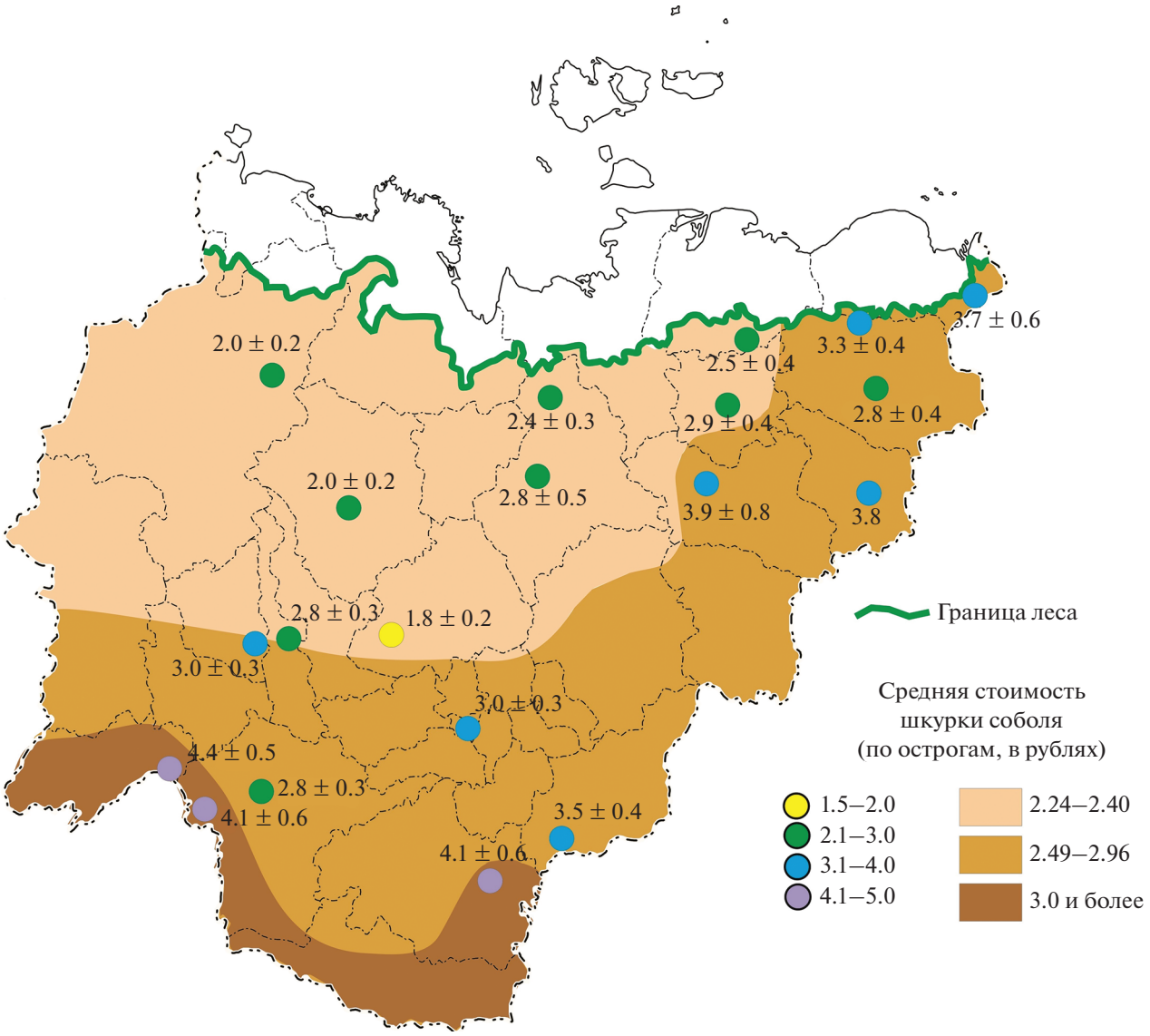

Рис. 2. Территориальное распределение соболя по качеству меха и пунктам сбора пушнины в Якутии в XVII в. (Павлов, 1972).

шкурок увеличилась (41.4 ± 0.1%, lim 28.1–57.9%), среднеокрашенных уменьшилась (55.9 ± 0.1%, 40.4–68.8%) ($p < 0.01$). Число темных вариаций снизилось в среднем до 2.7 ± 0.1% (1.7–3.6%) ($p < 0.01$). В бассейне р. Яна доля темных шкурок за этот период сократилась до 2.0 ± 1.2%, светлых – возросла до 42.3 ± 1.2%) ($p < 0.01$), доля средних изменилась мало (55.7 ± 1.2%). По р. Колыма распределение шкурок (светлые 32.7 ± 0.2, средние 65.1 ± 0.2, темные 2.2 ± 0.2%) было сходным с 1986–1990 гг., но сдвинуто в сторону увеличения светлых и уменьшения темных в сравнении с 1960–1964 гг. ($p < 0.01$). Аналогичные статистически значимые изменения окраски произошли на северо-западе. Доля светлых шкурок с 1974–1982 по 1994–2005 гг. повысилась здесь в среднем до 75.4 ± 0.3% (48.6–89.3%), средних – уменьшилась до 24.1 ± 0.3% (10.2–48.5%), темных – сократилась до 0.5 ± 0.3% (0–2.9%) (рис. 4). На опытном участке в бассейне р. Алдан в 2006–2009 гг. средний балл окраски шкурок (1.61 ± 0.07, $n = 93$) был статистически значимо меньше, чем в 2001 г. (2.07 ± 0.01, $p < 0.01$). На долю светлых шкурок здесь, как и в других южноякутских районах, приходилось 46.3%, средних – 53.7%, темные отсутствовали, хотя утечка их на сторону была исключена (Сафронов, Захаров, 2014), что подтверждает реальность рассматриваемого процесса осветления соболей. В целом в ареале вида кроме осветления наблюдается противоположный процесс – потемнение меха. Разная направленность этих явлений свидетельствует об их связи с объектив-

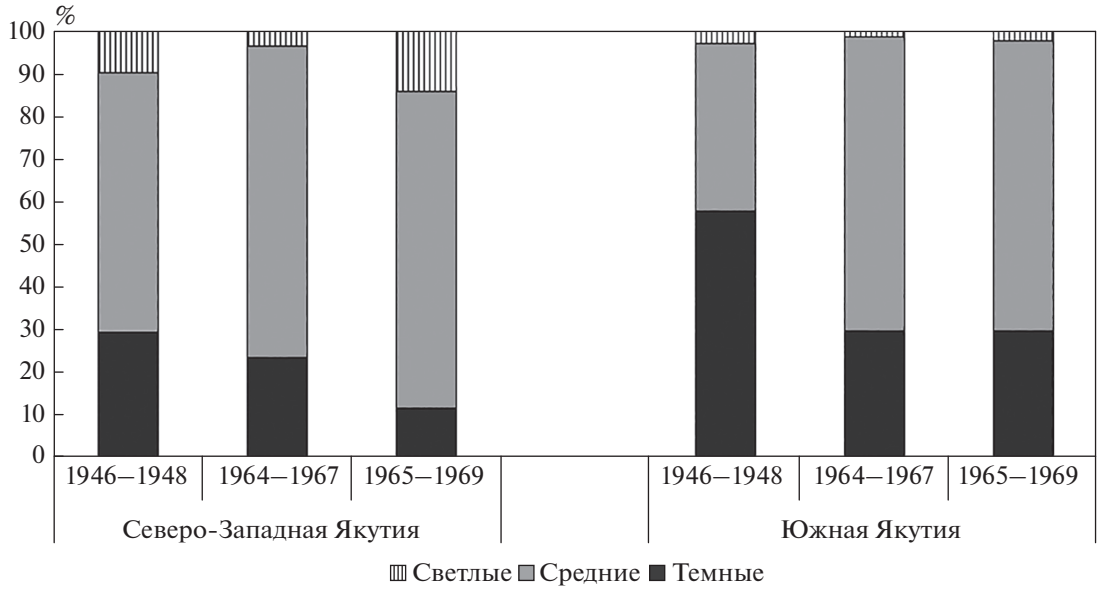

Рис. 3. Изменение цветности шкурок соболя в Южной и Северо-Западной Якутии в 1946–1969 гг. (1946–1948 гг. – Еремеева, 1952; 1964–1967 гг. – Белык, 1972; 1965–1969 гг. – Бакеев, 1976).

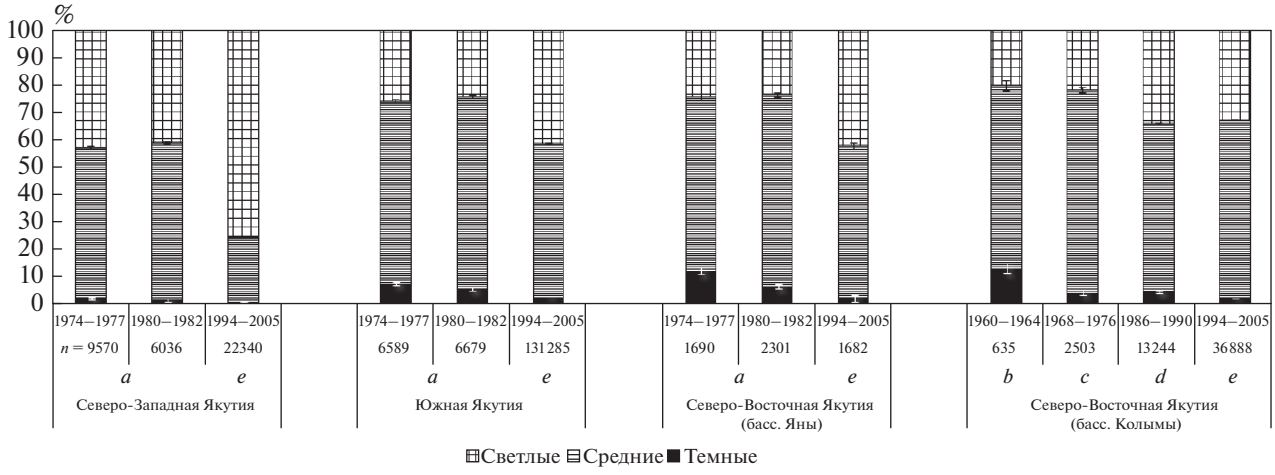

Рис. 4. Изменение цветности шкурок соболя в Южной, Северо-Западной и Северо-Восточной Якутии за период 1960–2005 гг. (*a* – Монахов, 2006; *b* – Тавровский и др., 1971; *c* – Грязнухин, Тагиров, 1977; *d* – Седалищев и др., 1992; *e* – наши данные). Статистическая значимость различий приведена в тексте.

ными изменениями, происходящими в популяциях (Монахов, 2006). В Якутии потемнение соболей отмечалось в 1968–1976 гг. в бассейне р. Колыма (Грязнухин, Тагиров, 1977), затем здесь начал преобладать процесс осветления (см. выше).

Таким образом, по указанным выше литературным и нашим данным в Якутии более полувека наблюдается постепенное осветление волосяного покрова как у соболей-интродуцентов, так и у оленеко-жиганского соболя, свидетельствуя о глобальном характере процесса. При этом в интродуцированных группировках на юге, северо-востоке и в центральных районах сохраняется более темная окраска меха, чем в автохтонной популяции северо-запада, что отмечалось ранее (Монахов, 2006) и подтверждается нашими более поздними исследованиями. В зоне естественного смешения интродуцированных и автохтонных группировок в бассейне р. Вилюй в окраске соболей превалируют светлые тона, в чем проявляется

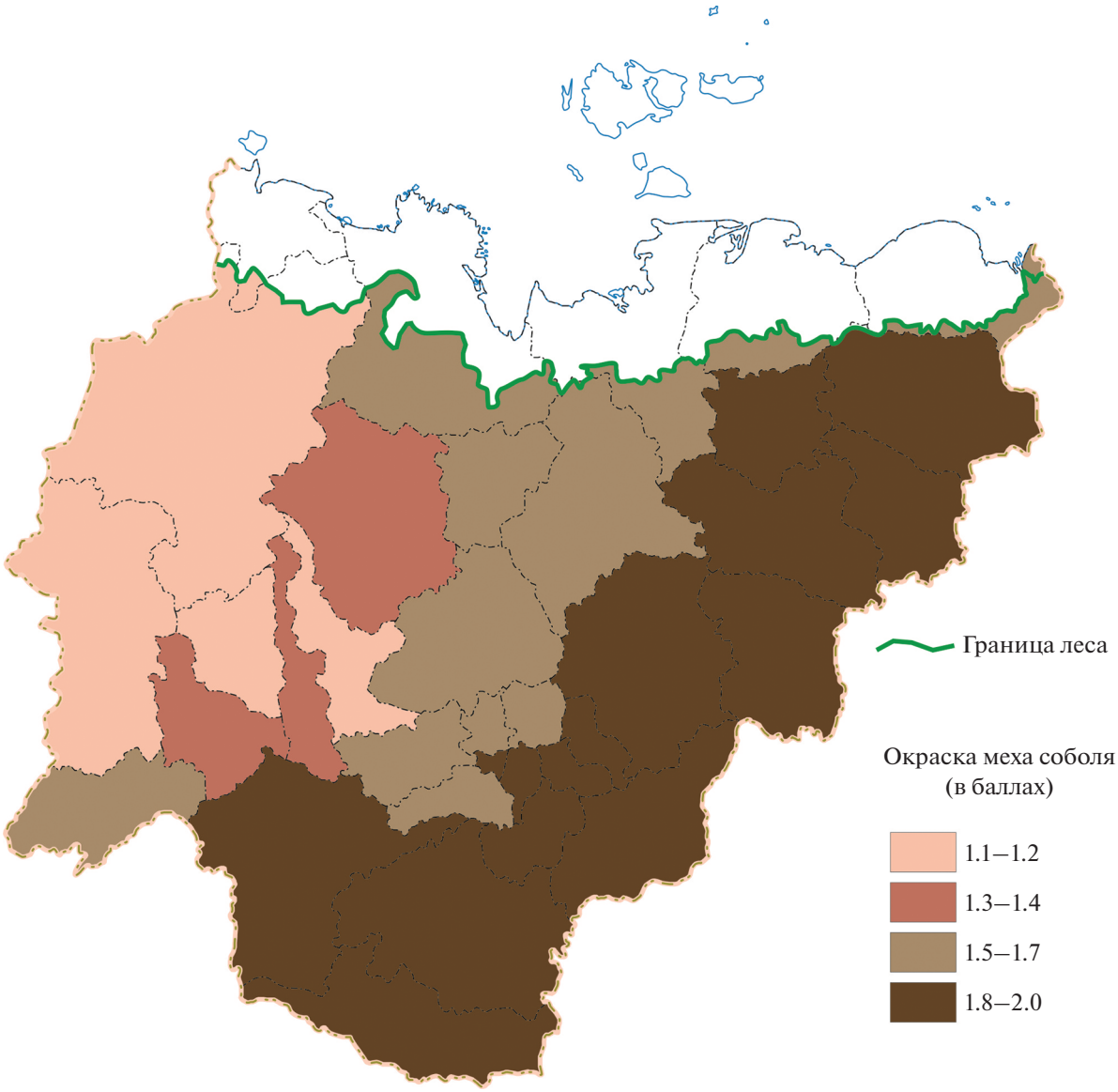

Рис. 5. Территориальное распределение соболя в Якутии по цветовым характеристикам волосяного покрова в современный период.

влияние преобладающего по численности енисейского подвида (табл. 1) (см. рис. 1).

Территориальное распределение цветовых форм соболя по эколого-географическим зонам Якутии в настоящее время немногим отличается от такового в XVII в. (рис. 5). Массовая интродукция в середине прошедшего столетия не изменила пространственную структуру ареала и географическую изменчивость вида в регионе, поскольку все выпуски соболей проводились в местах исконного обитания темной морфы (на тот период истребленной), близкой к ним по окраске меха, а также по биотопическим и трофическим связям (см. ниже). Из более 5 тыс. интродуцированных зверьков на левобережье р. Лена в пределах Центральной Якутии выпущено только 55 экз. Все остальные зверьки расселены на правобережье этой реки, в бассейнах рек Алдан, Олекма, Яна, Индигирка и Колыма (Тавровский и др., 1958; Грязнухин, 1965, 1980), что обеспечило восстановление исторического ареала темноокрашенной формы на этой обширной территории.

В настоящее время Центральная Якутия входит в зону естественного расселения темных соболей с Приленского плато и из бассейна р. Алдан. Более интенсивная, чем в прошлом, окраска соболя в нижнем течении рек Яна и Индигирка обусловлена продвижением интродуцентов до северных окраин леса. Периферийное расположение данного участка в дальнейшем, исходя из

литературных данных (Монахов, 1995), может обусловить посветление этих соболей. На левобережье р. Лены потомки витимских соболей, расселяющиеся из приленских районов к северу, достигли бассейна р. Вилюй. Однако показатели их плотности (0.5–1.2 экз./1000 га) меньше, чем в Восточной и Северо-Восточной Якутии (от 2.1–3.1 до 9.8–13.3 экз./1000 га) (Сафронов и др., 2006; Захаров, Сафронов, 2012).

Западная граница распространения темноокрашенной формы соболя к северу от устья р. Вилюй проходит по правому берегу р. Лена. По многолетним наблюдениям в Западном Предверхоянье многочисленные здесь темные соболи заселяли зимой крупные острова с ельниками в пойме р. Лена, но редко переходили на низменное левобережье (Сафронов и др., 1985). В этом проявлялась их тесная связь с горно-таежными ландшафтами Восточной и Северо-Восточной Якутии. Здесь по многочисленным хребтам, нагорьям и плоскогорьям широко распространены лиственничные леса с зарослями кедрового стланика, значительно улучшающие кормовые и защитные условия обитания вида. По характеру рельефа и растительности эти угодья более сходны с типичными местообитаниями соболя в исходном ареале, чем лиственничные редколесья севера-запада, где кедровый стланик отсутствует, кроме низовьев р. Вилюй. Можно предположить, что именно по таким преимущественно горным лиственнично-стланиковым насаждениям шло первоначальное заселение соболем Восточной Якутии из Приамурья и Забайкалья. Грязнухин (1965, 1980) при выпуске витимских соболей в западных отрогах Верхоянья отмечал, в частности, их тяготение к ландшафтам, сходным с Витимо-Патомским нагорьем.

Западноякутский соболь также редко переходит на противоположный правый берег р. Лена. Он распространен к северу до рек Пур и Уджа (около 72° с.ш.), отличается бóльшей плотоядностью (Тавровский, Шитарев, 1957; Захаров и др., 2016) и плодовитостью (3.43 ± 0.21 против 2.78 ± ± 0.15 в бассейне р. Олекма, $p < 0.02$) (Zakharov, Safronov, 2017), выработавшимися в результате длительного существования в однообразных ландшафтах лиственничной тайги с обедненным составом растительных кормов. Судя по окраске и обособленному размещению в секторе между реками Лена и Вилюй к северу от 65° с.ш. расселение этого соболя на северо-запад Якутии шло не с юга, как в восточных районах, а с запада, из области распространения светлых соболей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В первой половине прошедшего столетия в полностью или частично изолированных поселениях соболя в Южной Якутии явно преобладали, а в Северо-Западной составляли значительную долю особи темной окраски. В период постинтродукционного роста численности и перемешивания особей в 1960–1970-х гг. уменьшение доли темных соболей сопровождалось увеличением количества среднеокрашенных особей, доля светлых оставалась низкой. В 1980–1990 гг. при продолжающемся сокращении количества темных, а затем и средних по окраске соболей значительно возросла доля светлых зверьков. Первоначальное усреднение окраски меха соболей, начавшееся при восстановлении численности (Бакеев, 1976), сменилось собственно процессом осветления. Таким образом, на его первом этапе шло накопление средних по цвету соболей, на последующем этапе их участившееся свободное скрещивание привело к увеличению количества светлых особей, что соответствует схеме полигенного наследования окраски у этого вида (Старков, 1947; Павлюченко и др., 1979). В результате многолетнего синхронизированного процесса осветления в популяциях темных и популяциях светлых соболей доля темных особей минимизировалась, средних и светлых – увеличилась.

Более темная окраска мехового покрова интродуцентов в сравнении с оленеко-жиганским соболем устойчиво сохраняется при их популяционном разобщении. В основе их пространственной дифференциации на территории Якутии лежит приспособленность к разным условиям существования. Темноокрашенный соболь, заселивший Якутию с южного направления, обитает в восточной части региона с разнообразным рельефом и лесными ассоциациями с кедровым стлаником, благоприятными для этой формы. Оленеко-жиганский соболь более адаптирован к пессимальным условиям обитания в разреженных лиственничных лесах севера-запада. Он проник в этот регион с запада и существенно отличается от интродуцентов и, вероятно, от ранее истребленного темного соболя по ряду эколого-морфологических признаков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме FSRG-2020-0019 “Био- и хеморазнообразие экосистем, эволюция и генетические особенности биоиндикаторов Восточной Сибири и разработка технологий освоения возобновляемых растительных ресурсов” на 2020–2022 гг., по проекту “Популяции и сообщества водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий” (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР № 121020500194-9) на 2021–2025 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакеев Н.Н., 1976. Географическая изменчивость окраски меха соболя и ее динамика // Труды ВНИИОЗ. Вып. 26. Киров. С. 26–54.

Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А., 2003. Соболь. 2-е изд., перераб. и доп. Вятка. 336 с.

Белык В.И., 1972. Изменение интенсивности окраски соболей на территории Якутии // Природа Якутии и ее охрана. Материалы IV Республиканского совещания. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 91–93.

Буякович Н.Г., Корнилов Г.Ф., 1948. Соболь в Якутии. Якутск: ЯО ВО охраны природы. 26 с.

Герасимова М.А., 1958. Качество меха баргузинского соболя, акклиматизированного в Томской области // Труды ВНИИЖП. Вып. 17. М.: Изд-во Центросоюза. С. 139–160.

Грязнухин А.Н., 1958. Результаты выпуска витимского соболя в районе юго-западных отрогов Верхоянского хребта // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Труды института биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 4. М. С. 143–171.

Грязнухин А.Н., 1965. Реакклиматизация соболя и опыт организации соболиного промысла в районе юго-западных отрогов Верхоянского хребта. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 22 с.

Грязнухин А.Н., 1980. Результаты реакклиматизации соболя в Якутии // Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск. С. 43–78.

Грязнухин А.Н., Тагиров Р.К., 1977. Экология и некоторые морфологические особенности верхнеколымского соболя // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск. С. 109–120.

Еремеева К.М., 1952. Географическая изменчивость окраски соболей // Труды Московского пушно-мехового института. Т. 3. С. 81–89.

Захаров Е.С., 2012. Соболь Южной и Западной Якутии (морфология, экология, структура популяций). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 20 с.

Захаров Е.С., Сафронов В.М., 2012. Экология соболя (*Martes zibellina* L.) в Западной Якутии // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 1 (17). С. 85–96.

Захаров Е.С., Сафронов В.М., Павлова А.И., 2016. Зимнее питание соболя (*Martes zibellina* L.) Якутии // Достижения науки и техники АПК. Т. 30. № 11. С. 82–87.

Крючков В.С., 1975. Особенности цветового и кряжевого ассортимента шкурок соболя в юго-восточной части Западной Сибири // Сборник НТИ (Охота, пушнина и дичь). Вып. 49–50. Киров: Волго-Вятское книжное издательство. Кировское отделение. С. 92–98.

Кузнецов Б.А., 1941. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Труды Московского зоотехнического института. Т. 1. С. 113–133.

Мельчинов М.С., 1958. Опыт расселения витимского соболя в Верхоянском районе // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Труды института биологии Якутского фидиала СО АН СССР. Вып. 4. М. С. 172–186.

Монахов В.Г., 1995. Соболь Урала, Приобья и Енисейской Сибири: результаты реакклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации. 154 с.

Монахов В.Г., 2006. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации. 202 с.

Осипова Н.Н., Черкашина А.Г., Павлова А.И., Посельская С.Н., Захаров Е.С., 2019. Особенности окраски соболя в Якутии и перспективы их использования в клеточном звероводстве // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. № 4. С. 80–85.

Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г., 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское книжное издательство. Кировское отделение. 536 с.

Павлов П.Н., 1972. Пушной промысел в Сибири XVII в. Красноярск. 408 с.

Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю., Григорьев А.А., Имшенецкая Е.С., Кладовщиков В.Ф., Куличков Б.А., Портнова А.Т., Снытко Э.Г., 1979. Клеточное разведение соболей. М.: Колос. 184 с.

Сабанеев Л.П., 1875. Соболь и соболиный промысел. М. 72 с.

Сафронов В.М., Николаев А.Н., Однокурцев В.А., 1985. Очерк зимней экологии соболя (*Martes zibellina* L.) в Западном Предверхоянье // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 24–55.

Сафронов В.М., Захаров Е.С., Седалищев В.Т., 2006. Численность соболя в Якутии // Проблемы соболиного хозяйства. Киров: ГНУ ВНИИОЗ. С. 198–205.

Сафронов В.М., Захаров Е.С., 2014. Изменения окраски мехового покрова соболя (*Martes zibellina*, Carnifora, Mustelidae) разных возрастных групп в бассейне среднего течения р. Алдан // Зоологический журнал. Т. 93. № 4. С. 595–599.

Седалищев В.Т., Аникин Р.К., Плеснивцев В.В., 1992. Реакклиматизация соболя в колымских районах Якутии // Рациональное использование ресурсов соболя: Материалы III Всероссийского научно-производственного совещания. Красноярск. С. 51–56.

Старков И.Д., 1947. Биология и разведение соболей и куниц. М.: В/О “Международная книга”. 132 с.

Тавровский В.А., 1959. Некоторые вопросы географической изменчивости соболя и систематическое положение соболей Якутии // Исследования по промысловой зоологии: Труды института биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 6. М. С. 76–96.

Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.

Тавровский В.А., Иванов Д.У., Корнилов Н.А., 1958. Первые итоги реакклиматизации соболя в южных и восточных районах Якутии // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Труда институ-

та биологии Якутского филиала СО АН СССР. Вып. 4. М. С. 3–49.

Тавровский В.А., Шитарев И.С., 1957. Материалы по питанию соболя Северо-Западной Якутии // Зоологический журнал. Т. 36. Вып. 4. С. 608–616.

Тимофеев В.В., Надеев В.Н., 1955. Соболь. М.: Изд-во технической и экономической литературы по вопросу заготовок. 403 с.

Тимофеев В.В., 1970. Изменение меховых качеств соболей Восточной Сибири в связи с изменением численности популяций // Вопросы охотничьего хозяйства Сибири. Иркутск. С. 121–124.

Zakharov E.S., Safronov V.M., 2017. Ecology of sable of North-Western Yakutian native population // Russian Journal of Theriology. V. 16. № 1. P. 74–85.

THE TIMING AND GEOGRAPHIC VARIABILITY OF THE SABLE (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) PELAGE COLOUR IN YAKUTIA

E. S. Zakharov[1, 2, *], V. M. Safronov[1, **], N. N. Zakharova[2], L. P. Koryakina[3], N. S. Grigorieva[4], V. V. Filippova[2, 5]

[1]*Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

[2]*Institute of Natural Sciences, North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000 Russia*

[3]*Arctic State Agrotechnological University, Yakutsk, 677007 Russia*

[4]*Yakut Scientific Centre, Federal Research Centre, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

[5]*Institute for Humanitarian Research and North Indigenous Peoples' Problems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677027 Russia*

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

***e-mail: vmsafronov28@gmail.com*

Results of screening 247922 skins of sables harvested in Yakutia in 1994–2005 are analyzed. Based on literature and original data, changes in the colour of their pelage in 1930–1948, 1964–1969, 1970–1980 and in recent decades are considered. Characteristics of the distribution of different colour forms across the ecologic and geographic areas of Yakutia in the XVII century and at present are given. A steady trend for sable fur gradually brightening after the restoration of their population in the 1960s is established. Synchronism in colour changes in native and introduced groups of the species is shown. A certain sequence in sable fur chrominance changes conditioned by polygenic inheritance is revealed. At the first stage, there was an increase in average color variants, followed by a progressive brightening of a significant part of specimens at the next stage. Introduced sables were thereby retaining a darker colour of the fur in comparison with the autochthonous Yenisei subspecies.

Keywords: sable, fur, introduction, autochthon, population