

СОДЕРЖАНИЕ

Том 101, номер 11, 2022

Рост, питание личинок и молоди <i>Rapana venosa</i> (Gastropoda, Muricidae) в экспериментальных условиях <i>А. В. Пиркова, Л. В. Ладыгина</i>	1203
Морфология личинок <i>Spirontocaris ochotensis</i> (Brandt 1851) (Decapoda, Thoridae) из Прикамчатских вод <i>Н. А. Седова</i>	1216
Динамика обилия видов птиц в ходе сукцессии дубовых лесов юго-западной Беларуси <i>И. В. Абрамова</i>	1232
Анализ фауны и населения птиц острова Уруп и сопредельных акваторий (Большая Курильская гряда) <i>А. А. Романов, Я. А. Редькин, Е. А. Коблик, В. О. Яковлев, Д. Р. Жигир, И. А. Мурашев, А. А. Виноградов, И. Ю. Попов</i>	1243
Структура и динамика численности городской популяции хохлатой чернети (<i>Aythya fuligula</i> , Anseriformes, Anatidae) в Москве <i>К. В. Авилова</i>	1255
Интервалы и продолжительность поворачивания яиц в кладках стерха (<i>Leucogeranus leucogeranus</i> , Gruidae) в Якутии <i>С. М. Слепцов, М. В. Владимирцева</i>	1268
Феномен концентрации морфологических аномалий у птиц на примере галки (<i>Corvus tonedula</i> , Passeriformes, Corvidae) и его возможные причины <i>Л. В. Маловичко, Е. А. Коблик, В. И. Глазко, А. В. Матюхин</i>	1273
Ископаемая фауна мелких млекопитающих из пещеры Иманай (Южный Урал, Россия) <i>Т. В. Фадеева, Д. О. Гимранов, П. А. Косинцев, А. Г. Яковлев</i>	1286
Дальние перемещения малой лесной мыши (<i>Sylvaemus uralensis</i> , Muridae): скорость и дистанция, выявленные при групповом мечении <i>Е. Б. Григоркина, Г. В. Оленев</i>	1300
Рукокрылые (Chiroptera) на озерно-речных системах севера Европейской части России <i>В. В. Белкин, В. А. Илюха, Е. А. Хижкин, А. Н. Ляпунов, А. О. Толстогузов</i>	1305

Хроника и информация

Научная конференция с международным участием “Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: Природа и культура” – зоологическая тематика <i>Е. А. Коблик, Л. Я. Боркин, Н. Ю. Феоктистова</i>	1317
--	------

Contents

Volume 101, No 11, 2022

Growth and Feeding of the Larvae and Young of <i>Rapana venosa</i> (Gastropoda, Muricidae) in Experimental Conditions <i>A. V. Pirkova, L. V. Ladygina</i>	1203
Morphology of the Larvae of <i>Spirontocaris ochotensis</i> (Brandt 1851) (Decapoda, Thoridae) from Near-Kamchatka Waters <i>N. A. Sedova</i>	1216
The Dynamics of Bird Species Abundance during the Succession of Oak Forests in Southwestern Belarus <i>I. V. Abramova</i>	1232
Analyses of the Avifauna and Bird Populations of the Urup Island and Adjacent Waters, Great Kuril Islands <i>A. A. Romanov, Ya. A. Redkin, E. A. Koblik, V. O. Yakovlev, D. R. Zhigir, I. A. Murashev, A. A. Vinogradov, I. Yu. Popov</i>	1243
The Structure and Numbers Dynamics of the Urban Tufted Duck (<i>Aythya fuligula</i> , Anseriformes, Anatidae) Population in Moscow City <i>K. V. Avilova</i>	1255
Intervals and Duration of Egg Rotation in Clutches of the Siberian crane (<i>Leucogeranus leucogeranus</i> , Gruidae) in Yakutia <i>S. M. Sleptsov, M. V. Vladimirtseva</i>	1268
Concentration of Morphological Anomalies in Birds and Its Possible Causes, the Jackdaw (<i>Corvus monedula</i> , Passeriformes, Corvidae) Taken As an Example <i>L. V. Malovichko, E. A. Koblik, V. I. Glazko, A. V. Matyukhin</i>	1273
Fossil Fauna of Small Mammals from the Imanay Cave, Southern Urals, Russia <i>T. V. Fadeeva, D. O. Gimranov, P. A. Kosintsev, A. G. Yakovlev</i>	1286
Long-Distance Locomotion of the Pygmy Wood Mouse (<i>Sylvaemus uralensis</i> , Muridae): Movement Speed and Distance Revealed with Group Biomarking <i>E. B. Grigorkina, G. V. Olenev</i>	1300
Chiropterans (Chiroptera) at Lake-River Systems of European Russia's North <i>V. V. Belkin, V. A. Ilyukha, E. A. Khizhkin, A. N. Lyapunov, A. O. Tostoguzov</i>	1305

Chronicle and Information

Scientific Conference "Russian Studies on the Himalaya and Tibet – 2021: Nature and Culture" <i>E. A. Koblik, L. J. Borkin, N. Yu. Feoktistova</i>	1317
---	------

УДК 594.3–13–153(262.5)

РОСТ, ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК И МОЛОДИ *RAPANA VENOSA* (GASTROPODA, MURICIDAE) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2022 г. А. В. Пиркова^а, Л. В. Ладыгина^{а, *}^аФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН,
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия*e-mail: lvladygina@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.03.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

В экспериментальных условиях изучали развития личинок, рост и питание молоди рапаны (*Rapana venosa*), вселенца в Черное море. При сбалансированной диете, состоящей из 6 видов микроводорослей, и температуре воды 22–23°C продолжительность планктонных стадий составила 22 сут. Процесс метаморфоза закончился при переходе на хищнический тип питания на 25-е сут после выхода личинок из яйцевых капсул. Выявлены случаи каннибализма среди молоди рапаны. Уточнены размеры ювенильных особей рапаны, способных перфорировать раковины двустворчатых моллюсков. В раковине одной мидии наблюдали от одного до пяти отверстий разной формы. Наиболее часто рапаны перфорировали тонкий край раковин мидий с проекцией отверстия на край мантии; реже всего – с проекцией на передние сократительные мускулы ноги. Исследование перфорированных отверстий с помощью электронного сканирующего микроскопа показало, что рапаны размерами 20–25 мм перфорируют раковины мидий радулой и растворяют секретом, выделяемым вспомогательным органом перфорации. Установлены зависимости масс-размерных характеристик ($W_{\text{общ}} = 0.002H^{2.9377}$, $R^2 = 0.9769$), интенсивности питания ($P = 0.64H^{2.8769}$, $R^2 = 0.9699$) и диаметра перфорированных отверстий ($d = 170.78e^{0.1029H}$, $R^2 = 0.9403$) в раковинах спата мидий от высоты раковины рапаны.

Ключевые слова: рапана *Rapana venosa*, личинки, ювенильные особи, рост, питание, Черное море

DOI: 10.31857/S0044513422110101

Рапана (*Rapana venosa* (Valenciennes 1846)) – хищный морской брюхоногий моллюск, обитающий в прибрежных водах Китая, Кореи и Японии (Чухчин, 1984; Chandler et al., 2008), вселенец в Черное море (Драпкин, 1953). В течение двух десятилетий моллюск распространился по всему морю, кроме наиболее опресненных участков северо-западной части (Иванов, 1961). Основным пищевым объектом рапаны являются устрицы и мидии (Чухчин, 1984). Помимо питания мидией *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819) и устрицей *Ostrea edulis* (Linne 1758), рапаны питаются и другими двустворчатыми моллюсками: *Cardium*, *Pecten*, *Tapes* и *Venus* (Alyakrinskaya, 2002; Золотарев, Евченко, 2010; Саенко, Шаганов, 2021).

Во время метаморфоза личинки *R. venosa* меняют тип питания: от фитофага они переходят к хищничеству (Чухчин, 1984; Wei et al., 1999; Yu et al., 2018). Как установлено для хищного брюхоногого моллюска *Babylonia areolata* (Link 1807), на этом этапе онтогенеза происходит смена пищеварительных ферментов: амилазы и целлюлазы

(ферментов, расщепляющих растительную пищу) на липазу (фермента, расщепляющего животную пищу) (Wei et al., 2007).

Перфорация раковин – первый способ нападения рапаны на двустворчатых моллюсков. Молодь перфорирует раковины при помощи радулы – органа пищеварительной системы (Cesari, Mizzan, 1993; Harding et al., 2008; Mina Eisapour et al., 2015) и вспомогательного органа перфорации (accessory boring organ, ABO) (Carriker, 1981). Радула состоит из жестких зубов на гибкой кутикулярной мембране. Радулярные зубы прикрепляются к мембране поперечными рядами (Harding et al., 2008; Mina Eisapour et al., 2015). Длина и ширина радулы, количество поперечных рядов радулярных зубов увеличиваются в зависимости от размеров раковины моллюска (Harding et al., 2008). Вспомогательный орган перфорации (ABO) расположен в средне- переднеventральной части стопы (Carriker, 1981).

Согласно опубликованным данным, перфорация может осуществляться механическим, химическим или комбинированным способом (Alyakrinkaya, 2002). Растворяют раковину вещества, выделяемые вспомогательным органом перфорации (АВО): кислота (возможно, HCl), неизвестные хелатирующие соединения и ферменты, содержащиеся в гипертоническом мукоидном секрете, рН которого 3.8–4.1 (Carriger, 1981). Ранее было известно, что перфорируют раковины двустворчатых моллюсков молодые рапаны с высотой раковины до 35 мм (Чухчин, 1984; Harding et al., 2008). Взрослые особи рапаны (*R. venosa*) вскрывают моллюсков без перфорации раковины. *R. venosa* – раздельнополый моллюск. Самки откладывают оплодотворенные яйца в капсулы длиной от 6 до 3.5 см. В каждой капсуле содержится 200–1000 яиц (Чухчин, 1984). По экспериментальным данным разных авторов, внутрикапсулярное развитие личинок рапаны может происходить в течение 12–26 сут (Chung et al., 1993; Harding, 2006; Saglam, Duzgunes, 2007; Harding et al., 2008; Пиркова, Ладыгина, 2018) и продолжительность развития зависит от температуры и солености воды (Ban Shaojun et al., 2014). Наиболее короткий период инкубации (12 дней) отмечен при температуре воды 34°C и солености 30‰ (Ban Shaojun et al., 2014). При солености воды 18–28‰ и температуре 18.3–20.4°C продолжительность развития рапаны составила от 17 (Chung et al., 1993) до 21 сут (Harding, 2006). После выхода из яйцевых капсул личинки плавают в планктоне в течение 24–42 сут до окончания метаморфоза (Harding, Mann, 2003; Harding, 2006). В зависимости от морфологии раковины они были условно разделены на четыре стадии (Harding, 2006) и пять стадий (Pan et al., 2013); а в зависимости от количества оборотов и формы велума – на шесть стадий (Yu et al., 2020). Изучен темп роста личинок рапаны в экспериментальных условиях при составе корма из трех видов микроводорослей: *I. galbana*, *Pl. subcordi formis*, *Ch. vulgaris* (Wei et al., 1999) и *Pseudoisochrysis* sp., *Chaetoceros* sp., *Tetraselmis* sp. (Harding, 2006), а также определена оптимальная плотность посадки личинок на разных стадиях развития – 0.1 экз./мл (Yu et al., 2020). Из литературных источников известно, что метаморфоз педивелигеров в экспериментальных условиях наблюдался при размерах раковины от 1180 до 1240 мкм (Harding, 2006) или от 1250 до 1500 мкм (Pan et al., 2013; Yu et al., 2020).

Однако в литературе нет данных о зависимости продолжительности развития планктонных стадий личинок от состава корма. Отсутствуют сведения о росте, интенсивности питания и выборе способа нападения на жертву ювенильных особей рапаны разного размера и возраста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили личинки и молодь рапаны, выращенные в питомнике. В бухте Ласпи (ЮБК: 44°24'56" N, 33°42'19" E) на глубине 6 м (12.07.2017 г.) были отобраны семь половозрелых особей рапаны. В лабораторных условиях их содержали при температуре 22.0–23.0°C и постоянной аэрации. Смену воды проводили через сутки. В качестве корма были использованы мидии, выращенные на мидийной ферме (внешний рейд Севастопольской бухты). 19.07.2017 г. самка рапаны с высотой раковины 58.0 мм отложила кладку рапаны перенесли в отдельную емкость с профильтрованной морской водой и аэрацией. В течение 20 сут смену воды проводили с интервалом 1–2 сут.

Личинок рапаны, вышедших из яйцевых капсул 07.08.2017 г., собрали на газ-сите с размером ячеек 280 мкм. Выращивали в профильтрованной аэрируемой морской воде при температуре 22–23°C. Обмен воды проводили через каждые двое суток при помощи газ-сита. Кормили личинок смесью микроводорослей *Isochrysis galbana* (Parke 1949), *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin 1897), *Tetraselmis suecica* (Kylin Butcher 1959) суммарной концентрации 200 тыс. кл./мл в соотношении клеток 3 : 2 : 1. Начиная с шестисуточного возраста (стадия среднего велигера), концентрацию микроводорослей увеличили до 300 тыс. кл./мл с добавлением *Emiliania huxleyi* (Lohmann 1967), *Rhodomonas salina* (Wislouch) Hill & Wetherbee 1989), а также *Chlorella vulgaris* f. suboblonga (Andreeva 1975). Плотность посадки личинок рапаны уменьшали по мере их развития: на стадии раннего велигера – 2 тыс. лич./л; среднего велигера – 1 тыс. лич./л; позднего велигера и педивелигера – 600 тыс. лич./л¹ (Пиркова и др., 2016). Количество личинок определяли, отбирая штемпель-пипеткой 3 раза по 1 мл, предварительно сконцентрировав их в объеме 1 л. Контроль личиночного развития осуществляли при помощи микроскопов МБС-9 и МИКМЕД-6.

На стадии педивелигера (22-е сут выращивания) личинок рапаны разделили и поместили в две емкости. В одну из них, кроме микроводорослей, добавили спат мидий с длиной раковины около 2 мм. После завершения метаморфоза произвольно отобраные 67 экз. рапаны выращивали при плотности посадки 13 экз./л и температуре воды от 23.4 до 12.1°C.

До пятимесячного возраста в качестве корма для молоди рапаны использовали спат мидий размерами до 5 мм, полученный и выращенный в лабораторных условиях по описанной ранее методике (Холодов и др., 2017). Начиная с 159 сут (средние значения высоты раковины около 13.70 мм) рапан кормили мидиями (размерами более 12 мм),

отобранными на мидийной ферме. Корм подавали в избытке и пополняли по мере потребления; микроводоросли для спата мидий добавляли ежедневно. Для выявления критических размеров, при которых рапаны способны перфорировать раковины, на 270-е сут выращивания молодь рапаны трех размерных групп: 25.9–36.3, 20.2–25.0 и 11.5–18.0 мм посадили в разные емкости.

Высоту (H , мкм) раковин личинок рапаны (по 10 экз.); высоту (H , мм) и ширину (D , мм) раковин молодки рапаны (в количестве 67 экз. в возрасте 1 сут и в количестве 29 экз. в возрасте 115 сут); длину раковин мидий (L , мм) (перфорированных – 1095 экз., вскрытых без перфорации 4156 экз.), которыми кормили рапан, а также диаметр перфорированных отверстий (1321 отв.) измеряли при помощи окуляр-микрометра и микроскопа МБС-9 в камере Богорова. Линейные характеристики молодки рапаны возрастом от 159 до 279 сут (по 28 экз.) определяли цифровым штангенциркулем (ШЦ-1 “Зубр”, с точностью до 0.01 мм). Структуру перфорированных отверстий в раковинах мидий изучали при помощи электронного сканирующего микроскопа SEM Hitachi SU 3500.

Для определения суточных рационов рапаны были рассчитаны формулы зависимостей общего сырого веса мидий (1) и веса раковины (2) от их длины:

$$W_{\text{общ}} = 0.0001L^{2.8761}, \quad R^2 = 0.9914, \quad (1)$$

$$W_{\text{рак}} = 0.00009L^{2.7516}, \quad R^2 = 0.9905, \quad (2)$$

где: $2.40 \leq L$, мм ≤ 39.74 – диапазон размеров мидий, используемых в качестве кормовых объектов; $W_{\text{общ}}$, мг – общий сырой вес мидий; $W_{\text{рак}}$, мг – вес раковины мидий; R^2 – коэффициент детерминации.

Суточный рацион (или абсолютную интенсивность питания) молодки рапаны определяли по формуле (Чухчин, 1984):

$$P(\text{мг экз.}^{-1} \text{ сут}^{-1}) = \frac{W(\text{м.тк.} + \text{м.ж.})n(\text{мидий, экз.})}{n(\text{рапан, экз.})T(\text{сут})},$$

где: $W(\text{м.тк.} + \text{м.ж.})$, мг – среднее значение суммарного веса мягких тканей и межстворчатой жидкости рассчитывали как разницу между средним общим весом мидий ($W_{\text{общ}}$, мг) и весом раковин ($W_{\text{рак}}$, мг); $T(\text{сут})$ – время, сутки.

Аппроксимации зависимостей общего сырого веса, ширины раковины, суточного рациона, диаметра и доли перфорированных отверстий в раковинах мидий от высоты раковин рапаны, а также общего веса и веса раковин мидий от их длины выполнены в лицензионной программе “Диаграмма” (Word, 2003) и представлены в виде уравнений. Средние значения и доверительные ин-

тервалы линейных параметров моллюсков были подсчитаны по программе “Excel”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие личинок рапаны

Ранее было установлено, что продолжительность внутрикапсулярного развития рапаны при 23°C составила 20 сут (Пиркова, Ладыгина, 2018). Раковина велигеров, вышедших из яйцевых капсул, в 1.25 оборота коричневого цвета с вкраплениями в виде оранжевых точек. Высота раковин составила 382.5 ± 15.3 , ширина – 332.0 ± 17.5 мкм (рис. 1А). У основания велума различимы два глазка диаметром 16 мкм. Велум раннего велигера двулопастный, не окрашенный, с двумя рядами ресничек: коротких и длинных. Передняя лопасть велума длиннее (410 мкм), чем задняя (367 мкм). Движение ресничек направлено в одну сторону, и личинки, плаывая в толще воды, образуют т.н. “воронки”, поднимаясь к поверхности, и удерживаются поверхностным натяжением воды. Возможно, в природных условиях, таким образом, происходит их расселение. Личинки сразу же начинали питаться, при помощи ресничек велума отфильтровывая микроводоросли и направляя их в ротовое отверстие. По мере роста у личинок с высотой раковины 552.0 ± 53.1 мкм (средний велигер, возраст 6 сут) происходит раздвоение лопастей велума (рис. 1В). У позднего велигера, при высоте раковины 733.0 ± 63.3 мкм и диаметре глазка 24 мкм (через 10 сут после выхода из яйцевых капсул) велум состоит из четырех лопастей (рис. 1С). Длина передних лопастей около 810, задних лопастей около 780 мкм. Раздвоенный велум личинок рапаны из планктона Черного моря был описан ранее как систематический признак (Чухчин, 1972). В эксперименте высота раковины педивелигеров составила 1057.5 ± 42.3 , ширина – 857.0 ± 34.33 мкм (возраст 18 сут); нога белая, подвижная; размеры велума уменьшились. Педивелигеры всплывали в толщу воды (рис. 1D) или передвигались по дну емкости при помощи ноги и велума (рис. 1E). Ресничками велума личинки собирали осевшие микроводоросли со стенок емкости и раковин других педивелигеров. В опыте с добавлением спата мидий процесс метаморфоза личинок рапаны завершился на 25-е сут выращивания с выживаемостью 38.7%. У личинок не стало велума, нога увеличилась в размерах, сбоку ноги стала видна крышечка (оперкулум) (рис. 1F). После окончания метаморфоза среднее значение высоты раковины составило 1236.5 ± 73.5 , ширины раковины – 903.5 ± 30.5 мкм. Динамика роста и прирост личинок рапаны, за период от момента выхода из яйцевых капсул до окончания метаморфоза, представлены на рис. 2.

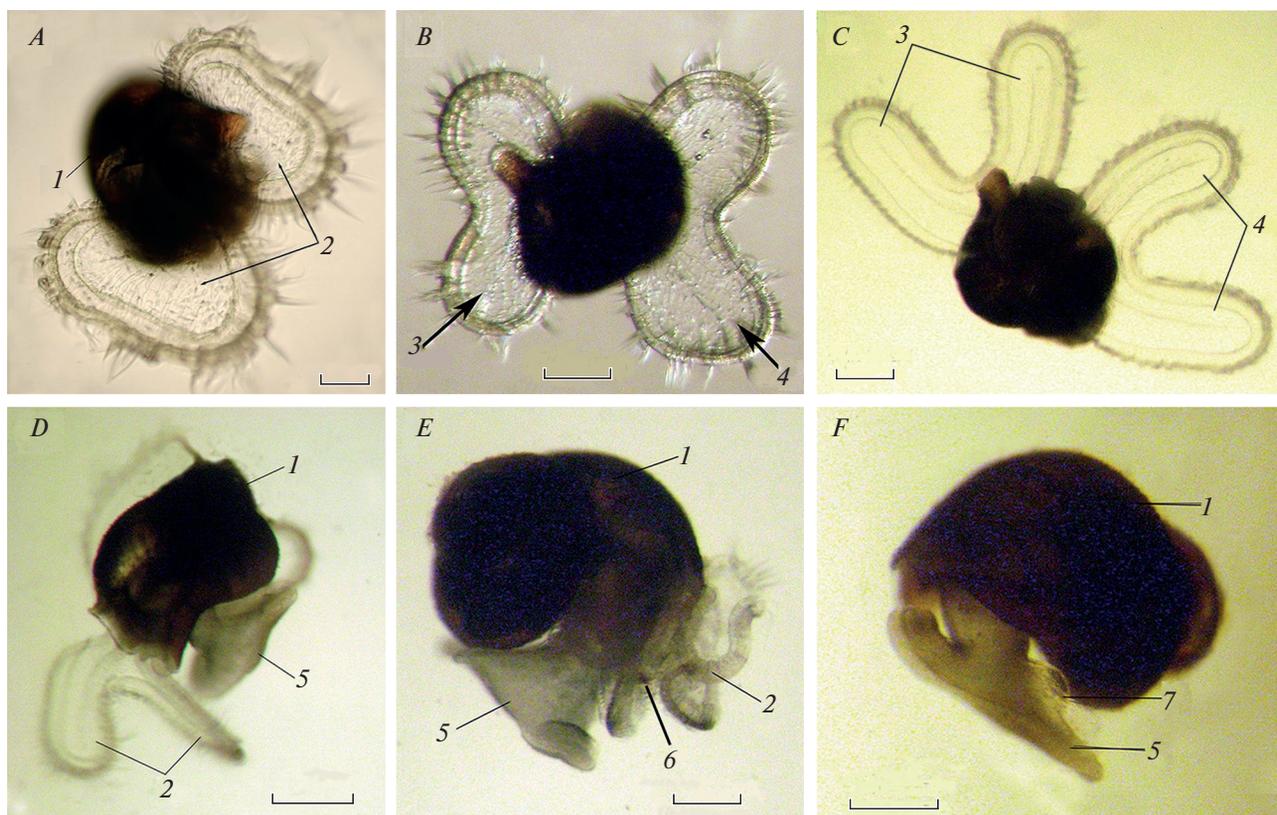


Рис. 1. Планктонные стадии личинок и молодь рапаны (*Rapana venosa*): *A* – ранний велигер (возраст 1 сут), *B* – средний велигер (возраст 6 сут), *C* – поздний велигер (возраст 10 сут), *D* – педивелигер “плавающий” (возраст 18 сут), *E* – педивелигер “ползающий” (возраст 20 сут), *F* – молодь рапаны (возраст 25 сут); 1 – раковина, 2 – велум, 3 – задние лопасти велума, 4 – передние лопасти велума, 5 – нога, 6 – глазок, 7 – крышечка (оперкулум). Масштаб, мкм: *A* – 143, *B* – 186, *C* – 289, *D* – 345, *E* – 320, *F* – 266.

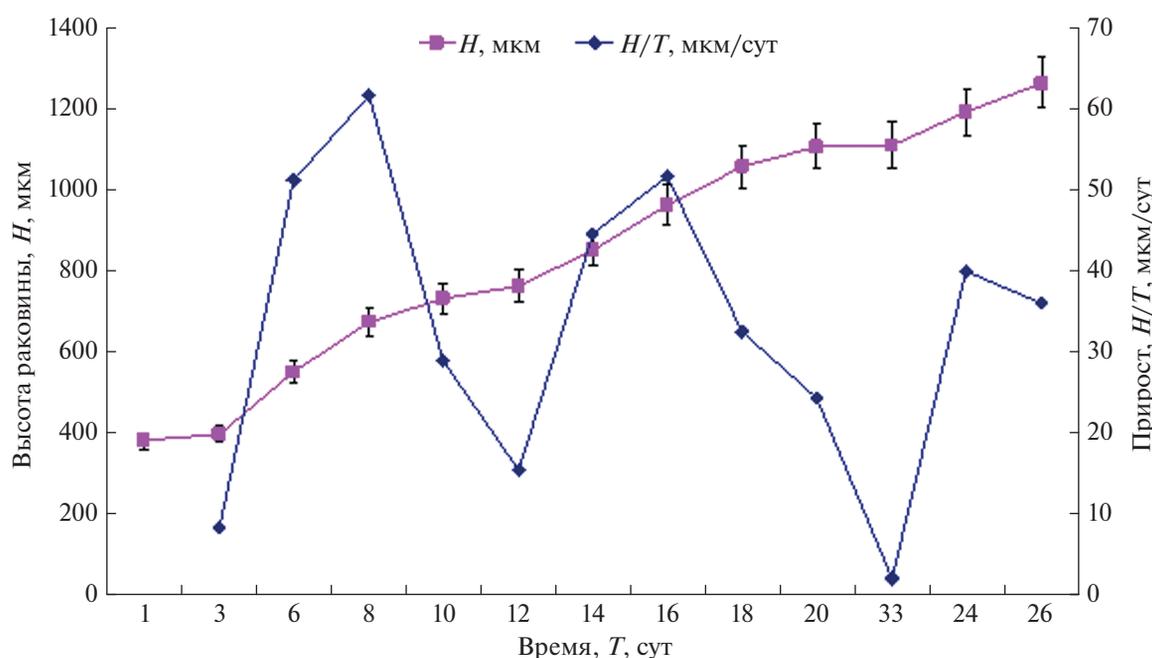


Рис. 2. Динамика роста (H , мкм) и среднесуточный прирост (H/T , мкм/сут) личинок рапаны (*Rapana venosa*) от момента выхода из яйцевых капсул до окончания метаморфоза.

Среднесуточный прирост личинок рапаны

На стадии раннего велигера (возраст личинок 1–5 сут) среднесуточный прирост составил 8.4 мкм сут^{-1} (см. рис. 2). Личинок выращивали при плотности посадки 2 тыс./л. На 6–8-е сут (стадия среднего велигера) темп роста личинок возрос до 56.3 мкм/сут , т.к. плотность посадки была уменьшена в два раза, а концентрация корма увеличена до 300 тыс. кл./мл. В состав корма добавили *E. huxleyi*, *Rh. salina*, а также *Ch. vulgaris f. suboblonga*, что предотвратило развитие инфузорий в культуре личинок. Известно, что эта микроводоросль – природный антибиотик, подавляющий развитие микроорганизмов в воде (Богданов, 2007). На 12-е сут среднесуточный прирост личинок снизился до 15.5 мкм/сут , что совпало с переходом в стадию позднего велигера. На 14–16 сут при плотности посадки 600 лич./л темп роста педивелигеров увеличился до 47 мкм/сут . Снижение прироста на 22-е сут до 2.1 мкм/сут , вероятно, связано с прохождением метаморфоза и переходом молоди рапаны на хищнический тип питания, что подтверждено наличием перфорированных раковин спата мидии (диаметр отверстий 162.5 мкм) и перфорированных раковин двух экземпляров рапаны (диаметр отверстий около 150.0 мкм). В опыте, где корм состоял только из микроводорослей, раковины педивелигеров были хрупкими и разрушались при обмене воды. Личинки погибли на 31-е сут выращивания, не пройдя метаморфоз.

Рост молоди рапаны

За период исследования средние значения высоты раковины рапаны увеличились от 1.26 до 21.66 мм. Однако абсолютные значения линейных параметров в конце эксперимента различались в три раза (12.4 и 37.0 мм) (табл. 1). На рис. 3 представлены гистограммы распределения размерного состава молоди рапаны с интервалом в 4 мес. Выделяются три размерные группы: медленнорастущие (до 10 мм), быстрорастущие (до 25 мм) и особи со средними темпами роста (15–20 мм). Доля медленнорастущих особей превысила долю быстрорастущих в 4 раза и составила 28.6%. По мере роста доля медленнорастущих особей снизилась до 14%; выделились две группы быстрорастущих моллюсков: 35 и 40 мм (по 3.6%), а пик численности, приходящийся на размерную группу 15 мм, сместился на 20 мм.

Рост раковины молоди рапаны подчинялся строгой изометрии. Пропорционально высоте увеличивалась ширина раковины. Установлена линейная зависимость ширины от высоты раковины (рис. 4А). Зависимость общего сырого веса от высоты раковины рапаны описывается степенной функцией. В размерном диапазоне 2.3–37.0 мм

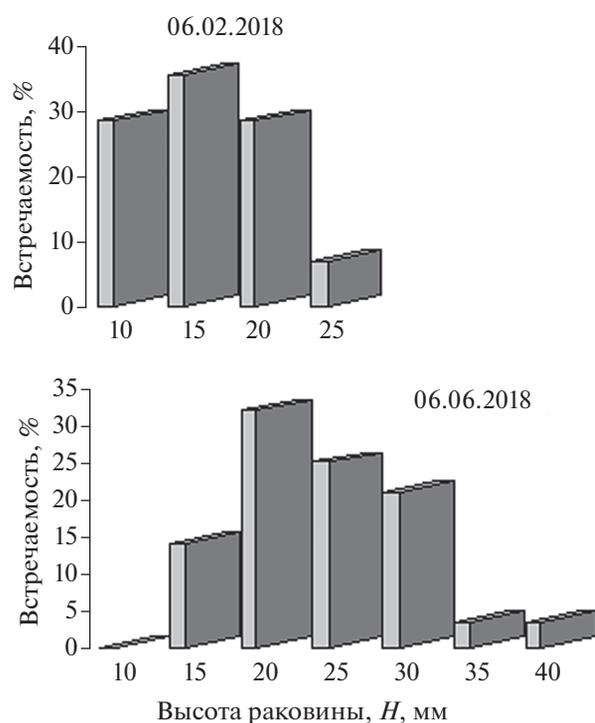


Рис. 3. Гистограммы размерного состава молоди рапаны (*Rapana venosa*).

зарегистрирована положительная аллометрия прижизненного общего веса моллюсков относительно длины раковины (рис. 4В). Отношение высоты к ширине раковины (H/C) по мере роста изменялось от 2.0 до 1.39 и в среднем составило 1.58 (см. табл. 1). Среднесуточные линейный и весовой приросты моллюсков за исследуемый период колебались, соответственно, от 0.02 до 0.45 мм/сут (средневзвешенное значение 0.13 мм/сут) и от 0.51 до 20.92 мг/сут (средневзвешенное значение 5.89 мг/сут).

С увеличением линейных размеров увеличивался среднесуточный весовой прирост молоди рапаны. Зависимость описывается полиномом третьей степени (рис. 5А). Такая сложная зависимость весового прироста от высоты раковины рапаны указывает на влияние и других факторов, в частности температуры. Так, снижение весового прироста рапан размерного диапазона 9.22–13.7 мм произошло в течение 73 сут (с 23.12.2017 по 07.03.2018 г.) при понижении температуры воды с 16 до 12°C по причине уменьшения рациона (рис. 5В). А с повышением температуры воды с 16 до 22°C потребление пищи увеличивается (Mei-JieYanga et al., 2019), что связано с изменением как активности пищеварительных ферментов (Wei et al., 2007), так и состава микрофлоры пищеварительного тракта (Mei-JieYanga et al., 2019). Зависимость весового прироста от рациона описывается линейной функцией (см. рис. 5В).

Таблица 1. Весовые и размерные характеристики, а также рацион молоди рапаны (*Rapana venosa*)

Дата	T, сут	n, экз.	Раковина		H/C	ΔH , мм/сут	Средний общий вес, $W_{\text{общ}} \pm i$, мг	$\Delta W_{\text{общ}}$ мг/сут	Рацион, мг/экз. сут
			высота, H min–max, мм; средняя высота, $H \pm i$, мм	средняя ширина раковины, $C \pm i$, мм					
2017.31.08	1	67	1.05–1.30; 1.26 ± 0.81	0.63 ± 0.03	2.00	–	–	–	–
01.09	2	67	1.05–1.75; 1.34 ± 0.11	0.69 ± 0.05	1.94	0.08	–	–	0.0362
07.09	8	62	1.15–1.81; 1.51 ± 0.18	0.81 ± 0.31	1.86	0.03	–	–	0.0604
08.09	9	60	1.20–2.75; 1.96 ± 0.30	1.14 ± 0.22	1.72	0.45	–	–	0.0312
09.09	10	58	1.65–3.25; 2.13 ± 0.69	1.26 ± 0.46	1.69	0.17	–	–	0.0435
12.09	13	56	1.70–3.50; 2.39 ± 0.61	1.45 ± 0.53	1.65	0.09	2.59 ± 0.13	–	0.0732
14.09	15	55	1.85–3.70; 2.68 ± 0.70	1.67 ± 0.41	1.60	0.15	3.62 ± 0.18	0.51	0.0859
16.09	17	52	2.05–4.85; 2.92 ± 0.48	1.84 ± 0.27	1.59	0.12	4.66 ± 0.23	0.52	0.1454
19.09	20	48	2.15–5.56; 3.77 ± 0.59	2.46 ± 0.37	1.53	0.28	9.87 ± 0.49	1.74	0.1903
21.09	22	44	2.22–6.20; 4.06 ± 0.66	2.68 ± 0.44	1.51	0.15	12.27 ± 0.74	1.20	0.1744
23.09	24	41	2.30–6.75; 4.68 ± 0.69	3.13 ± 0.46	1.50	0.31	18.62 ± 1.11	3.18	0.4768
26.09	27	41	2.50–7.63; 4.93 ± 0.61	3.31 ± 0.42	1.49	0.08	21.70 ± 1.52	1.03	0.5053
28.09	29	40	2.60–8.50; 5.10 ± 0.52	3.44 ± 0.34	1.48	0.09	23.97 ± 1.44	1.14	1.2152
30.09	31	40	2.70–8.72; 5.56 ± 0.55	3.77 ± 0.37	1.47	0.23	30.89 ± 1.85	3.46	1.0337
03.10	34	39	2.62–9.60; 6.25 ± 0.58	4.20 ± 0.40	1.49	0.23	49.99 ± 3.50	9.55	1.0454
05.10	36	39	2.70–9.83; 6.67 ± 0.61	4.58 ± 0.42	1.46	0.21	52.73 ± 2.64	1.37	1.6503
07.10	38	39	2.80–10.50; 7.10 ± 0.67	4.89 ± 0.48	1.45	0.22	63.35 ± 4.43	5.31	1.6018
10.10	41	38	3.30–11.49; 7.74 ± 0.66	5.37 ± 0.50	1.44	0.21	81.64 ± 4.08	6.10	1.6910
12.10	43	38	3.60–12.15; 8.16 ± 0.69	5.67 ± 0.55	1.44	0.21	95.35 ± 4.75	6.86	1.8344
14.10	45	38	3.90–12.80; 8.59 ± 0.74	5.99 ± 0.53	1.43	0.22	110.87 ± 5.54	7.76	3.1240
17.10	48	37	5.00–14.50; 9.22 ± 0.78	6.45 ± 0.51	1.43	0.21	136.50 ± 8.19	8.54	5.6024
19.10	50	37	5.10–15.10; 9.42 ± 0.81	6.59 ± 0.55	1.43	0.10	145.38 ± 10.18	4.44	1.8523
21.10	52	37	5.10–16.00; 9.63 ± 0.85	6.75 ± 0.59	1.43	0.11	155.11 ± 9.31	4.87	3.4983
24.10	55	37	5.10–16.70; 9.93 ± 0.87	6.97 ± 0.64	1.42	0.10	169.73 ± 11.88	4.87	5.2681
26.10	57	37	5.20–16.90; 10.13 ± 0.91	7.11 ± 0.69	1.42	0.10	179.97 ± 10.80	5.12	3.1762
28.10	59	37	5.20–17.30; 10.44 ± 0.88	7.34 ± 0.67	1.42	0.16	196.64 ± 13.76	8.34	4.3187
31.10	62	37	5.20–17.60; 10.64 ± 0.91	7.48 ± 0.72	1.42	0.07	207.91 ± 14.55	3.76	5.1552
07.11	69	36	5.50–17.90; 11.05 ± 0.93	7.78 ± 0.69	1.42	0.06	232.34 ± 18.59	3.49	6.0026
21.11	83	34	5.70–18.40; 11.94 ± 0.97	8.43 ± 0.65	1.42	0.06	291.71 ± 20.42	4.24	6.6512
15.12	107	30	5.80–19.40; 12.82 ± 1.10	9.08 ± 0.85	1.41	0.04	359.48 ± 28.75	2.83	11.4239
23.12	115	29	6.20–20.30; 12.96 ± 1.33	9.18 ± 0.99	1.41	0.02	371.13 ± 33.40	5.83	17.2034
2018.06.02	159	28	8.50–23.29; 13.70 ± 1.56	9.72 ± 1.14	1.41	0.02	436.89 ± 39.31	1.49	11.6089
07.03	188	28	9.60–29.30; 16.60 ± 1.80	11.84 ± 1.20	1.40	0.10	767.97 ± 38.39	11.42	11.7590
04.04	216	28	9.70–31.70; 17.58 ± 2.02	12.56 ± 1.56	1.40	0.04	908.91 ± 45.44	5.03	16.0861
25.04	237	28	9.80–33.30; 18.24 ± 2.16	13.04 ± 1.63	1.40	0.03	1012.84 ± 50.64	4.95	30.6863
11.05	253	28	10.70–35.40; 19.59 ± 2.34	14.03 ± 1.77	1.40	0.08	1249.22 ± 62.45	14.77	42.5817
22.05	264	28	10.90–35.70; 20.30 ± 2.31	14.55 ± 1.79	1.40	0.06	1386.95 ± 69.35	12.52	46.2757
28.05	270	28	11.50–36.30; 20.80 ± 2.34	14.91 ± 1.85	1.40	0.08	1489.72 ± 74.49	17.13	69.7233
06.06	279	28	12.40–37.00; 21.66 ± 2.30	15.54 ± 1.74	1.39	0.10	1678.01 ± 83.90	20.92	62.0863

Примечания. T, сут – отсчет суток от окончания метаморфоза;

H_{min}–max, мм – минимальная и максимальная высота раковины;

± i, мм – доверительный интервал;

ΔH , мм/сут – среднесуточный линейный прирост;

$\Delta W_{\text{общ}}$, мг/сут – среднесуточный прирост общего веса.

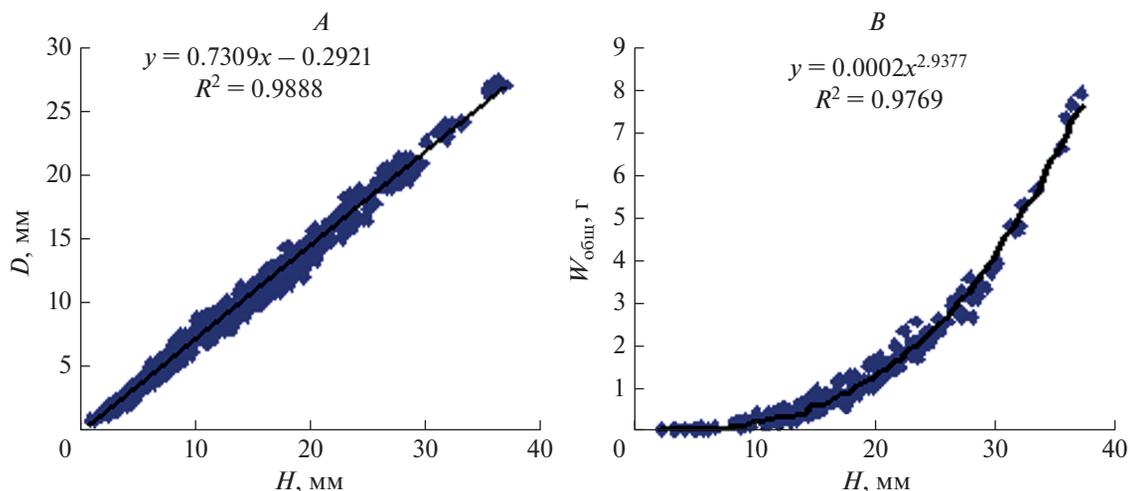


Рис. 4. Зависимость ширины (А) и общего сырого веса (В) от высоты раковины молоди рапаны (*Rapana venosa*).

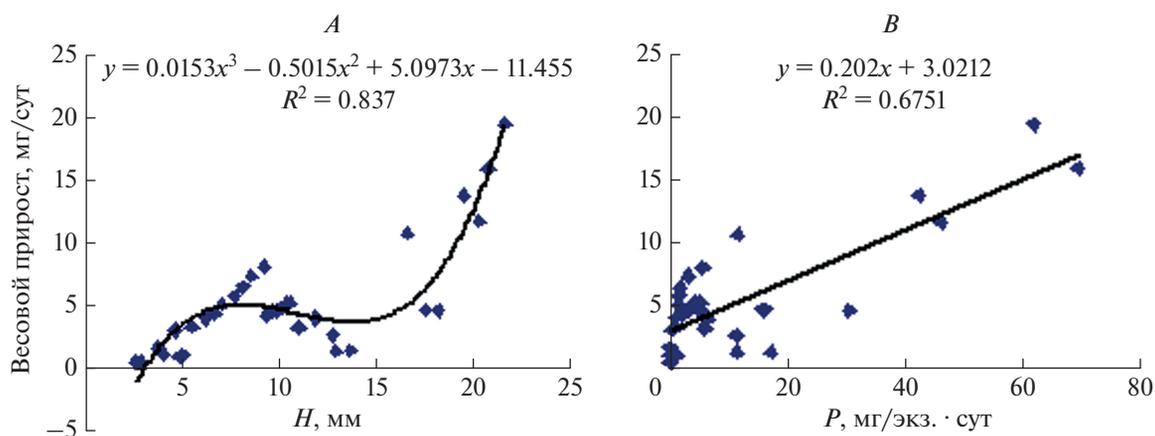


Рис. 5. Зависимость среднесуточного весового прироста молоди рапаны (*Rapana venosa*) от: А – высоты раковины (H , мм), В – рациона (P , мг/экз. · сут).

Интенсивность питания (P , мг/экз. · сут) увеличивалась по мере линейного и весового роста рапаны. Зависимость суточного рациона от высоты раковины представлена в виде степенной функции (рис. 6А); зависимость рациона от общего сырого веса – в виде линейной функции (рис. 6В).

Один экземпляр размерами 10.64 ± 9.12 мм потреблял в сутки 5.1552 мг мягких тканей мидии, что составило 2.48% от общего веса. Рацион рапаны размерами 21.66 ± 2.30 мм составил 62.0863 мг/сут (см. табл. 1), что несколько ниже, чем было ранее определено для размерной группы $15\text{--}25$ мм (Чухчин, 1984). По нашим расчетам, за весь период исследования (279 сут) суммарное значение потребленного корма одним моллюском составило 2760.48 мг, что в 1.64 раза превышает их индивидуальный вес. Отсюда, одной ра-

паной было потреблено 1023.5 экз. мидий размерами 5.0 мм.

Способы нападения молоди рапаны на мидий

Наблюдения под микроскопом позволили проследить нападение молоди рапаны на мидий. Прикрепляясь ногой к раковине жертвы, рапана перфорировала раковину моллюска при помощи радулы, поворачиваясь вправо и влево. После перфорации раковины рапана просовывала хобот в отверстие и радулой откусывала мягкие ткани жертвы, одновременно глоткой отсасывая тканевую жидкость мидии (рис. 7А). Хобот при этом вытягивался, поворачиваясь в разные стороны, и рапана выедала мягкие ткани, независимо от расположения отверстия в раковине. В раковине одной мидии отмечено от одного до пяти отверстий (рис. 7В) разной формы: круглой, овальной или с

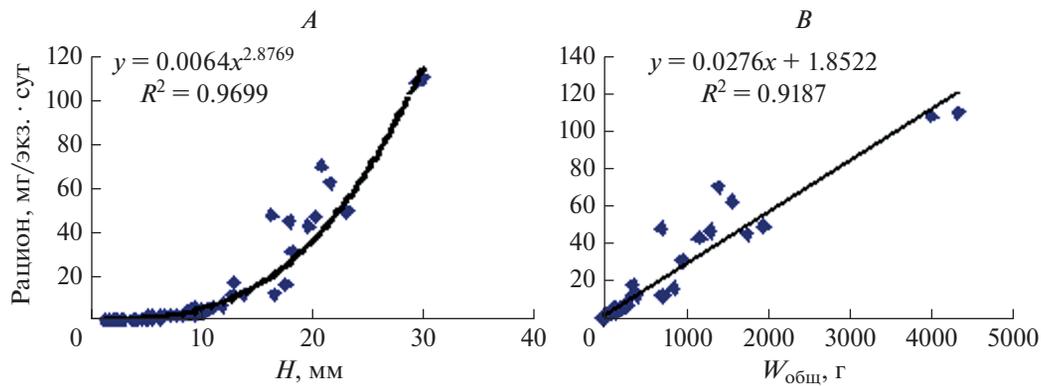


Рис. 6. Зависимость рациона молодежи рапаны (*Rapana venosa*) от: А – высоты (H , мм) раковины, В – общего сырого веса ($W_{\text{общ}}$, мг).

зубчатыми краями, причем диаметр наружного отверстия всегда был больше внутреннего. Диаметр перфорированных отверстий зависел от размеров молодежи рапаны. Так, рапана с высотой раковины 1.335 мм перфорировала отверстие диаметром 195.94 мкм; с высотой раковины 21.4 мм – 1544 мкм. Установлена экспоненциальная зависимость диаметра перфорированного отверстия в раковинах мидий от среднего значения высоты раковины (H , мм) молодежи рапаны:

$$d = 170.78e^{0.1029H},$$

$$R^2 = 0.9403, 1.335 \leq H, \text{ мм} \leq 21.4,$$

где d , мкм – диаметр перфорированного отверстия, $e = 2.71828$ – основание натурального логарифма, R^2 – коэффициент детерминации.

За весь период исследования доля раковин мидий с одним отверстием составила 84.6% (926 экз.); с двумя – 11.35% (124 экз.); с тремя – 3.1% (34 экз.); с четырьмя – 0.9% (10 экз.) и пятью – 0.1% (1 экз.).

Предпочтения в выборе рапанами мидий определенного размера не было выявлено. Если двустворчатый моллюск превосходил их по размерам, то в нападении участвовало несколько молодых рапан (рис. 7С). Как и взрослые особи, они применяли способ “удушения” – ногой сжимали створки мидии, периодически ослабляя силу сдавливания, пока мидия не откроется (рис. 7D). Рапаны размерами от 4.68 и до 21.66 мм могли открывать раковины мидий и без перфорации, например, ногой втягивали мидию в устье раковины (рис. 7E). При этом края створок жертвы попадали внутрь вентральной pedalной железы (Чухчин, 1970) и, очевидно, вспомогательного органа перфорации (АВО), находящегося над вентральной pedalной железой (Carriger, 1981). Отмечено также выделение рапанами (высота раковины около 12 мм) вблизи мидии биотоксина в

виде белого “облака” (рис. 7F), которое быстро растворилось в воде. Мидия приоткрывала створки и рапаны с помощью хобота выедали мягкие ткани.

Доля потребленных рапанами мидий без перфорации раковины возрастала с увеличением размеров хищников. Зависимость доли перфорированных раковин мидий от размеров молодежи рапаны описывается полиномом 3-й степени и показывает уменьшение доли перфорированных створок с увеличением размеров рапаны от 1.51 до 21.66 мм (рис. 8). По мере роста, начиная с размеров около 5 мм, молодые особи рапаны, кроме перфорации раковин двустворчатых моллюсков, применяли другие способы нападения.

После разделения молодежи рапаны на три размерные группы (25.9–36.3, 20.2–25.0 и 11.5–18.0 мм) было установлено, что рапаны первой размерной группы при нападении, как правило, открывали мидий без перфорации раковин, а особи второй и третьей размерных групп перфорировали раковины и вскрывали мидии без перфорации. Так, за период с 28.05. по 06.06.2018 г. рапанами первой размерной группы были вскрыты 100% мидий без перфорации раковин (13 экз.); рапанами второй и третьей размерных групп по 4 экз. мидий без перфорации и соответственно 5 и 7 экз. – с перфорацией (от 1 до 3 отверстий).

В процессе выращивания наряду с перфорированными раковинами мидий обнаруживали перфорированные раковины молодых рапан. На 88-е сут в результате каннибализма их количество снизилось с 67 до 37 экз., а плотность посадки уменьшилась с 17 до 9 экз./л. Известно, что каннибализм является важным детерминантом численности поселения рапаны (Yu et al., 2018). Перфорирование отверстий в раковинах мидий не приурочено к определенному участку раковины. Наиболее часто молодежь рапаны перфорировала тонкий край раковин мидий с проекцией на

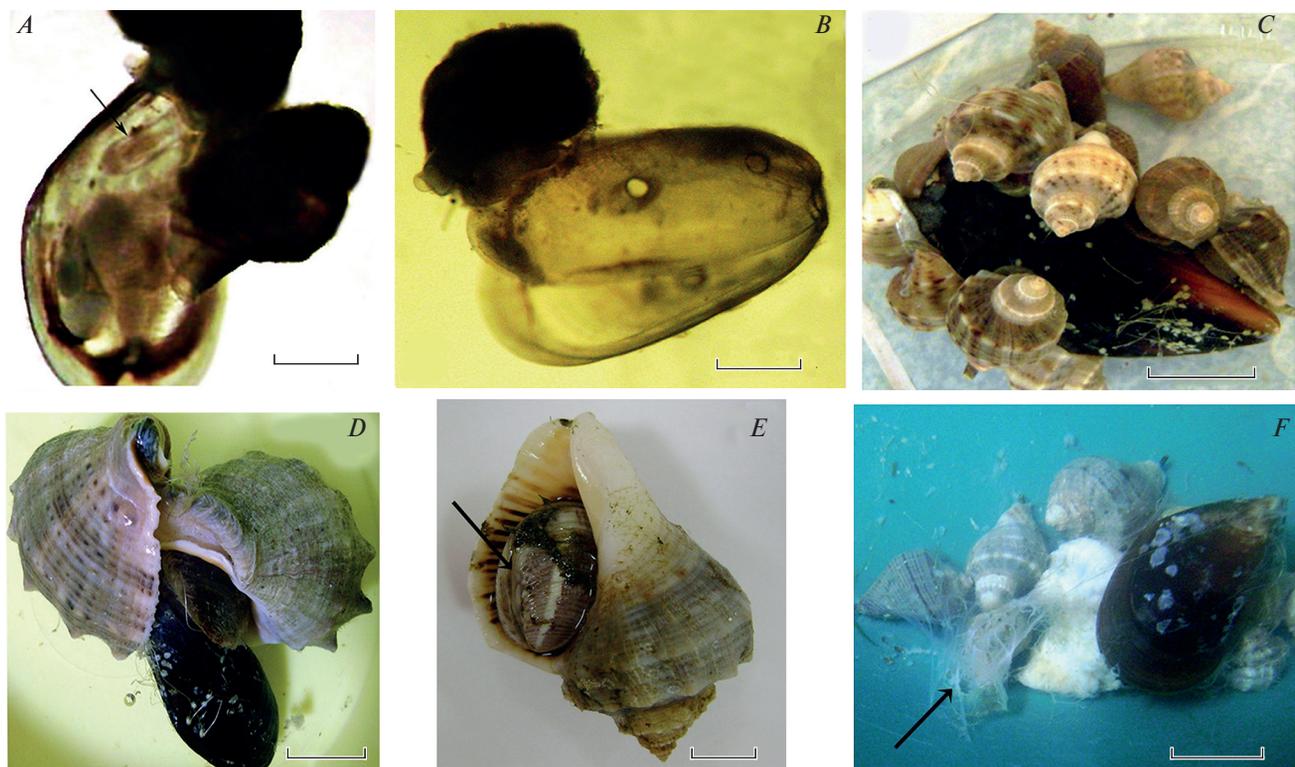


Рис. 7. Способы нападения молоди рапаны (*Rapana venosa*) на мидию (*Mytilus galloprovincialis*): *A* – перфорация раковины и выедание мягких тканей мидии при помощи хобота (указано стрелкой), *B* – пять отверстий в створках одной мидии, *C* – нападение 10 экз. молоди рапаны на одну крупную мидию, *D* – “удушение” мидии двумя рапанами, *E* – мидия в устье раковины рапаны (указано стрелкой), *F* – выделение молодыми рапанами биотоксина (указано стрелкой) вблизи мидии. Масштаб, мм: *A, B* – 1.0; *C* – 9.0; *D* – 15.0; *E* – 3.5; *F* – 12.0.

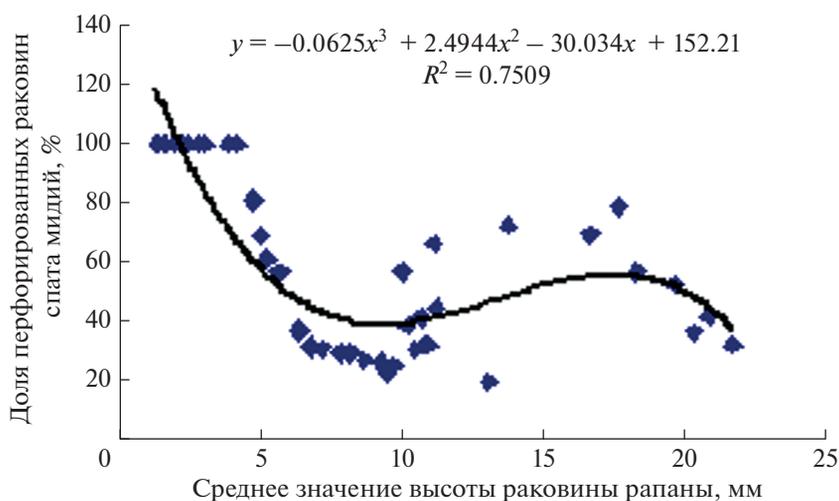


Рис. 8. Зависимость доли перфорированных раковин мидий от среднего значения высоты раковины молоди рапаны (*Rapana venosa*).

край мантии (36.93%). Раковины с проекцией отверстия на мантию и жабры составили 26.15%; на мантию и пищеварительную систему – 16.92%; на мускул-аддуктор – 9.23%; на мантию и сердце –

6.15%; на мантию и передние сократительные мускулы ноги – 4.62%. Количество перфорированных правых и левых створок мидий составило соответственно 562 и 532.

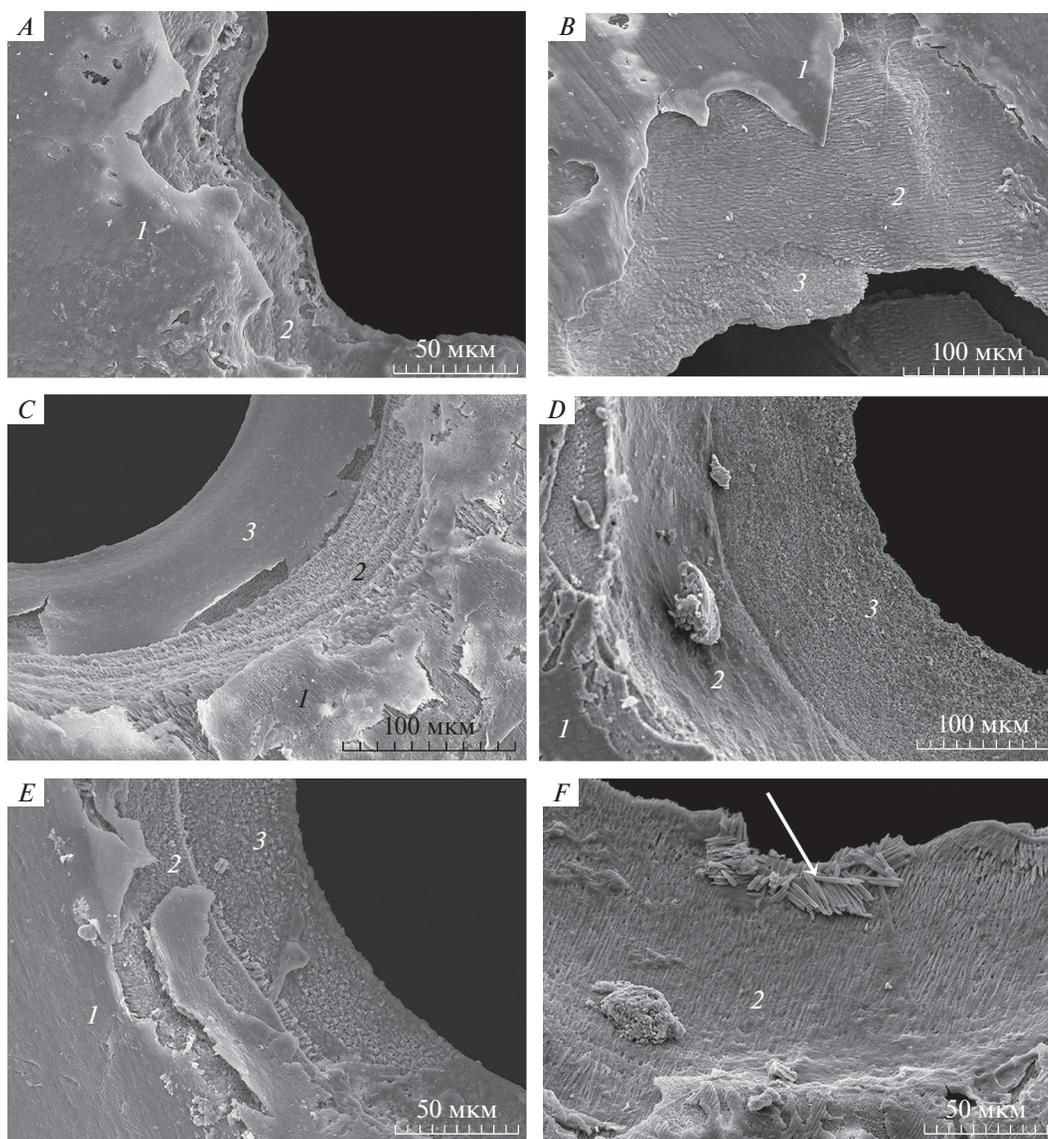


Рис. 9. Электронно-микроскопические фотографии отверстий в раковинах мидии *Mytilus galloprovincialis*, перфорированных молодой рапаной (*Rapana venosa*) при помощи радулы (A); радулы и растворением секретом, выделяемым вспомогательным органом перфорации (B–F); 1 – periostracum, 2 – призматический слой, 3 – перламутровый слой раковины мидий. Стрелкой указана группа кристаллов призматического слоя ростового края раковины.

Известно, что микроструктура раковины мидии *M. galloprovincialis* состоит из трех слоев: верхнего – periostracum (конхиолина), среднего – призматического (кальцита) и внутреннего – перламутрового (арагонита) (Chesa et al., 2014). Электронно-микроскопические исследования микроструктуры края отверстий, перфорированных молодой рапаной в возрасте 10 сут, показали наличие зубчатых краев в трех слоях раковины мидий (рис. 9A), что свидетельствует об использовании только радулы. Наличие поврежденных участков конхиолинового слоя вблизи отверстия – это следы зубчиков радулы (рис. 9B–9C, 9E). Отверстия, перфорированные молодой рапаной

размерами 20–25 мм зубчатые в верхнем конхиолиновом слое – следы радулы; гладкие края отверстий в среднем и внутреннем слоях раковины мидии – явные признаки растворения раковины химическими веществами (рис. 9D–9F). Кристаллы среднего слоя раковины, расположенные в одной плоскости (рис. 9B), и группа кристаллов призматического слоя ростового края раковины мидии (рис. 9F) свидетельствуют о том, что рапаны перфорируют раковины и радулой, и химическими веществами, растворяющими как кристаллы карбоната кальция, так и органическую прослойку, соединяющую кристаллы.

ОБСУЖДЕНИЕ

По способу питания пелагические личинки рапаны относятся к фильтраторам. Основной пищей личинок являются одноклеточные микроводоросли (Чухчин, 1984). Известно, что при использовании в качестве корма микроводорослей видов *I. galbana*, *Pl. subcordi formis*, *Ch. vulgaris* (Wei et al., 1999) или микроводорослей *Pseudoisochrysis* sp., *Chaetoceros* sp., *Tetraselmis* sp. (Harding, 2006) (относящихся к трем классам золотистые, диатомовые и зеленые) продолжительность планктонных стадий развития рапаны составила, соответственно, 30–35 и 30–42 сут. В нашем эксперименте продолжительность выращивания личинок рапаны от момента выхода из яйцевых капсул до окончания метаморфоза составила 25 сут. При этом в состав корма личинкам на стадии среднего велигера (возраст 6 сут), кроме *I. galbana* и *Em. huxleyi* (золотистые), *P. tricorutum* (диатомовые), *T. suecica* и *Ch. vulgaris* f. *suboblonga* (зеленые), была добавлена микроводоросль *R. salina* (криптофитовые), отличающаяся высоким содержанием липидов – 41% (Холодов и др., 2017). В состав корма для личинок каждой стадии развития подбирали микроводоросли с разными размерами клеток: от 5–6 мкм – для личинок на стадии раннего велигера и 10–15 мкм – для педивелигеров. При использовании в качестве корма микроводорослей с указанными морфологическими и биохимическими характеристиками для личинок рапаны отмечены быстрые темпы роста и развития.

В природных условиях интенсивность роста рапаны в значительной степени зависит от обеспеченности пищей. При недостатке пищевых объектов наблюдается замедление роста (Чухчин, 1984). По литературным данным, в районе Анапской банки в местах с богатым крупноразмерным бентосом (мыс Большой Утриш, коса Тузла) крупноразмерные особи рапаны (более 50 мм) образуют достаточно изолированные группировки, а основное пространство Анапского мелководья занимает группировка мелкокоразмерной рапаны (25–35 мм) (Переладов, 2013). Известно также, что “там, где основными объектами питания рапаны являются мелкие венериды и митилиды, сформировались популяции, состоящие из “карликовых” особей. Особенно мелкий средний размер половозрелых особей (43 мм), при незначительном диапазоне размерного ряда (30–55 мм), характерен для популяции бухты Ласпи, обитающей на песчаном грунте” (Бондарев, 2010). Однако в эксперименте корм подавался в избытке и не был лимитирующим фактором роста. Молодь рапаны были потомками одной самки и одного возраста. Развитие личинок и молоди рапаны проходило в идентичных условиях. При этом минимальные и максимальные размеры моллюсков

различались в два-три раза (см. табл. 1). Доля медленно растущих особей значительно превышала быстрорастущих (см. рис. 3). Вероятно, индивидуальная изменчивость темпов роста молоди рапаны – это генетически детерминированный признак. Быстрорастущие ювенильные особи рапаны быстрее развиваются и, таким образом, могут стать половозрелыми раньше, чем медленно растущие. Для брюхоногого моллюска *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758) было показано, что разница между быстро- и медленно растущими особями увеличивалась с увеличением индекса разнообразия производителей, что объясняется множественным типом скрещивания – полиандрией (Le Cam et al., 2009). Полиандрия – распространенное репродуктивное поведение, которое характерно и для рапаны *R. venosa* (Чухчин, 1961; Xue et al., 2016). Значительная доля карликовых особей в популяции рапаны бухты Ласпи (Бондарев, 2010), где была отобрана самка рапаны, предполагает высокую вероятность копуляции с карликовыми самцами и как следствие – высокая доля медленно растущих потомков.

Таким образом, в экспериментальных условиях при сбалансированном корме из шести видов микроводорослей, оптимальной плотности посадки личинок, температуре воды 22.0–23.0°C и солености 18‰ продолжительность планктонных стадий составила 22 сут. Метаморфоз личинок завершился на 25-е сут с переходом на хищнический образ жизни. Установлены предельные размеры ювенильных особей рапаны – до 25 мм, способных перфорировать раковины двустворчатых моллюсков. Электронно-микроскопические исследования края отверстий в раковинах мидий свидетельствуют о применении молодью рапаны как механического, так и химического способов перфорации. Выявленная вариабельность темпов роста молоди рапаны может быть обусловлена полиандрией, обеспечивающей высокое генетическое разнообразие и объясняющей адаптивные возможности репродуктивной стратегии и эврибионтность вида *R. venosa*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность директору ООО НИО “Марикультура” В.Д. Шенявскому за предоставленную возможность проведения эксперимента.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса” № гос. регистрации 121030300149-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов Н.И., 2007. Суспензия хлореллы в рационе сельскохозяйственных животных. Пенза. 2-е изд. 48 с.
- Бондарев И.П., 2010. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*. Вып. 20. № 2. С. 69–90.
- Дракин Е.И., 1953. Новый моллюск в Черном море // *Природа*. № 9. С. 92–95.
- Золотарёв П.Н., Евченко О.В., 2010. Некоторые черты биологии и оценка запаса рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) в северо-восточной части Черного моря в 1988–1994 гг. // *Вопросы рыболовства*. Т. 11. № 3 (43). С. 442–452.
- Иванов А.И., 1961. Расширение ареала рапаны (*Rapana bezoar*) и проникновение ее в северо-западную часть Черного моря // *ДАН*. Вып. 141. № 4. С. 991–993.
- Переладов М.В., 2013. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Черного моря // *Труды ВНИРО*. Т. 150. С. 8–20.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И., 2016. Зависимость темпа роста личинок рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) от концентрации корма и плотности их посадки // *Материалы Междунар. науч. конф. “Окружающая среда и человек. Современные проблемы генетики, селекции и биотехнологии”*. Ростов-на-Дону. 5–8 сент., 2016. С. 440–442.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., 2018. Эмбриональное и личиночное интракапсулярное развитие рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) // *Российский журнал биологических инвазий*. № 4. С. 53–64.
- Саенко Е.М., Шаганов В.В., 2021. Пространственное распределение и биологические характеристики рапаны в прибрежной зоне юго-восточного побережья Крыма (Черное море) // *Вопросы рыболовства*. Т. 22. № 1. С. 48–63.
- Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., 2017. Выращивание мидий и устриц в Черном море. 2-е издание, дополненное. Воронеж: ООО “Издат-Принт”. 508 с.
- Чухчин В.Д., 1961. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Черном море // *Труды Севастопольской биологической станции* / Отв. ред. Водяницкий В.А. Севастополь. Т. XIV. С. 163–168.
- Чухчин В.Д., 1970. Функциональная морфология рапаны. Киев: Наукова думка. 138 с.
- Чухчин В.Д., 1972. Пелагические личинки брюхоногих моллюсков – Gastropoda // *Определитель фауны Черного и Азовского морей* / Отв. ред. Водяницкий В.А. Киев: Наукова думка. Т. 3. С. 167–176.
- Чухчин В.Д., 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка. 176 с.
- Alyakrinskaya I.O., 2002. Morphofunctional Properties of Nutrition of Certain Predatory Gastropods // *Biology Bulletin*. V. 29. № 6. P. 589–600.
- Ban Shaojun, Zhang Tao, Pan Hengqian, 2014. Effects of temperature and salinity on the development of embryos and larvae of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. V. 32. № 4. P. 773–782.
- Carriker M.R., 1981. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis // *Malacologia*. V. 20. № 2. P. 403–422.
- Cesari P., Mizzan L., 1993. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda: Muricidae, Thaidinae) // *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*. № 42. P. 9–21.
- Chandler E.A., McDowell J.R., Graves J.E., 2008. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa* // *Molecular Ecology*. V. 17. № 18. P. 4079–4091.
- Checa A.G., Pina C.M., Osuna-Mascaro A.J., Rodri'gues-Navarro A.B., Harper E.M., 2014. Crystalline organization of the fibrous prismatic calcitic layer of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* // *European Journal of Mineralogy*. V. 26. № 4. P. 495–505.
- Chung E.Y., Kim S.Y., Kim Y.G., 1993. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae // *Korean J. Malacology*. № 9. P. 1–15.
- Harding J.M., Mann R., 2003. Current status and potential establishment range for veined rapa whelk *Rapana venosa* on the US East coast // *Aquatic Invaders: The Digest of National Aquatic Nuisance Species Clearinghouse*. V. 14. P. 1–7.
- Harding J.M., 2006. Growth and development of veined rapa whelk *Rapana venosa* veligers // *J. of Shellfish Research*. V. 25. № 3. P. 941–946.
- Harding J.M., Gera S.M., Mann R., 2008. Radula morphology in veined rapa whelks, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) from Chesapeake Bay, USA // *The Nautilus*. V. 122. № 4. P. 217–227.
- Le Cam S., Pechenik J. A., Cagnon M., Viard F., 2009. Fast versus Slow Larval Growth in an Invasive Marine Mollusc: Does Paternity Matter? // *J. of Heredity*. V. 100. № 4. P. 455–464.
- Mei-JieYanga, Hao Songa, Li-Na Suna, Zheng-LinYua, Zhi-Hua et al., 2019. Effect of temperature on the microflora community composition in the digestive tract of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) revealed by 16S rRNA gene sequencing // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part D* 29. P. 145–153.
- Mina Eisapour, Seed Jafar Seyfabadi, Behnam Daghooghi, 2015. Comparative Radular Morphology in Some Intertidal Gastropods along Hormozgan Province, Iran // *J. Aquac. Res. Development*. V. 6. № 4. P. 1–3.
- Pan Y., Qiu T., Zhang T., Wang P., Ban S., 2013. Morphological studies on the early development of *Rapana venosa* // *Journal of Fisheries of China*. V. 37. № 10. P. 1503–1512 (abstract).
- Sağlam H., Düzgüneş E., 2007. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* V. 87. P. 953–957.
- Wei L., Qiu S., Wang B., Sun X., Wang X., 1999. Studies on the reproductive biology of *Rapana venosa* // *Fish. Sci.* V. 23. P. 150–155.

- Wei Y.J., Huang B., Ke C.H., Xu Y.B., Wang D.X., 2007. Activities of several digestive enzymes of *Babylonia areolata* Link (Gastropoda: buccinidae) during early development // J. Trop. Oceanogr. V. 26. № 1 (abstract).
- Xue D.-X., Zhang T., Liu J.-X., 2016. Influences of population density on polyandry and patterns of sperm usage in the marine gastropod *Rapana venosa* // Scientific Reports. V. 6. Article number: 23461. <https://doi.org/10.1038/srep23461>
- Yu Z.L., Wang H., Song H., Bai Y.C., Sun J.C. et al., 2018. Cannibalism by the juveniles of the gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) reared under laboratory conditions // J. of Molluscan Studies. V. 84. № 3. P. 303–309.

GROWTH AND FEEDING OF THE LARVAE AND YOUNG OF *RAPANA VENOSA* (GASTROPODA, MURICIDAE) IN EXPERIMENTAL CONDITIONS

A. V. Pirkova¹, L. V. Ladygina¹, *

¹A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
2 Nakhimov av., Sevastopol, 299011 Russia

*e-mail: lvladygina@yandex.ru

The development of the larvae, as well as the growth and feeding of the young of the sea snail, *Rapana venosa*, an invader in the Black Sea, were studied in experimental conditions. With a balanced diet consisting of six micro algal species and at a water temperature of 22–23°C, the planktonic life of this gastropod lasted 22 days. The metamorphosis finished when the individuals changed their feeding behavior to the predatory one on the 25th day after larvae leave the egg capsules. Cases of cannibalism were identified among young individuals. The sizes of young individuals capable of perforating shells of bivalves were clarified. From 1 to 5 holes of various shapes per mussel shell could be observed. Most frequently, rapas perforated a thin edge of the mussel shell with the aperture projection at the mantle margin and most rarely with the projection on the anterior contractile muscles of the foot. Application of scanning electron microscopy to the study of the perforated holes showed that the individuals of 20–25 mm in size perforated mussel shells with the radula and dissolve the walls with the secret excreted by the accessory boring organ (ABO). Correlations of mass and size values ($W_{\text{tot}} = 0.002H^{2.9377}$, $R^2 = 0.9769$), the feeding intensity ($P = 0.64H^{2.8769}$, $R^2 = 0.9699$), and perforation diameters ($d = 170.78e^{0.1029H}$, $R^2 = 0.9403$) in mussel spat shells with the gastropod shell height were found.

Keywords: veined rapa whelk, cannibalism, Black Sea

УДК 597-53:591.524.12+595.384.12

МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК *SPIRONTOCARIS OCHOTENSIS* (BRANDT 1851) (DECARODA, THORIDAE) ИЗ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД

© 2022 г. Н. А. Седова*

Камчатский Государственный технический университет (КамчатГТУ),
Петропавловск-Камчатский, 683003 Россия

*e-mail: sedova67@bk.ru

Поступила в редакцию 09.11.2021 г.

После доработки 13.11.2021 г.

Принята к публикации 17.01.2022 г.

В планктоне прикамчатских вод обнаружены две морфологические формы личинок I–VI стадий зоэа *Spirontocaris ochotensis* (семейство Thoridae). Главное отличие личинок данного вида от личинок других видов рода *Spirontocaris* – отсутствие рострума на всех стадиях зоэа. Форма 1 соответствует описанию личинок *S. ochotensis* из залива Аляска. Форма 2 отличается более крупными размерами зоэа II–IV, большим количеством шипиков на антеровентральном крае карапакса, большим количеством эстетасков у зоэа I–II, меньшим количеством щетинок на скафогнатите зоэа I, большим количеством щетинок на базиподите максиллулы, большим количеством щетинок на коксоподите максиллулы у зоэа II–VI, более длинными шипами на плеональных сомитах, более ранней сегментацией ветвей антеннулы. Высказано предположение, что форма 2 – это подвид *S. ochotensis*, описанный ранее как *S. makarovi spatula* Kobjakova 1936.

Ключевые слова: *Spirontocaris ochotensis*, личинки, формы, глубины, Охотское море, северо-западная часть Тихого океана

DOI: 10.31857/S0044513422090094

В планктонных пробах, собранных в водах северо-западной части Тихого океана, регулярно встречаются личинки креветок, относящихся к семейству Thoridae. Один из самых обычных и широко распространенных родов – род *Spirontocaris* Bate 1888. Личинки этого рода часто встречаются над шельфом весной и летом. Тем не менее планктонный период развития этих креветок изучен недостаточно. В настоящее время род *Spirontocaris* насчитывает 21 вид (De Grave, Fransen, 2011), из которых для района исследования известно 10 видов (Кобякова, 1936, 1937, 1955; Слизкин, 2006): *Spirontocaris arcuata* Rathbun 1902; *S. brashnikovi* Kobjakova 1936; *S. brevidigitata* Kobjakova 1936; *S. intermedia* Makarovet Kobjakova 1936; *S. lamellicornis* (Dana 1852); *S. murdochi* Rathbun 1902; *S. ochotensis* (Brandt 1851); *S. phippsi* Kroyer 1841; *S. prionota* (Stimpson 1864); *S. spinus* (Sowerby 1805).

S. ochotensis – широко распространенный тихоокеанский бореальный вид креветок. Обитает от линии отлива до 247 м на различных грунтах (Слизкин, 2006; Марин, 2013). Промыслового значения не имеет. Личинки этого вида встречаются у побережья Камчатки обычно в небольшом количестве. Личинок рода *Spirontocaris* можно об-

наружить над глубинами от 5 до 2000 м (обычно от 30 до 150 м).

Данных о распределении личинок креветок рода *Spirontocaris* в морях Дальнего Востока и особенно в водах, прилегающих к Восточной Камчатке и Чукотке, очень мало. Имеются лишь отрывочные сведения о встречаемости личинок в прикамчатских и чукотских водах Берингова моря и северо-западной части Тихого океана (Макаров, 1966; Седова, Андронов, 2013; Седова, Григорьев, 2013; Седова, Пташкина, 2018; Седова, Тепнин, 2019).

Исследования креветочного меропланктона во многом сдерживаются слабой изученностью морфологических особенностей представителей отдельных видов на разных стадиях их личиночного развития, а также отсутствием определительных ключей. Определитель видов для личинок рода *Spirontocaris* в настоящее время составить невозможно. Для этого требуется сделать подробные описания отдельных стадий существующих видов и произвести их окончательную идентификацию. Определение стадии зоэа старших личинок в некоторых случаях затруднено, поскольку неизвестно, сколько стадий личиноч-

Таблица 1. Использованный материал

Сроки взятия проб	Западная Камчатка	Юго-восточная Камчатка
Июнь—июль 2015	IV, V, VI	—
Апрель 2016	—	I
Июнь 2016	IV	—
Апрель—май 2017	—	II
Июнь 2018	I, II	—

I–VI – стадии зоза *S. ochotensis*.

ного развития имеют некоторые виды данного рода в прикамчатских водах.

Главные морфологические признаки, по которым зоза *Spirontocaris* отличают от других родов этого семейства, – наличие дополнительной щетинки на конце жгутика антенны у младших личинок и наличие экзоподитов на первых двух парах переоподов на всех стадиях зоза, наличие дорзолатеральных шипов на 4-м или 4 и 5 плеональных сомитах. Достоверно описаны младшие личинки *S. arcuata*, *S. intermedia*, *S. murdochi* и *S. ochotensis* (Иванов, 1971; Haynes, 1981, 1984). Личинки *S. phippii* и *S. spinus* описаны из планктона (Squires, 1993). Кроме того, Макаров (1966) дает неполное описание неидентифицированных личинок рода *Spirontocaris* из планктона восточной части Охотского моря.

Цель работы – описать морфологию личинок *S. ochotensis*, обитающих в прикамчатских и сопредельных водах, и выявить надежные признаки для их видовой идентификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы планктона, выполненные сотрудниками КамчатНИРО в восточной части Охотского моря в июне—июле 2015, 2016 и 2018 гг.; а также в тихоокеанских водах у юго-восточного побережья Камчатки весной 2016 и 2017 гг. (рис. 1, табл. 1). В тихоокеанских водах в 2015–2016 гг. над глубинами 9–3000 м, а в охотоморских рейсах над глубинами 5–560 м использовали ихтиопланктонную коническую сеть с диаметром входного отверстия 80 см и шагом ячеи 0.56 мм. В 2018 г. пробы собирали в прибрежной части над глубинами 5–15 м сетью Джеди с диаметром входного отверстия 27 см и шагом ячеи 0.1 мм. Выполняли вертикальный тотальный лов в слое 500–0 м и от дна до поверхности при меньших глубинах. В Охотском море съемку проводили с юга на север, у юго-восточных берегов Камчатки съемку выполняли с севера на юг. Изучали морфологию карапакса, плеона, тельсона и отдельных конечностей. Часть длинных щетинок изображали об-

резанными. Опушение и вооружение щетинок в большинстве случаев на рисунке не изображали, чтобы не загромождать рисунок.

Было составлено 2 серии личинок на основании общности морфологии и размеров. Идентификацию самых младших личинок проводили на основе имеющегося достоверного описания, сделанного Хейнсом (Haynes, 1981). Последующие стадии подобраны из планктона. Признаки, по которым зоза I–II можно отнести к *S. ochotensis*: соответствующие размеры; отсутствие рострума на всех стадиях; один шипик на антеровентральном крае карапакса; дорзолатеральные шипы на 4-м и 5-м плеональных сомитах; 4 отделенных членика на конце скафоцерита; опущенная щетинка на жгутике антенны в 3 раза длиннее апикального шипа; отсутствие проксимальной наружной щетинки на скафоцерите; небольшая выемка на тельсоне; 7 пар терминальных щетинок на тельсоне у I стадии; 7 перистых щетинок на скафогнатите зоза I; переоподы у зоза I в виде зачатков всех пяти пар на I стадии; экзоподиты на первых двух парах переоподов; маленький анальный шип; плеоподы отсутствуют.

Главное отличие от остальных видов рода *Spirontocaris* для имеющийся серии личинок – отсутствие рострума на всех стадиях зоза. От личинок *S. spinus* и *S. phippii*, описанных Сквайрсом (Squires, 1993), имеющиеся в нашей коллекции зоза отличаются меньшими размерами, большим количеством щетинок на скафогнатите, отсутствием плеоподов на I стадии, менее развитыми конечностями на более поздних стадиях. От зоза *S. intermedia* и *S. arcuata* из описания Сквайрса и Иванова (Иванов, 1971; Squires, 1993) наши личинки отличаются меньшим количеством антеровентральных шипиков, большим количеством щетинок на скафогнатите, отсутствием наружной проксимальной щетиночки на скафоцерите. От зоза *S. murdochi*, описанных Хейнсом (Haynes, 1984), наши личинки отличаются более мелкими размерами, меньшим количеством антеровентральных шипиков, наличием проксимальной наружной щетиночки на скафоцерите, формой тельсона и маленькой выемкой на тельсоне.

Обозначения и сокращения:

A1 – антеннула, *A2* – антенна, *Cp* – карапакс, *GV* – общий вид личинки, *PL* – плеон, *Mx1* – максиллула, *Mx2* – максилла, *Sg* – скафогнатит, *Sc* – скафоцерит, *Mp1–3* – первая-третья пары максиллипед, *P1–P5* – первая-пятая пары переоподов, *pl 2–5* – плеоподы второго-пятого сомита, *T* – тельсон, *a.i.* – appendix interna, *TL* – общая длина личинки, *CL* – длина карапакса. Прочерк в таблице обозначает отсутствие данных.

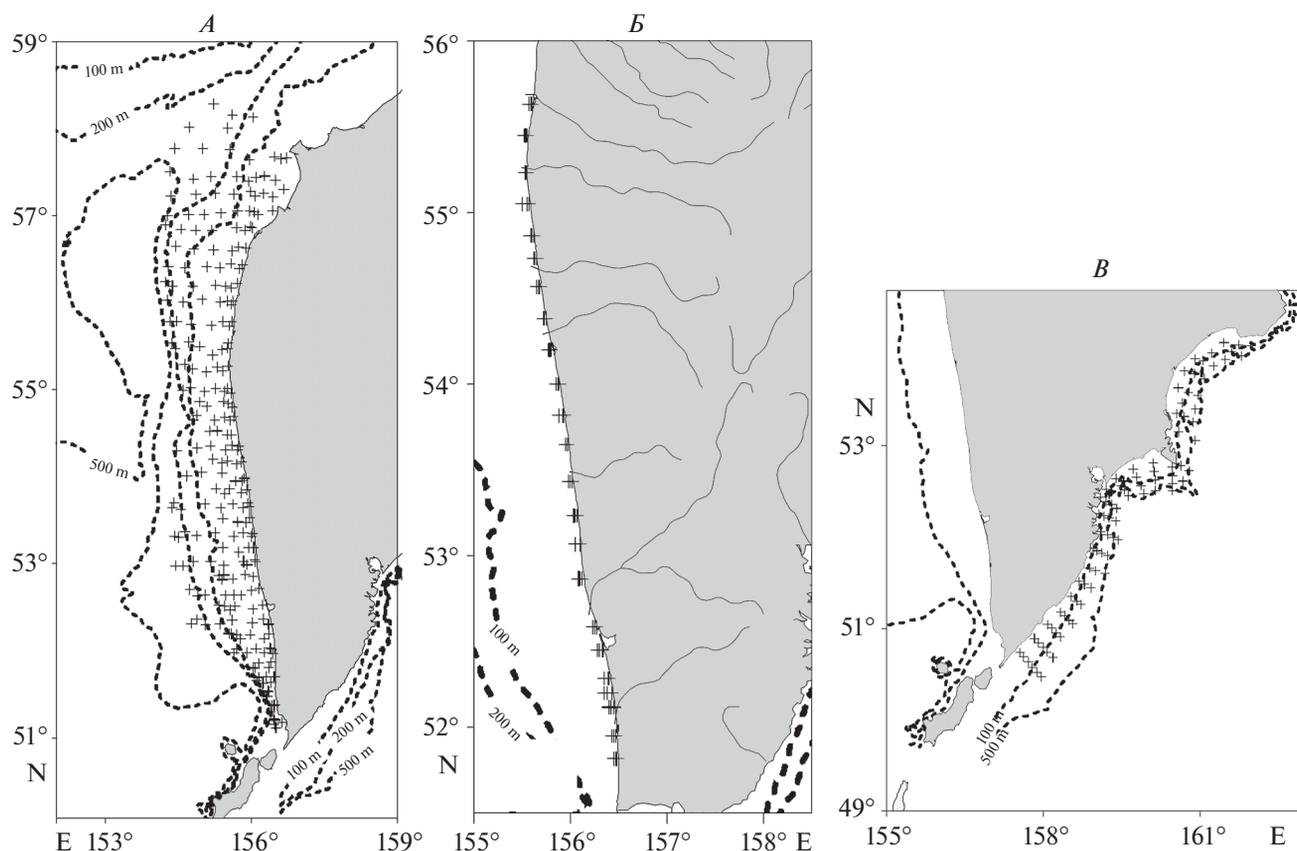


Рис. 1. Схема района съемок: А – схема расположения станций в районе Западной Камчатки (06.06–13.07.2015, 06.06–06.07.2016), Б – схема расположения станций в прибрежном районе Западной Камчатки 05–09.06.2018, В – схема расположения станций в районе Юго-восточной Камчатки (23.04–25.05.2016, 14.03–18.05.2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Spirontocaris ochotensis

Из планктонных проб было выделено 2 формы зоэа, близкие по большинству признаков, но различающиеся некоторыми деталями строения отдельных конечностей. Форма 1 соответствует I стадии зоэа *S. ochotensis* из залива Аляска, сделанной Хэйнсом (Haynes, 1984).

I стадия

Форма 1

15 экз. обнаружено в пробах из прибрежной части западно-камчатского района (центральная часть) в период с 5 по 9 июня 2018 г. над глубиной 7–18 м. TL 2.8–3.3 мм, CL 0.7–1.1 мм.

Рострум отсутствует. У 70% личинок хотя бы на одной стороне карапакса имеется 1 небольшой шипик. В редких случаях он отсутствует с обеих сторон. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Глаза цилиндрические, неподвижные. Дорсолатеральные шипы имеются на 4-м и 5-м плеональных сомитах (рис. 2*GI*).

Основание антеннулы (*A1*) несегментированное, дистальный сегмент с 4 сенсорными щетин-

ками (1 эстетаск и 3 тонкие щетинки) и терминальной перистой щетинкой на основании (рис. 2*A1*). Основание антенны (*A2*) несегментированное. На конце скафоцерида отделено 4 коротких сегмента. На скафоцерице 9–10 внутренне-терминальных перистых щетинок и 1 короткая внешняя щетинка. Жгутик *A2* короче скафоцерица. На конце жгутика тонкий шип и длинная перистая щетинка. Относительная длина щетинки у отдельных экземпляров различалась в 1.5–2 раза (рис. 2*A2*, 2*As*). Основание жгутика не отделилось.

Коксоподит максиллулы (*Mx1*) с 5 колючими терминальными и 2 перистыми латеральными щетинками, базиподит с 11 щетинками, эндоподит с 5 щетинками и коротким шипиком в основании. Коксоподит максиллы (*Mx2*) двулопастный с 8–9, 2 + 1 щетинками, базиподит *Mx2* двулопастный, вооружен 4 + 1 колючими щетинками на каждой лопасти. Эндоподит несет, соответственно, 3, 2, 1 + 2, 1 + 3 щетинки. Скафогнатит несет 7 перистых щетинок на обеих максиллах; внутренний край опушен (рис. 2*Mx2*).

Первая пара максиллипед (*Mp1*) с очень маленьким эпиподитом. Коксоподит *Mp1* с 6 ще-

тинками; базиподит вооружен 15 щетинками; эндоподит 4-члениковый, с 3, 1, 2, 3 + 1 щетинками, соответственно; экзоподит несегментированный, с 3 + 1 щетинками (рис. 2*Мр1*). Вторая пара максиллипед (*Мр2*) без эпиподита. Коксоподит *Мр2* с 1 щетинкой; базиподит вооружен 6 щетинками; эндоподит 4-члениковый, с 3 + 1, 1, 2, 5 + 1 щетинками, соответственно; экзоподит с 4 + 1 щетинками; на конце экзоподита отделен 1 членик (рис. 2*Мр2*). Третья пара (*Мр3*) без эпиподита. Коксоподит без щетинок; базиподит вооружен 4 щетинками. Эндоподит 5-члениковый, с 2, 0, 1, 2, 4 + 1 щетинками, соответственно. Экзоподит *Мр3* с 4 + 1 щетинками и отделенным дистальным члеником (рис. 2*Мр3*).

Переоподы в виде зачатков, первые 2 пары двуветвистые (рис. 2*Р1–Р5*). Плеоподы отсутствуют. Уроподы отсутствуют. Тельсон с выемкой на терминальном крае, слит с анальным сомитом. На терминальном крае тельсона 7 пар перистых щетинок (рис. 2*Т*). Анальный шип очень маленький, едва различимый.

Форма 2

4 экз. поймано у юго-восточных берегов Камчатки в период с 24 по 27 апреля 2016 г. над глубиной 60–61 м. TL 4.1–4.4 мм; CL 0.7–0.8 мм.

Рострум отсутствует. У всех личинок на антеровентральном крае карапакса имеется по 2 хорошо заметных шипика с обеих сторон (рис. 3*Ср*). Супраорбитальные шипы отсутствуют. Глаза цилиндрические, неподвижные. Дорсолатеральные шипы имеются на 4-м и 5-м плеональных сомитах. Общий вид личинки соответствует форме 1.

Основание *A1* несегментированное, дистальный сегмент с 4 сенсорными щетинками (2 эстетаска и 2 тонкие щетинки) и длинной терминальной щетинкой на основании (рис. 3*A1*). Антенна как у формы 1 (рис. 3*A2*).

Коксоподит *Мх1* с 5 колючими терминальными и 2–3 перистыми латеральными щетинками, базиподит с 10–11 щетинками. Скафогнатит (экзоподит *Мх2*) несет 5 перистых щетинок на обеих максиллах (рис. 3*Sg*). Эндоподит, базиподит и коксоподит *Мх2* как у формы 1.

Морфология *Мр1–3* как у формы 1. Переоподы в виде коротких зачатков; *Р3–Р5* в 2 раза короче *Р1–Р2* (рис. 3*Р1–Р5*). Плеоподы отсутствуют. Тельсон слит с анальным сомитом (рис. 3*Т*). Анальный шип отсутствует. Уроподы отсутствуют.

II стадия

Форма 1

Два экземпляра поймано на станциях с глубиной 8 и 11 м в прибрежной части восточной части Охотского моря (центральная часть района) 5 и 8 июня 2018 г. TL 3.5–3.7 мм, CL = 0.9 мм.

Рострум отсутствует, на его месте карапакс закруглен. Супраорбитальные шипы имеются. Птеригостомиальный шип длинный. На антеровентральном крае карапакса у одного экземпляра имеется 1 очень тонкий шипик, у второго экземпляра антеровентральный край карапакса гладкий. Глаза цилиндрические, подвижные (рис. 4*ГV*).

Основание *A1* двусегментное; на конце несегментированного экзоподита 2 эстетаска и 4–5 тонких сенсорных щетинок; эндоподит несегментированный, с опущенной щетинкой на конце (рис. 4*A1*). Основание *A22*-сегментное; жгутик *A2* ненамного короче скафоцерита, на конце шип и коротко опущенная щетинка; основание жгутика отделилось. На конце скафоцерита отделено 3 членика, на внутренне-терминальном крае 15–16 опущенных щетинок; шип скафоцерита доходит до края пластины или чуть заходит за ее край (рис. 4*A2*).

Коксоподит *Мх1* несет 7 щетинок, базиподит – 11 щетинок на одной максиллуле, на другой – 12; эндоподит без изменений. Коксоподит *Мх2* двулопастный, вооружен 9–10, 2 + 1 колючими щетинками; базиподит и эндоподит без изменений; скафогнатит с 10–11 щетинками (рис. 4*Мх2*).

Мр1 с очень маленьким эпиподитом; коксоподит и базиподит без изменений; эндоподит 4-члениковый, с 3 + 1, 1, 2, 3 + 1 щетинками, соответственно; несегментированный экзоподит вооружен 4 + 1 щетинками (рис. 4*Мр1*). Экзоподит *Мр2* с 8 щетинками; коксоподит, базиподит и эндоподит без изменений (рис. 4*Мр2*). Экзоподит *Мр3* с 8–10 щетинками, 2 дистальных членика отделены; коксоподит, базиподит и эндоподит без изменений (рис. 4*Мр3*).

Переоподы нерасчлененные; экзоподиты первой и второй пары (*Р1*, *Р2*) без плавательных щетинок; *Р3–Р5* одноветвистые. Плеоподы на первом сомите отсутствуют, на втором сомите плеоподы в виде полубугорков, остальные плеоподы в виде круглых бугорков. Тельсон треугольный, не отделен от анального сомита. Выемка на заднем крае тельсона маленькая. На тельсоне 8 пар щетинок, третья и четвертая щетинки от центра разной длины. Уроподы отсутствуют. Анальный шип очень маленький, закругленный (рис. 4*Т*).

Форма 2

Единственная личинка поймана у берегов юго-восточной Камчатки 26.04.2017 на станции с глубиной 139 м. TL 4.4 мм, CL 0.9 мм.

Рострум отсутствует, на его месте карапакс закруглен, как у формы 1; супраорбитальные шипы имеются. Глаза цилиндрические, подвижные. Дорсолатеральные шипы на 4 и 5 плеональных сомитах несколько длиннее, чем у формы 1. Птеригостомиальный шип очень тонкий и длинный. На антеровентральном крае карапакса имеется

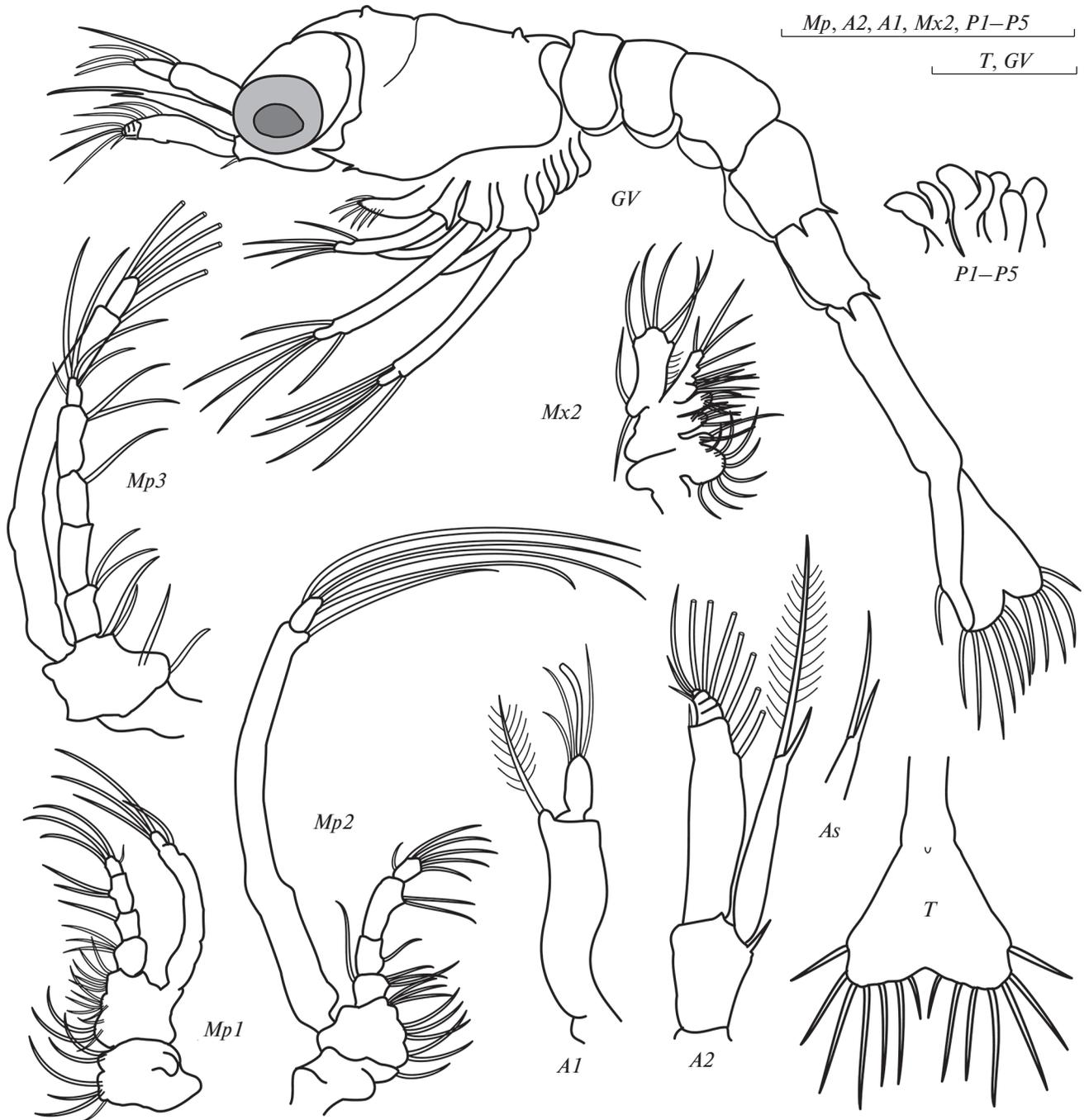


Рис. 2. Морфология зоеа I *Spirontocaris ochotensis*, форма 1. Масштаб 0.5 мм.

1 очень тонкий шипик. Общий вид соответствует форме 1.

Основание *A1* двухсегментное, на внешнем крае первого сегмента 4 короткие терминальные щетинки, на внутреннем крае 1 длинная опушенная терминальная щетинка; второй сегмент с длинной терминальной щетинкой; эндоподит короткий, несегментированный, с длинной опушенной щетинкой на конце; экзоподит состоит

из двух сегментов, на конце 3 эстетаска и 2–3 тонкие щетинки (рис. 5A1). Основание *A2* несегментированное. Жгутик несегментированный, на конце шип и сильно редуцированная щетинка. Скафоцерит вооружен шипом и 10 щетинками; на конце отделено 3 членика (рис. 5A2).

Коксоподит *Mx1* несет 9 щетинок, базиподит на одной максиллале вооружен 12 щетинками, на другой – 13. Скафогнатит с 13 щетинками (рис. 5Sg).

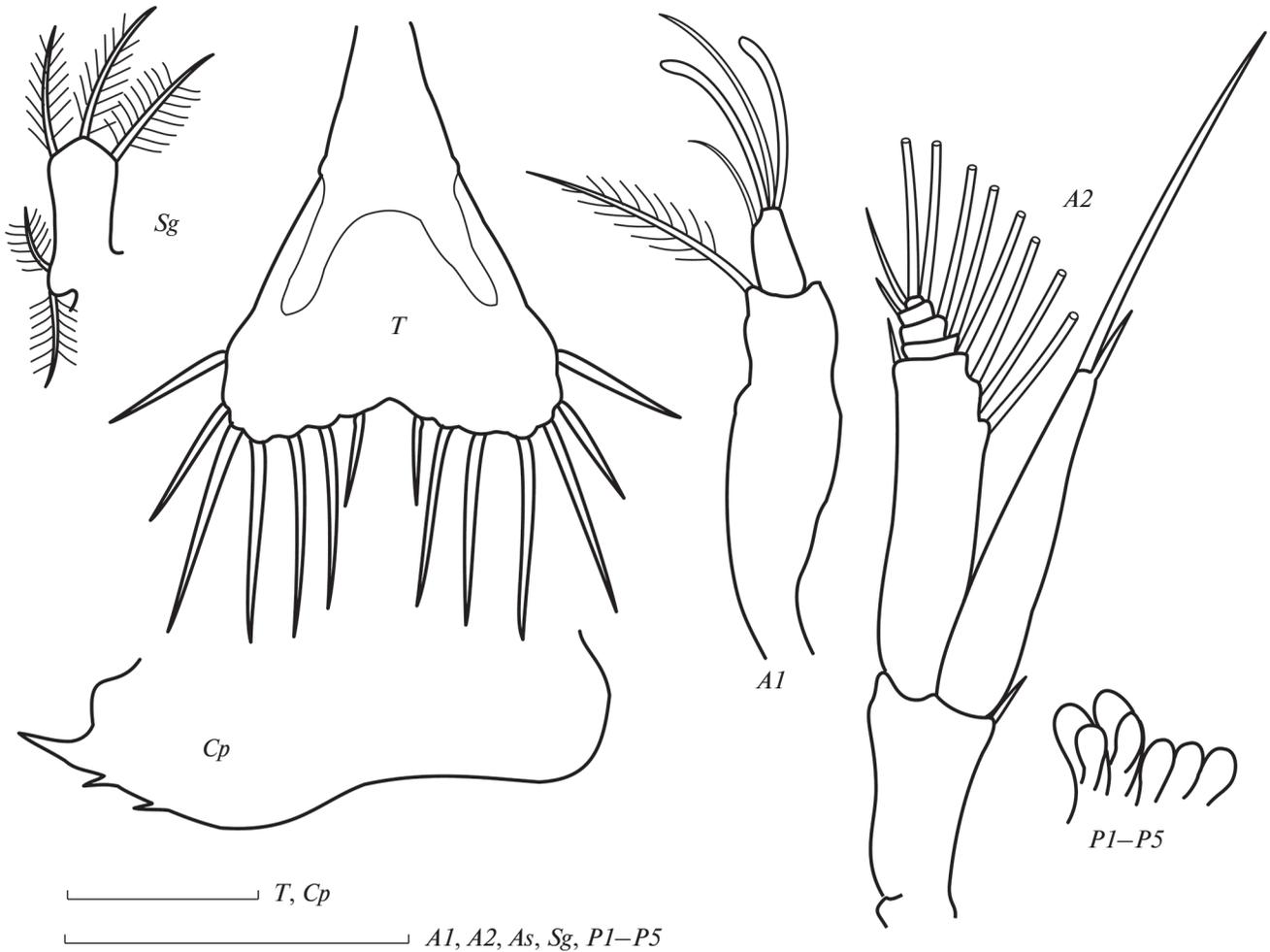


Рис. 3. Морфология зоеа I *Spirontocaris ochotensis*, форма 2. Масштаб 0.5 мм.

Mp1–3 как у формы 1. Переоподы развиты чуть лучше, чем у формы 1, с более длинными экзоподитами и отделенными протоподитами (рис. 5*P1–P5*). Плеоподы как у формы 1. Третья и четвертая пара терминальных щетинок на тельсоне различаются по длине; тельсон не отделен от анального сомита. Анальный шип имеется (рис. 5*T*). Уроподы отсутствуют.

III стадия в нашей коллекции отсутствует.

IV стадия

Форма 1

Одна личинка поймана 6.07.2015 в северной части западно-камчатского шельфа на станции с глубиной 59 м, еще один экземпляр – в южной части этого же района 26.06.2016 над глубиной 122 м. TL 5.5–5.7 мм, CL 1.5–1.75 мм.

Карапакс и плеомеры без изменений (рис. 6*Cp*, 6*PL*). Задние углы 6-го сомита слегка оттянуты и закруглены; анальный шип короткий, тупой.

Основание *A1* 3-сегментное; экзоподит состоит из 3 сегментов, вооружен 3 пучками эстетасков; эндоподит несегментированный, с короткой апикальной щетинкой; наружный край первого и второго сегмента основания с пучком коротких терминальных щетинок и несколькими маленькими латеральными щетинками; внутренний край 1-го сегмента с длинной опушенной терминальной щетинкой, второй сегмент с 1 латеральной и 1 терминальной щетинкой; третий сегмент основания с 2 длинными опушенными терминальными щетинками (рис. 6*A1*). Основание *A2* двухсегментное, терминальный шип тонкий, относительно длинный. Жгутик антенны длиннее скафоцерита, основание жгутика отделено; конец жгутика закруглен. Скафоцерит по внутренне-терминальному краю несет 18–22 щетинки; шип правого скафоцерита очень длинный, на 1/3 заходит за край пластины; левый шип скафоцерита несколько короче (рис. 6*A2*, 6*Sc*).

Базиподит *Mx1* с 12 щетинками на одной из максиллул и 13 щетинками на другой; коксоподит

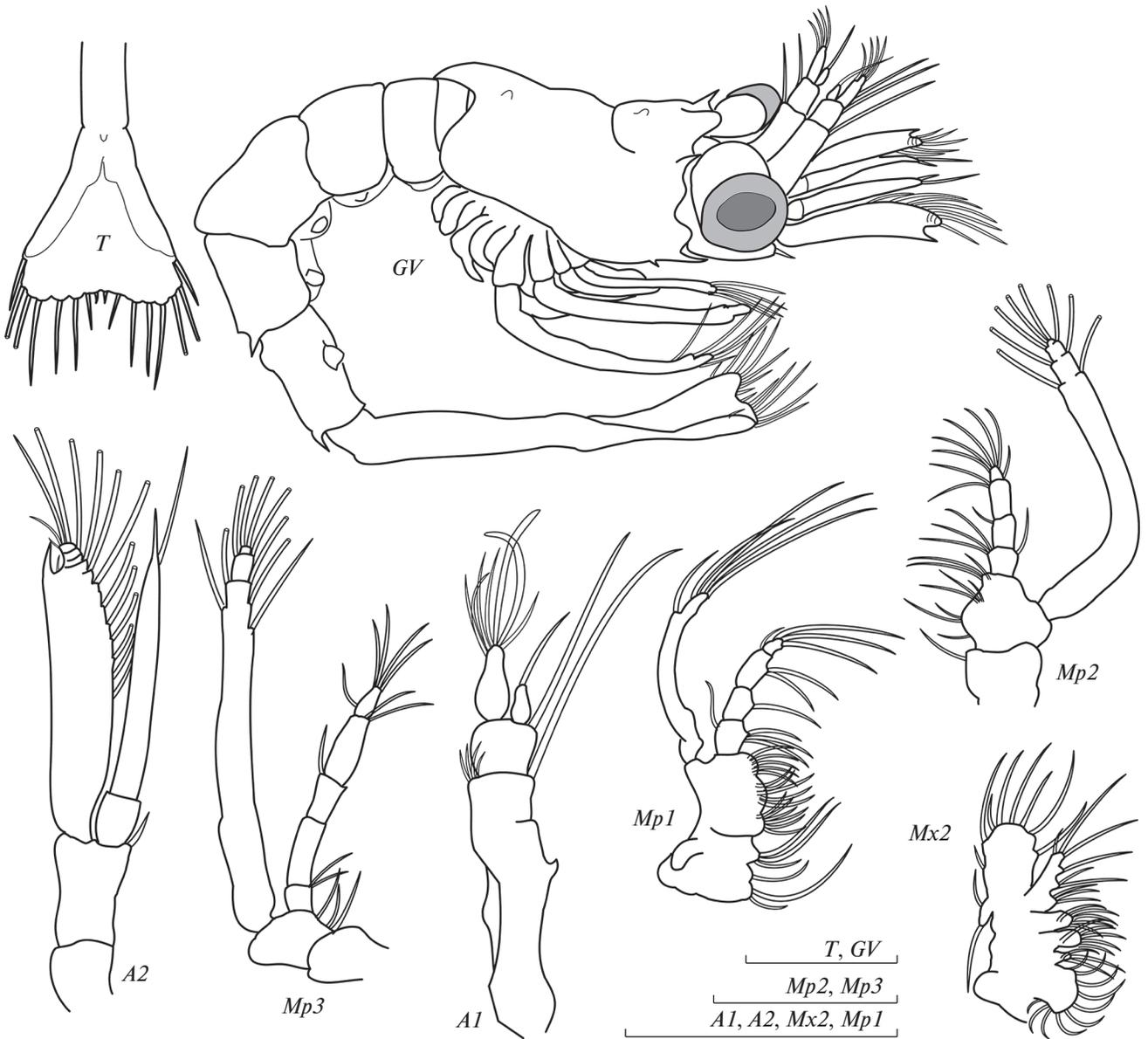


Рис. 4. Морфология зоеа II *Spirontocaris ochotensis*, форма 1. Масштаб 0.5 мм.

с 9 щетинками; эндоподит без изменений. Коксоподит *Mx2* двулопастный, вооружен $9 + 4$, $2 + 1$ щетинками; базиподит двулопастный, с $5 + 1$ щетинками на каждой лопасти; эндоподит несет, соответственно, 4, 2, 1, 3 щетинки; скафогнатит с 15–17 щетинками (рис. 6*Mx2*).

Строение основания и эндоподита максиллипод без изменений. Эпиподит *Mp1* крупный; *Mp2* и *Mp3* без эпиподита, с отделенными дистальными члениками. Экзоподит *Mp1–Mp3* несут, соответственно, 5–8–8 щетинок (рис. 6*Mp1–6Mp3*).

Клешня *P1* крупнее, чем на *P2*; экзоподиты *P1–P2* несут 8–9 плавательных щетинок; *P3–P5* одноветвистые, одинакового строения (рис. 6*P1–6P4*). На первом плеональном сомите плеоподы

отсутствуют; второй сомит с плеоподами в виде раздвоенных бугорков; третий–пятый сомиты с двуветвистыми плеоподами, без щетинок и без *a.i.* (рис. 6*pl2*, 6*pl4*).

Тельсон с 2 парами латеральных шипов, слегка сужается к концу, отделен от анального сомита, терминальный край без выемки; третья и четвертая пара терминальных щетинок примерно равной длины (рис. 6*T*). Ветви уropодов намного короче тельсона; эндоподит с 9–10 щетинками, экзоподит с коротким шипом и 13–14 щетинками.

Форма 2

Один экземпляр пойман 09.06.2015 в южной части западно-камчатских вод над глубиной 29 м; 2 экз. обнаружено в северной части западно-кам-

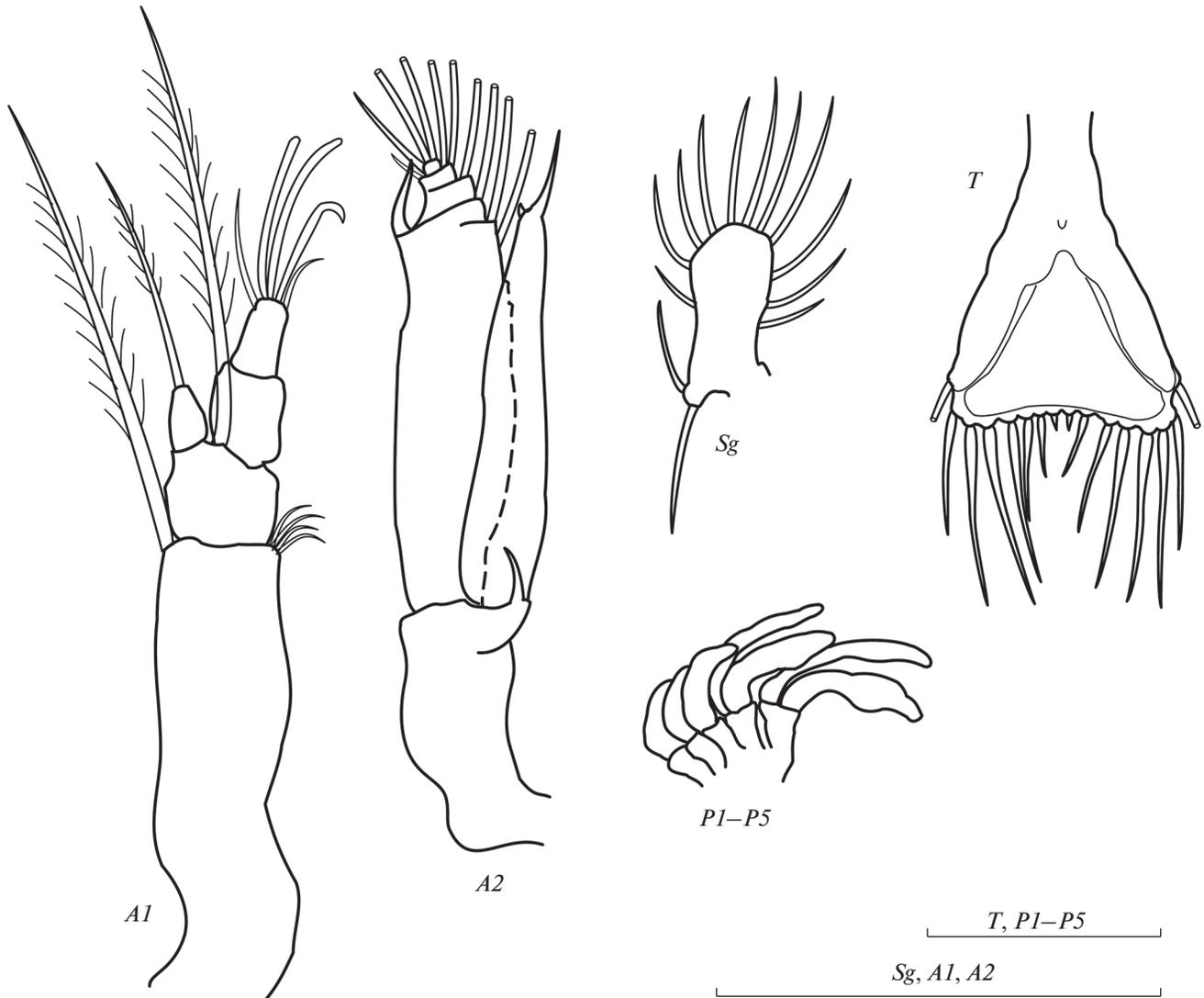


Рис. 5. Морфология зоеа II *Spirontocaris ochotensis*, форма 2. Масштаб 0.5 мм.

чатского района 06.07.2015 над глубиной 60 м. TL 6.0–6.5 мм; CL 1.25–1.4 мм.

Карапакс и плеомеры без изменений; позади птеригостомиального шипа имеется очень тонкий шипик с одной стороны, другой край гладкий (рис. 7PL).

Основание A1 как у формы 1; экзоподит 4-сегментный; эндоподит 3-сегментный (рис. 7A1). Основание A2 двухсегментное, с очень коротким терминальным шипом и маленьким эпиподитом; жгутик ненамного длиннее скафоцерита, основание жгутика отделилось; шип скафоцерита примерно до края пластины (рис. 7A2).

Базиподит Mx1 с 14 щетинками, коксоподит с 9 щетинками, эпиподит как у формы 1. Морфология Mx2, Mp1–Mp3, P1–P5 как у формы 1 (рис. 7Sg.). Все плеоподы двуветвистые, без щетинок и без a.i. (рис. 7pl2, 7pl4)

Тельсон с почти параллельными боковыми краями; имеется небольшая широкая выемка на терминальном крае. Третья и четвертая пара терминальных щетинок различаются по длине. Экзоподит уropодов равен по длине тельсону (рис. 7T).

V стадия

Форма 1 в нашей коллекции отсутствует.

Форма 2

Одна личинка обнаружена 6.07.2015 в северной части западно-камчатского шельфа на станции с глубиной 59 м; еще один экземпляр пойман в центральной части этого района 09.07.2015 на станции с глубиной 15 м. TL = 5.8–6.3 мм, CL = 1.2–1.37 мм.

Карапакс и плеомеры без изменений (рис. 8GV). Основание A1 без изменений; экзоподит 5-сегментный, эстетаски собраны в 4 пучка; эндопо-

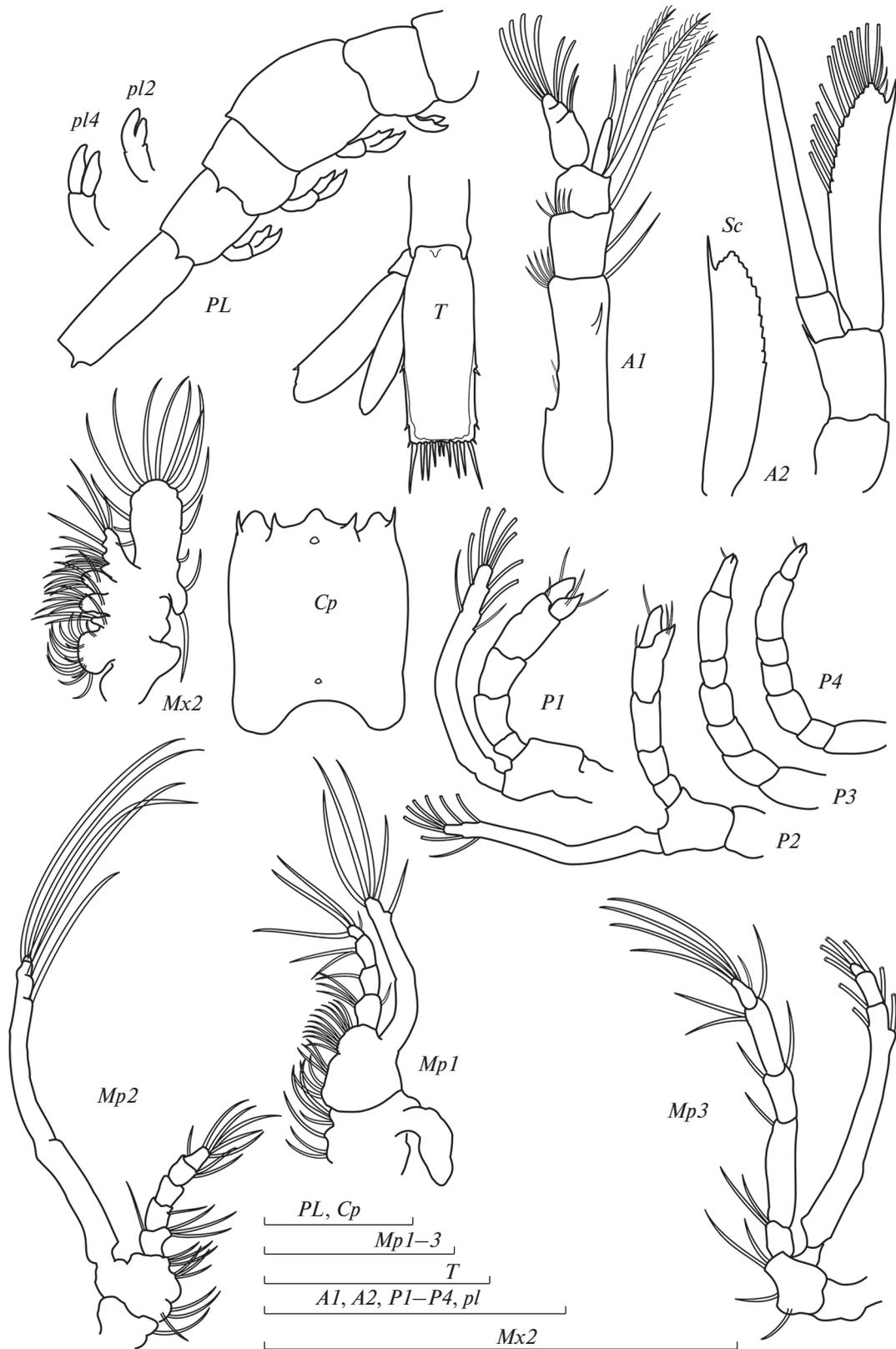


Рис. 6. Морфология зоеа IV *Spirontocaris ochotensis*, форма 1. Масштаб 1 мм.

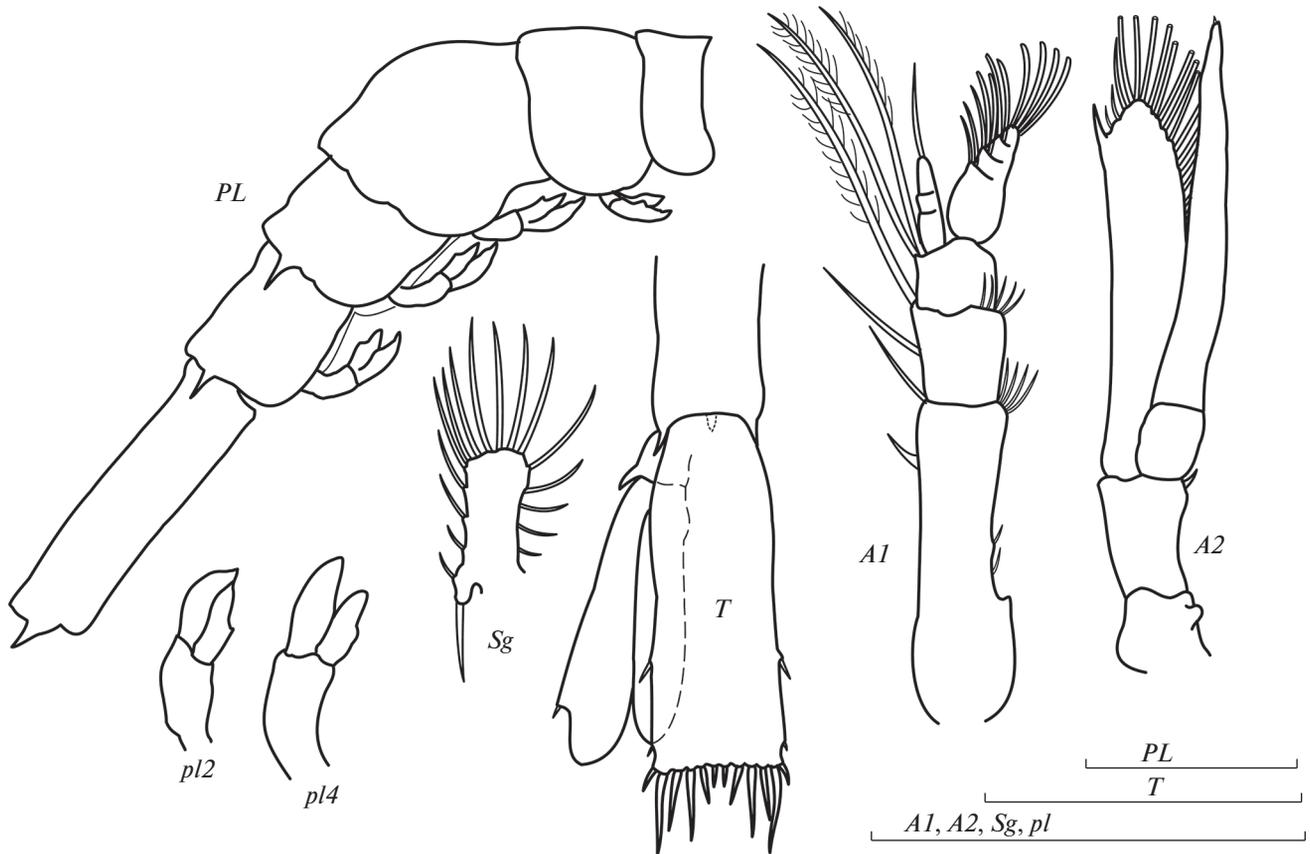


Рис. 7. Морфология зоеа IV *Spirontocaris ochotensis*, форма 2. Масштаб 1 мм.

дит 4-сегментный (рис. 8A1). Основание A2 без изменений; жгутик в 1.4 раза длиннее скафоцерита, 8–9-члениковый; шип скафоцерита не доходит до края пластины (рис. 8A2).

Базиподит Mx1 с 15 щетинками, морфология коксоподита и эндоподита без изменений. Коксоподит Mx2 двулопастный, вооружен 10 + 4, 2 + 1 щетинками; базиподит двулопастный, с 6 + 1 щетинками на каждой лопасти; эндоподит несет, соответственно, 4, 2, 1, 1 + 3 щетинки; скафогнатит с 18–19 щетинками (рис. 8Sg).

Эпиподит Mp1 крупный, состоит из двух неравных долей; вооружение основания, эндоподита и экзоподита без изменений. Эндоподит и основание Mp2 без изменений; экзоподит с 8 щетинками (рис. 8Mp1–8Mp2). Морфология Mp3 как у предыдущей стадии. Экзоподиты P1 и P2 несут 6 плавательных щетинок; клешня на P1 крупнее, чем на P2 (рис. 8P1, 8P2). P3–P5 одноветвистые, 7-члениковые, одинаковые по размеру и морфологии (рис. 8P3). В основании переоподов и максиллипед имеются жабры.

Плеоподы на первом сомите отсутствуют; на втором сомите (pl2) двуветвистые без щетинок; остальные (pl3–5) с двумя апикальными шипами на обеих ветвях. Имеется небольшой a.i. на всех

плеоподах (рис. 8pl2, 8pl4). Тельсон с 2 парами латеральных шипов, терминальный край без выемки; третья и четвертая пара терминальных щетинок различаются по длине; анальный шип небольшой; экзоподиты уроподов по длине равны тельсону (рис. 8T).

VI стадия

Форма 1

Две личинки пойманы 9.07.2015 в восточной части Охотского моря (центральная часть западно-камчатского шельфа) на станции с глубиной 15 м. TL 6.0–6.1 мм, CL 1.2 мм.

Карапакс и плеомеры без изменений (рис. 9GV, 9Sp). Основание A1 без изменений; экзоподит 6-сегментный, эндоподит 5-сегментный (рис. 9A1). Основание A2 без изменений; жгутик в 1.5 раза длиннее скафоцерита, состоит из 28–30 члеников. Скафоцерит по внутреннему краю несет 28–30 щетинок; шип скафоцерита на одной A2 короткий, на другой – до края пластины (рис. 9A2).

Базиподит Mx1 с 14 щетинками на одной конечности и 15 щетинками на другой; коксоподит с 9 щетинками. Скафогнатит с 19–20 щетинками, морфология эндоподита, коксоподита и базиподита Mx2 без изменений (рис. 9Mx2).

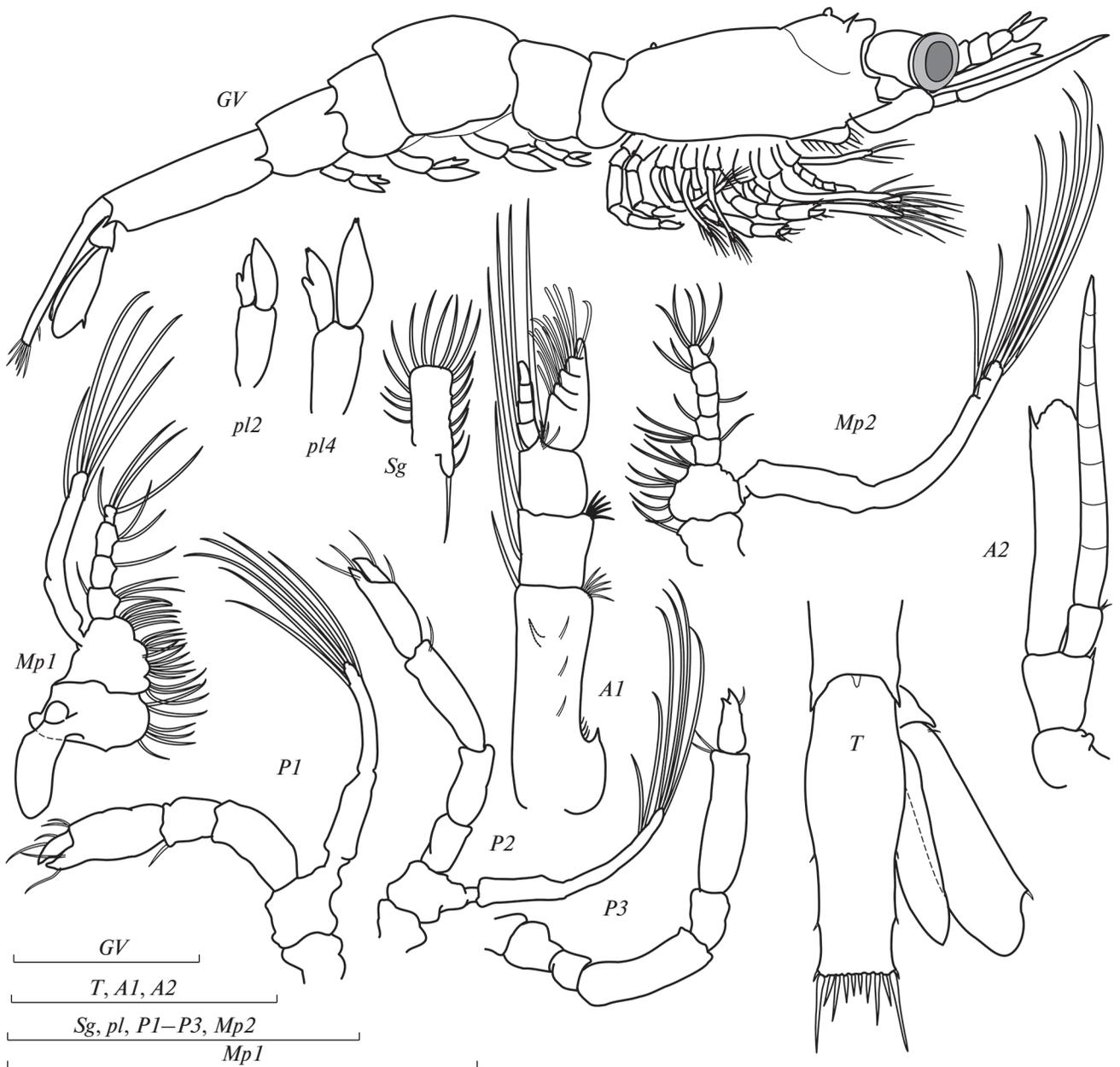


Рис. 8. Морфология зоеа *V Spirontocaris ochotensis*, форма 2. Масштаб 1 мм.

Морфология основания, эндоподита и экзоподита *Mp1* без изменений. *Mp2* с небольшим эпиподитом, остальное без изменений. Морфология *Mp3* без изменений (рис. 9*Mp1*–9*Mp3*). Клешня на *P1* развита намного сильнее, чем на *P2*. Экзоподиты *P1* несут 8 плавательных щетинок, экзоподиты *P2* – 6 щетинок. *P3*–*P5* одноветвистые, имеют одинаковое строение (рис. 9*P1*–9*P3*). В основании переоподов и максиллипод имеются жабры.

Плеоподы на первом сомите отсутствуют; *pl2* двуветвистые без щетинок; *pl3*–*pl5* с двумя апикальными шипиками на обеих ветвях; имеется

небольшой *a.i.* на всех плеоподах (рис. 9*pl2*, 9*pl4*). Тельсон слегка сужается к концу, с 2 парами латеральных шипов; терминальный край без выемки. Третья и четвертая пары терминальных щетинок примерно равной длины. Через покровы тельсона просвечивает следующая стадия – декаподит с 3 парами терминальных щетинок и 2 парами латеральных шипов (рис. 9*T*).

Форма 2

Единственная личинка поймана 9.07.2015 в восточной части Охотского моря (центральная часть западно-камчатского шельфа) на станции с глубиной 15 м. TL 6.0 мм, CL 1.2 мм.

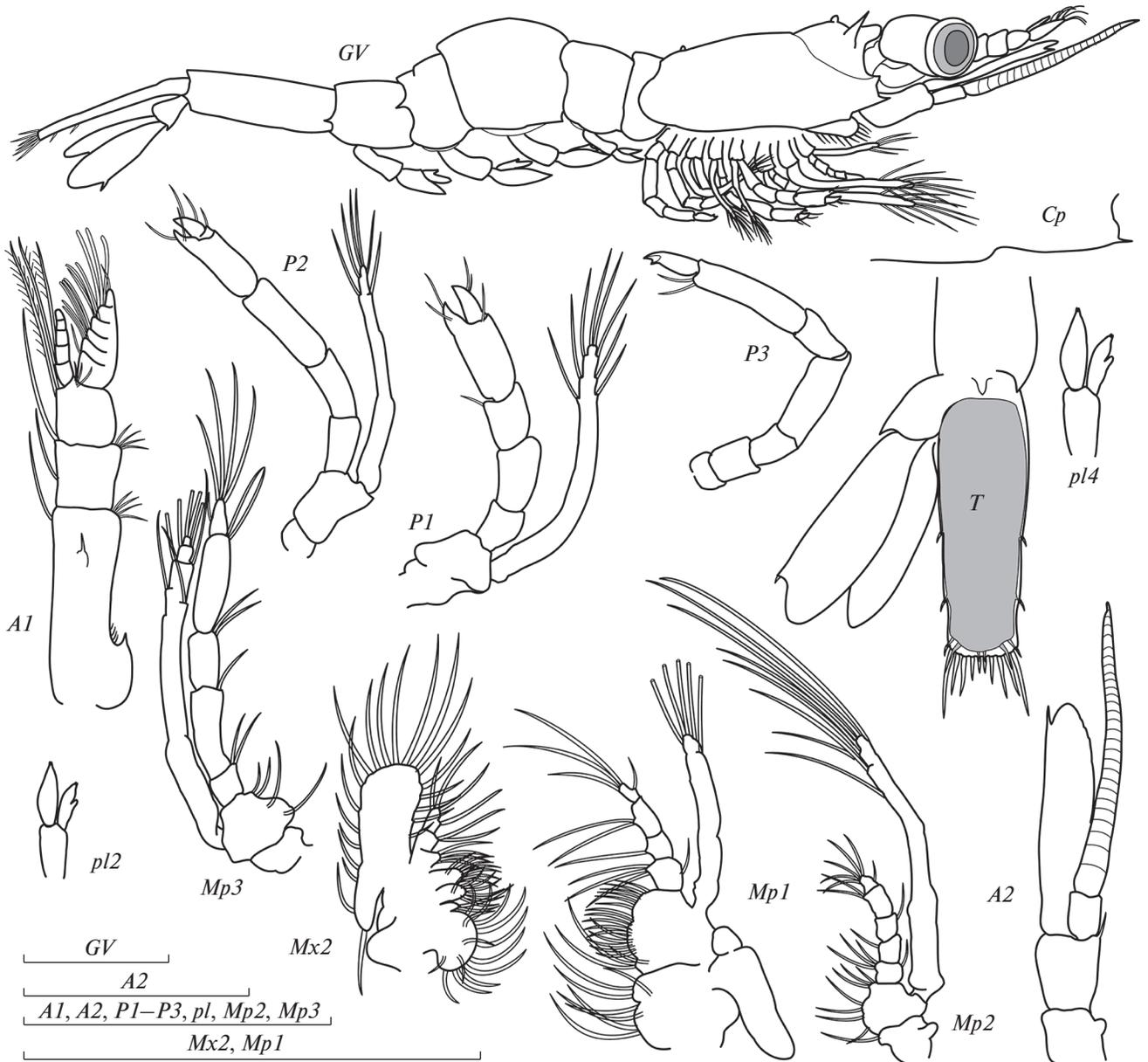


Рис. 9. Морфология зоеа VI *Spirontocaris ochotensis*, форма 1. Масштаб 1 мм.

Рострум отсутствует; супраорбитальные шипы тонкие; птеригостомиальный шип маленький, позади него на антеровентральном крае карапакса с левой стороны имеется маленький шипик; правый антеровентральный край гладкий (рис. 10Cp). Задние углы последнего плеонального сомита острые.

Морфология *A1* как у формы 1 (рис. 10A1). Жгутик *A2* длиннее скафоцерита, состоит из 23–24 члеников. Скафоцерит по внутренне-терминальному краю несет 21–22 щетинки; шип скафоцерита на одной *A2* короткий, на другой – до края пластины (рис. 10A2).

Базиподит *Mx1* с 16 щетинками, коксоподит с 11 щетинками, эндоподит без изменений. Эндоподит и коксоподит *Mx2* без изменений, скафогнатит вооружен 19 щетинками (рис. 10Sg).

Морфология *Mp1–3* как у формы 1. Клешня на *P1* в 2 раза толще, чем на *P2*; экзоподиты *P1* и *P2* несут 6–7 плавательных щетинок. *P3–P5* как у формы 1 (рис. 10P1–10P2). В основании переоподов и максиллипед имеются жабры.

Первый сомит без плеопод; *pl2–pl5* двухветвистые с короткими апикальными шипами на обеих ветвях и крупным *a.i.* (рис. 10pl2, 10pl4). Тельсон сужается к концу, терминальный край с очень маленькой выемкой; третья и четвертая пары тер-

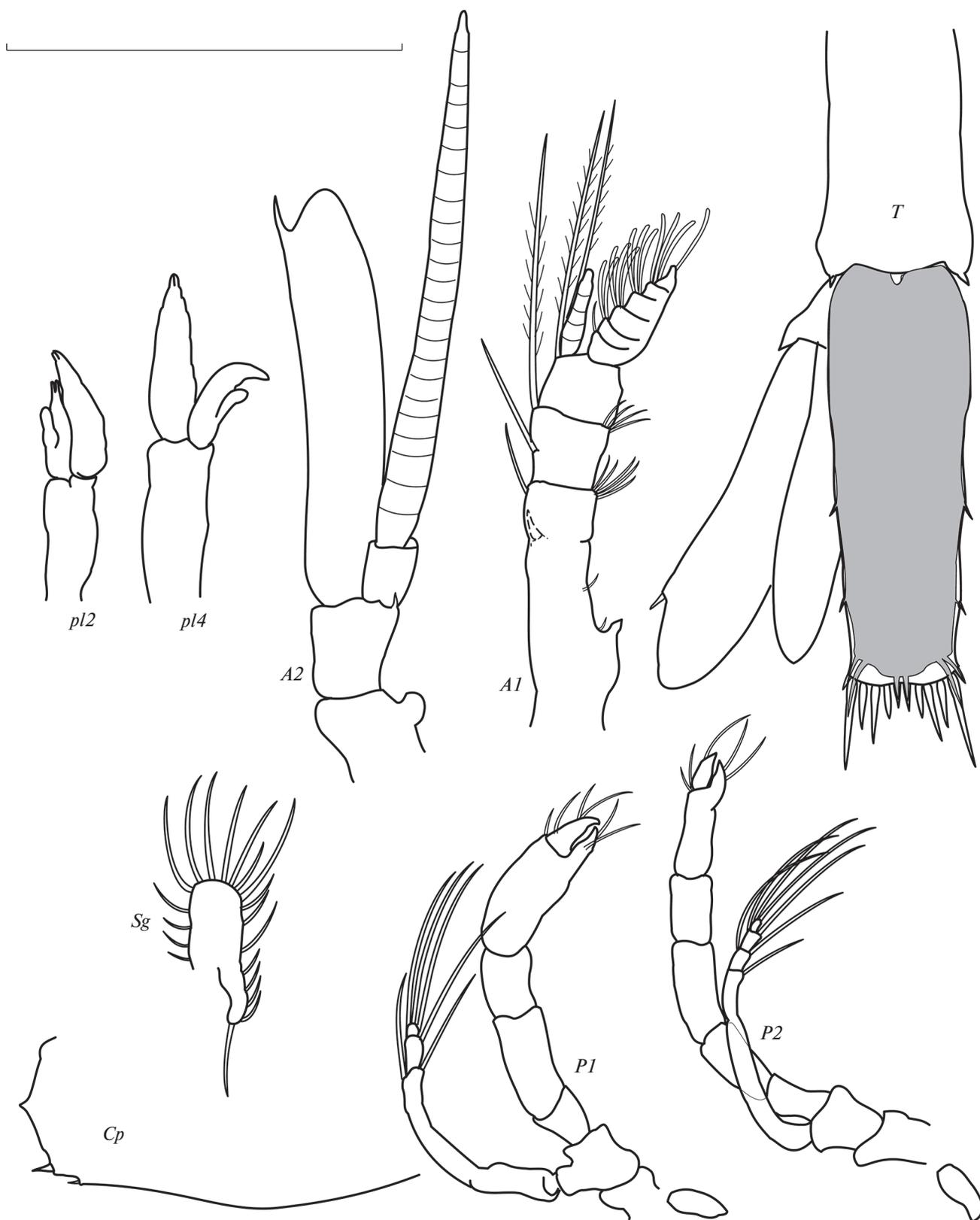


Рис. 10. Морфология зоеа VI *Spirontocaris ochotensis*, форма 2. Масштаб 1 мм.

Таблица 2. Сравнение морфологии двух форм *S. ochotensis*

Признак	Стадия	Форма 1	Форма 2
Общая длина, мм	I	2.8–3.3	4.1–4.4
	II	3.5–3.7	4.4
	IV	5.5–5.7	6.0–6.5
	VI	6.0–6.1	6.0
Количество шипиков на антеровентральном крае карапакса	I	1, редко 0	2
	II	1, редко 0	1(0)
	IV	0	1(0)
	VI	0	1(0)
Количество эстетасков	I	1	2
	II	2	3
Количество щетинок на базиподите <i>Mx1</i>	I	11	11
	II	11(12)	12(13)
	IV	12–12(13)	14
	VI	14(15)	16
Количество щетинок на коксоподите <i>Mx1</i>	I	7	7–8
	II	7	9
	IV	9	9
	VI	9	11
Количество щетинок на скафогнатите	I	7	5
	II	11	13
	IV	15–17	16–18
	VI	19–20	19
Шипы на 4-м и 5-м плеональных сомитах	I–IV	Короткие	Более длинные
Анальный шип	I	Имеется	Отсутствует
	II	Имеется	Имеется
Относительная длина третьей и четвертой пары терминальных щетинок тельсона	II–VI	Примерно одинаковая	Разная
Количество сегментов основания <i>A2</i>	I	1	1
	II	2	1
Шип на базиподите <i>A2</i>	IV–VI	Длинный	Короткий

минальных щетинок разной длины (рис. 10T). Экзоподит уроподов несколько длиннее тельсона. Анальный шип короткий, тупой. Через покровы тельсона просвечивает следующая стадия – декаподит с выпуклым терминальным краем, 3 парами терминальных щетинок и 2 парами латеральных шипов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В планктоне прикамчатских вод нами обнаружено 2 морфологические формы личинок *S. ochotensis*. Форма 1 соответствует описанию Хэйенса (Haynes, 1981) для личинок из залива Аляска. Форма 2, обнаруженная нами, отличается рядом

признаков. Перечислим лишь основные: более крупные размеры у зоа I–IV, большее количество шипиков на антеровентральном крае карапакса, большее количество эстетасков у зоа I–II, меньшее количество щетинок на скафогнатите зоа I, большее количество щетинок на базиподите и коксоподите максиллулы у зоа II–VI, более длинные шипы на плеональных сомитах (табл. 2). У старших личинок различия форм сохраняются, но к VI стадии зоа становятся минимальными. Последнее обстоятельство не позволяет говорить о разных видах. В то же время, явные различия в количестве щетинок на скафогнатите и базиподите максиллулы у самых младших личинок слишком большие, чтобы считать их результатом

индивидуальной или популяционной изменчивости. На примере других видов каридных креветок из прикамчатских вод ранее было показано, что данные структуры наименее изменчивы в пределах вида (Седова, 2019). Форма 2 — это, предположительно, подвид *S. ochotensis*, описанный Кобяковой (1936) для Охотского моря как *S. makarovi spatula* Kobjakova 1936. В настоящее время *S. makarovi* считается младшим синонимом *S. ochotensis*.

В отличие от большинства описанных видов спирнтокарисов, личинки *S. ochotensis ochotensis* (форма 1) имеют большое количество щетинок на скафогапите и на базиподите максиллулы, несмотря на очень мелкие размеры. Плеоподы на первом сомите отсутствуют на всех стадиях зоэа. Антеровентральный край карапакса у большинства младших личинок *Spirontocaris* вооружен 3–4 шипиками. У зоэа I *S. ochotensis ochotensis* 70% личинок хотя бы на одной стороне карапакса имеется только 1 небольшой шипик. В редких случаях он отсутствует с обеих сторон. У формы 2 (?*S. ochotensis spatula*) с обеих сторон имеется 2 шипика.

Форма 1 и форма 2 *S. ochotensis* различаются по степени сегментации A1 и A2 у II–IV стадии. В некоторых случаях наблюдали асимметричное строение антенн. Например, у личинок I стадии формы 2 на правой и левой антеннах длина щетинок различалась в 2–3 раза. У всех экземпляров формы 1 на этой стадии имеется только 1 эстетаск, а у II стадии — 2 эстетаска. У формы 2 на этих стадиях эстетасков было больше. Относительная длина шипа скафоцерита больше у формы 1 на II–IV стадиях. Более длинный терминальный шип на базиподите A2 характерен для формы 1. Зоэа II–IV формы 2 отличаются более длинными дорсолатеральными шипами на 4-м и 5-м плеональных сомитах.

В восточной части Охотского моря обнаружены обе формы *S. ochotensis*. Младшие личинки формы 1 встречались на мелководье в эстуариях рек западного побережья Камчатки. Так, с 5 по 9 июня 2018 г. личинки I и II стадий зоэа (преимущественно I стадии) встречались вдоль всего побережья над глубинами от 7.5 до 17 м. Наибольшее скопление — 162 экз./м² — обнаружено над глубиной 11 м в южной части района исследований. Первая стадия формы 1 поймана в прибрежной части 09.07.2015 над глубиной 15 м в центральной части западно-камчатского шельфа. Зоэа I формы 2 поймана 24–27.04.2016 на самом юге восточно-камчатского шельфа на двух станциях с глубинами 60–61 м. Зоэа II обнаружена в те же сроки в 2017 г. в том же районе, но несколько севернее над глубиной 139 м.

IV стадия обнаружена в южной части уже в начале июня 2015 г., а в северной части района — на

месяц позже над глубинами 60–122 м. Форма 2 этой стадии поймана в начале июня на юге, а в начале июля — на севере над глубинами 30–60 м. В этом же районе отмечены самые старшие личинки формы 2. 7 июня 2016 г. была обнаружена лишь одна личинка IV стадии зоэа над глубиной 87 м. У юго-восточных берегов Камчатки старшие личинки не были пойманы, так как сроки планктонных исследований в этом районе были ограничены весенним периодом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для большинства структур личинок *S. ochotensis* в пределах одной формы отмечена минимальная индивидуальная изменчивость. Небольшая индивидуальная изменчивость обнаружена в вооружении антеровентрального края карапакса. Имеется также изменчивость относительной длины апикальной щетинки жгутика антенны у младших личинок. Промежуточных вариантов строения (экземпляров, которые сочетали бы в себе признаки обеих форм) выявлено не было. Степень морфологических различий личинок двух описанных форм соответствующих стадий позволяет предположить существование двух подвидов *S. ochotensis* в прикамчатских водах — *S. ochotensis ochotensis* и ?*S. ochotensis spatula*. Вероятно, эти подвиды широко распространены в Охотском и Беринговом морях, но первый обитает, преимущественно, в прибрежной части, а второй — на глубинах более 50 м.

Личинки *S. ochotensis* отличаются от других видов рода *Spirontocaris* отсутствием рострума и плеоподов на первом сомите. Можно считать доказанным существование шести стадий зоэа для данного вида. Такая степень укорочения развития характерна для многих видов каридных креветок северо-западной части Тихого океана, что позволяет заканчивать личиночное развитие в оптимальные сроки, задолго до наступления зимы.

2015–2018 гг. считаются гидрологически теплыми. Для других видов каридных креветок со сходным развитием продолжительность личиночного периода в эти годы составляет около трех месяцев. Оседать на грунт декаподиты должны были, предположительно, не ранее конца июля в южной части и не позднее конца августа — в северной части района исследования. Существует вероятность заноса течениями старших личинок креветок, вылупившихся в районе шельфа у юго-восточных берегов Камчатки или северных Курильских о-вов, в южную часть западно-камчатского шельфа. Обнаружение в одни и те же сроки зоэа IV и VI стадий может свидетельствовать о растянутом периоде выхода личинок. Данная особенность характерна для большинства креветок северной части Тихого океана.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность экипажам МРТК-316, НИС “Профессор Кизеветтер” и НИС “ТИНРО” и сотрудникам КамчатНИРО за сбор материала; А.И. Варкентину (КамчатНИРО) — за любезно предоставленные планктонные пробы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов Б.Г.*, 1971. Личинки некоторых дальневосточных креветок в связи с их систематическим положением // Зоологический журнал. Т. L. Вып. 5. С. 657–665.
- Кобякова З.И.*, 1936. Зоогеографический обзор фауны Decapoda Охотского и Японского моря // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 65. Вып. 2. С. 185–228.
- Кобякова З.И.*, 1937. Десятиногие раки (Decapoda) Охотского и Японского морей // Ученые записки Ленинградского университета. Т. 15. С. 93–154.
- Кобякова З.И.*, 1955. Новые виды десятиногих раков из южной части Курило-Сахалинского региона // Труды Зоологического института Академии наук СССР. Т. 18. С. 235–242.
- Макаров Р.Р.*, 1966. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение. М.: Наука. 164 с.
- Марин И.Н.*, 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 145 с.
- Седова Н.А.*, 2019. Морфология и экология личинок каридных креветок морских вод Камчатки и Чукотки. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 180 с.
- Седова Н.А., Андронов П.Ю.*, 2013. Качественный состав и горизонтальное распределение личинок креветок в северо-западной части Берингова моря летом 2010 г. // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 30–38.
- Седова Н.А., Григорьев С.С.*, 2013. Распределение личинок креветок в районе юго-восточного побережья Камчатки весной 2009 года // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 77–86.
- Седова Н.А., Пташкина Е.М.*, 2018. Распределение личинок креветок в восточной части Охотского моря в июне-июле 2015 г. // Вестник камчатского государственного технического университета. Вып. 46. С. 101–113.
- Седова Н.А., Тепнин О.Б.*, 2019. Экология и распределение личинок каридных креветок у юго-восточных берегов Камчатки // Вестник Камчатского государственного технического университета. Вып. 47. С. 96–108.
- Слизкин А.Г.*, 2006. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. 216 с.
- De Grave S., Fransen C.H.J.M.*, 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) // Zoologische Mededelingen. V. 85 (9). P. 195–588.
- Haynes E.B.*, 1981. Early zoeal stages of *Lebbeus polaris*, *Eualus suckleyi*, *E. fabricii*, *Spirontocaris arcuata*, *S. ochotensis*, and *Heptacarpus camtschaticus* (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae) and morphological characterization of zoeae of *Spirontocaris* and related genera // Fishery Bulletin. V. 79. № 3. P. 421–440.
- Haynes E.B.*, 1984. Description of early stage zoeae of *Spirontocaris murdochi* (Decapoda, Hippolytidae) reared in the laboratory // Fishery Bulletin. V. 82. № 3. P. 523–528.
- Squires H.J.*, 1993. Decapod Crustacean Larvae from Ungava Bay // Journal of Northwest Atlantic Fishery Sciences. V. 15. 168 p.

MORPHOLOGY OF THE LARVAE OF *SPIRONTOCARIS OCHOTENSIS* (BRANDT 1851) (DECAPODA, THORIDAE) FROM NEAR-KAMCHATKA WATERS

N. A. Sedova*

Kamchatka State Technical University (KamchatGTU), Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003 Russia

*e-mail: sedova67@bk.ru

Two morphological forms of larvae of *Spirontocaris ochotensis* (family Thoridae) in zoeal stages I–VI were separated in plankton. The main difference between the larvae of this species from other species of the genus *Spirontocaris* is the absence of a rostrum in all stages of zoea. The first form corresponds to the description of the larvae of *S. ochotensis* from the Gulf of Alaska. The second form was distinguished by larger sizes of zoea II–IV, the more numerous spines at the anteroventral margin of the carapace, the more numerous aesthetasc zoea I–II, the fewer setae on the scaphognathite of zoea I, the more numerous spines on the basipodite of the maxilla in zoeae II–VI, the longer spines on the pleonal somites, the earlier segmentation of branches in the antennula. The second form has been suggested to be a subspecies of *S. ochotensis*, one previously described as *S. makarovi spatula* Kobjakova 1936.

Keywords: *Spirontocaris ochotensis*, morphological forms, bottom depths, Sea of Okhotsk, northwestern Pacific

УДК 598.2(476.7);574.42

ДИНАМИКА ОБИЛИЯ ВИДОВ ПТИЦ В ХОДЕ СУКЦЕССИИ ДУБОВЫХ ЛЕСОВ ЮГО-ЗАПАДНОЙ БЕЛАРУСИ

© 2022 г. И. В. Абрамова*

*Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина,
Брест, 224016 Беларусь***e-mail: iva.abramova@gmail.com*

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.

После доработки 04.07.2022 г.

Принята к публикации 06.07.2022 г.

За период вторичной сукцессии дубовых лесов в юго-западной Беларуси выделено шесть стадий развития растительности от свежей вырубki до спелого леса 120–150-летнего возраста. Одновременно со сменой растительности протекает и сукцессия населения птиц, что характерно для орнитокомплексов и других формаций в различных регионах Европы и Азии. В ходе сукцессии дубовых лесов видовое богатство птиц увеличивается от 10 до 58 видов, суммарное обилие – от 153.2 до 1128.9 особей/км². Установлены обилие видов (особей/км²) и межгодовая изменчивость в течение 11 сезонов. Коэффициент вариации (CV) наиболее высокий (50.0–116.0%) у видов, обилие которых не превышает 5.0 особей/км². Среднее обилие видов варьирует в значительных пределах, например, на стадии возраста 120–150 лет – от 1.0 (тетеревиатник) до 275.0 особей/км² (зяблик). На всех шести стадиях сукцессии преобладают гнездящиеся перелетные птицы, на долю которых приходится от 80.0% видов на первой стадии до 53.4% на пятой и шестой стадиях. Основу населения птиц на всех стадиях составляют ближние и дальние мигранты, оседлые виды, как правило, немногочисленны, их участие в суммарном обилии не превышает 17.3%. На начальных стадиях сукцессии орнитокомплекс формируют представители европейского, палеарктического, европейско-туркестанского и афро-евразийского типов фаун. На стадиях 80–100 и 120–150-летнего возраста основу орнитокомплекса формируют представители палеарктического (50% видов, 34.5–35.2% суммарного обилия) и европейского типов фауны (соответственно 22.4 и 48.0–49.3).

Ключевые слова: дубовые леса, орнитокомплекс, видовое богатство, плотность населения, стабильность

DOI: 10.31857/S0044513422110034

Для нарушенных лесных экосистем характерны значительные пространственно-временные изменения в пределах ландшафта. Смена населения птиц в лесах обусловлена последовательной сукцессией лесных растительных сообществ, главной причиной которой в настоящее время является деятельность человека (ведение лесного хозяйства, мелиорация прилегающих к лесам сельскохозяйственных угодий) (Иноземцев, 1987; Абрамова, 2007). Сплошные рубки на значительных площадях приводят к коренным изменениям среды обитания птиц, в результате чего дендрофильные виды (например, рябчик (*Tetrastes bonasia*), дятлы, дрозды, синицы) исчезают с данной территории, на смену им приходят птицы открытых пространств и опушек. Дальнейшие изменения в структуре орнитокомплексов определяются в первую очередь сменой жизненных форм растений-эпифитов. Виды птиц, зависящие от фитоценозов, находящихся на разных стадиях

вторичной сукцессии, подвержены сильному влиянию динамических факторов среды. По мере того как развивается растительность и изменяется пространственная структура фитоценозов, значительно изменяется численность отдельных видов птиц.

Изменения населения птиц в процессе восстановительной сукцессии лесных экосистем умеренного пояса северного полушария обсуждаются рядом авторов (Данилов, 1958; Новиков, 1959; Владышевский, 1980; Богуйский, Беднорз, 1982; Иноземцев, 1987; Преображенская, Борисов, 1987; Głowaciński, 1975, 1979, 1981) и свидетельствуют о параллельном со сменой фитоценозов увеличении разнообразия птиц. Однако данные работы, как правило, не содержат сведений о количестве сезонов и учетов, проведенных при изучении сукцессий, а данные учетов статистически не обработаны. Орнитокомплексы, сменяющиеся в процессе сукцессии лесных экосистем, в разных ре-

гионах различаются, поэтому эта тема требует дальнейшего изучения.

Целью данной работы было изучение межгодовой динамики обилия видов птиц, оценка изменчивости популяций отдельных видов в ходе восстановительной сукцессии дубовых лесов, выявление особенностей структуры орнитокомплексов, формирующихся на разных стадиях сукцессии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материалов для данной работы проводился в 1995–2017 гг. в юго-западной Беларуси (Брестский, Ивацевичский и Лунинецкий лесхозы, 52.0°–52.5° с.ш., 23.6°–25.5° в.д.). Данная территория расположена в подзонах широколиственно-сосновых и грабово-дубово-темнохвойных лесов (Юркевич и др., 1979). Плакорные (суходольные) дубравы произрастают на площади около 200 тыс. га (93.1% всех дубрав Беларуси). Дубовые леса в юго-западной Беларуси имеют мозаичное распространение; площадь отдельных дубрав колеблется от 200 до 500 га. Основу древостоя составляет дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), к которому примешиваются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karsten), граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), береза бородавчатая (*Betula pendula* L.). Полесские дубравы отличаются значительным участием клена остролистного (*Acer platanoides* L.), липы мелколиственной (*Tilia cordata* Mill.), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). Плакорные дубравы в юго-западной Беларуси представлены семью типами леса: орляковая, черничная, кисличная, снытевая, крапивная, папоротниковая и луговиковая.

В сукцессионной серии дубовых лесов нами выделено шесть стадий развития растительности после сплошной рубки: 1–3 года – травянистая растительность лугового типа (свежая лесосека); 4–9 лет – поросль кустарников, березы и осины, молодые культуры дуба; 10–20 лет – сплошные заросли кустарников, поросли и подроста; 30–50 лет – лесные культуры дуба среднего возраста; 80–100 лет – высокоствольный дубовый лес; 120–150 лет – спелый дубовый лес.

При изучении динамики населения птиц в сообществах, формирующихся на разных стадиях сукцессии дубрав на месте вырубок, применяли метод финских линейных трансектов (Равкин, 1967, 1984; Бибби и др., 2000; Järvinen, Väisänen, 1976). Птиц учитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах путем регистрации всех обнаруженных в полосе учета птиц независимо от их удаленности с одновременным определением расстояния от учетчика до каждой из птиц в момент обнаружения. Учеты проводили

в максимально однородных местообитаниях на маршрутах, которые были заложены в экосистемах с искусственным возобновлением путем посадки лесных культур, находящихся на разных стадиях сукцессионного ряда. Первые три стадии сукцессии были прослежены на одних и тех же площадках, более поздние стадии – на однотипных участках, различающихся только возрастом лесов. Учеты на каждом маршруте проводили не менее 10 раз с 15.05 по 30.06, когда орнитокомплексы наиболее стабильны и птицы проявляют максимальное предпочтение местообитаниям. Общая протяженность пройденных маршрутов составила 560 км. Птиц учитывали в ясную погоду в утреннее (спустя 1 час после восхода) и вечернее (прекращали учет за 1–2 часа до захода солнца) время, когда птицы наиболее активны. Виды, которые регистрировались в ходе учетов менее чем в половине сезонов, были исключены из анализа. Перерасчет обилия птиц на единицу площади вели отдельно по средним дальностям обнаружения (голосу, визуально) (Равкин, 1967; Щеголев, 1977). Доминирующими по обилию считали те виды, доля которых в сообществе птиц составляет 10% и более (Кузякин, 1962). Виды, которые были зарегистрированы нами на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов, по обилию были разделены на три группы:

- 1) виды с высоким обилием (50 особей/км² и более);
- 2) виды со средним обилием (10–49 особей/км²);
- 3) виды, обилие которых составляет менее 10 особей/км².

Данные по обилию видов птиц подвергали статистической обработке (Рокицкий, 1967), рассчитывали индексы видового сходства, видовой разнообразия и выравненности (Одум, 1975). Для определения стабильности использовали коэффициент вариации (CV, %) плотности населения птиц. Латинские названия птиц приведены по сводке The eBird/Clements checklist of birds of the world. Типизация орнитофауны приведена по: Фоус (Voous, 1962).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В регионе в последние 50 лет осуществляется искусственное возобновление лесов, что значительно ускоряет сукцессию. При этом на месте сведенного древостоя обычно проводится посадка тех видов деревьев, которые были вырублены. В лесах регулярно проводятся санитарные рубки, рубки ухода за молодняками, уборка сухостоя и валежника, разборка ветровалов. Формирование и смена сообществ птиц в лесных культурах отличаются от естественного возобновления ускоренными темпами протекания и в итоге образовани-

ем определенного орнитокомплекса (Иноземцев, 1987 и др.).

Было показано, что лесовосстановление на дубовых вырубках в пойме реки Припять в Беларуси в 1991–2006 гг. происходило путем естественного восстановления и восстановления вырубок с применением лесных культур (Углянец, Домашкевич, 2007). В первом варианте на более плодородных свежих почвах на трех выделах к 35–40 годам формировались дубравы с участием дуба 40–80%, на долю ясеня, осины и березы приходилось 20–60%. Этому способствовали лесоводственные уходы. На вырубках, оставленных на естественное зарастание, в большинстве случаев формировались производные от дубрав березняки, в меньшей степени – ясенники, изредка – осинники и черноольшаники.

Сукцессия населения птиц протекает параллельно с закономерной сменой растительности, самые значительные изменения в орнитокомплексах происходят при изменении жизненных форм доминирующих растений (травы, кустарники, деревья).

В ходе исследования на разных стадиях сукцессии дубовых лесов выявлено 67 видов птиц, относящихся к 12 отрядам (табл. 1). В населении птиц доминируют представители отряда воробьеобразные (Passeriformes), доля которых на разных стадиях составляет 65.5–100.0% общего количества видов и 90.8–100.0% суммарного обилия (максимум на стадии возраста 10–20 лет). Отряды аистообразные (Ciconiiformes) и ястребообразные (Accipitriformes) представлены двумя видами, курообразные (Galliformes) и голубеобразные (Columbiformes) – тремя видами, дятлообразные (Piciformes) – семью видами. 6 отрядов представлены одним видом.

На местах сплошных рубок резко изменяются микроклимат, видовой состав травянистой растительности и беспозвоночных животных. На свежей вырубке всего было учтено 10 видов (табл. 2). Биотоп осваивают птицы опушек и открытых пространств, при сохранении пней и наличии в них щелей и полостей здесь встречаются птицы-дуплогнездники, некоторые птицы (дрозды, луговой лунь (*Cyrus pygargus*) и др.) используют вырубки в качестве кормовых стаций. Суммарное обилие составляет 153.2 особей/км², на долю доминирующих видов приходится 76.5% населения птиц и 50.0% видового состава. Доминантами по обилию являются полевой жаворонок (*Alauda arvensis*) (38.3 ± 4.69 особей/км²), лесной конек (*Anthus trivialis*) (23.4 ± 3.33 особей/км²), лесной жаворонок (*Lullula arborea*) (20.5 ± 1.94 особей/км²), обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*) (16.5 ± 2.23 особей/км²), луговой конек (*Anthus pratensis*) (15.6 ± 2.07 особей/км²) (табл. 2, 3). Изменчивость обилия видов на первой стадии сукцессии

велика, наиболее высокие значения коэффициента вариации (более 50.0%) характерны для видов с обилием менее 10 особей/км², наиболее стабильна численность лесного жаворонка (CV = 31.37%). 80.0% видов, гнездящихся в данном биотопе, являются перелетными (из них 5 видов – дальние мигранты, 3 вида – ближние мигранты, их доля в населении орнитокомплекса составляет 87.1%. Оседлый образ жизни ведет серая куропатка (*Perdix perdix*) и обыкновенная овсянка (табл. 4).

На стадии молодых культур (4–9 лет) появляются птицы кустарниковых зарослей: серая (*Sylvia communis*), садовая (*S. borin*) и ястребиная (*S. nisoria*) славки, коноплянка (*Linaria cannabina*), обыкновенный жулан (*Lanius collurio*) и др. Количество видов возрастает до 18, суммарное обилие составляет 199.9 особей/км² (табл. 2). По-прежнему доминируют лесной конек (42.5 ± 5.52 особей/км², 21.3%), луговой конек (20.4 ± 2.72 особей/км², 10.2%), лесной жаворонок (28.6 ± 3.54 особей/км², 14.3%) и обыкновенная овсянка (28.5 ± 3.33 особей/км², 14.3%) (табл. 2, 3). Доминирующие виды составляют 22.2% видового состава и 60.1% суммарного обилия птиц. Основу орнитокомплекса на второй стадии сукцессии составляют гнездящиеся перелетные птицы (77.8% видов, 80.4% суммарного обилия), доля дальних мигрантов (50.0% видов) несколько больше, чем ближних (33.3% видов) (табл. 4).

В молодых культурах 10–20 лет зарегистрировано 20 видов птиц. Из орнитокомплекса выпадает семь видов (серая куропатка, перепел (*Coturnix coturnix*), коростель (*Crex crex*), белая трясогузка (*Motacilla alba*), луговой чекан (*Saxicola rubetra*), луговой конек, полевой жаворонок), связанные своей жизнедеятельностью с открытыми территориями. Обилие трех видов (лесной жаворонок, лесной конек и обыкновенная овсянка) значительно снижается по сравнению с предыдущей стадией. В составе орнитокомплекса впервые появляется 9 дендрофильных видов: черный дрозд (*Turdus merula*), зяблик (*Fringilla coelebs*), обыкновенная зеленушка (*Chloris chloris*), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*), черноголовая славка (*Sylvia atricapilla*) (ближние мигранты), обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*), пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*), пеночка-трещотка (*Ph. sibilatrix*) (дальние мигранты), большая синица (*Parus major*) (оседлый вид). Суммарное обилие незначительно увеличилось – 204.0 особей/км². На этой стадии доминируют 2 вида: лесной конек (28.6 ± 3.40 особей/км², CV = 39.44%) и зяблик (34.1 ± 2.74 особей/км², CV = 26.65%), их доля в видовом составе равна 10.0%, в суммарном обилии – 30.7% (табл. 3). Наиболее высокие значения коэффициента вариации (61.3–116.0%) отмечены у видов с невысокой численностью,

Таблица 1. Участие представителей различных отрядов в видовом богатстве на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов

Отряд	Возраст сукцессии, лет					
	1–3	4–9	10–20	30–50	80–100	120–150
Galliformes	$\frac{20.0}{5.4}$	$\frac{11.1}{1.4}$	–	–	$\frac{1.7}{0.3}$	$\frac{1.7}{0.3}$
Ciconiiformes	–	–	–	–	$\frac{3.4}{0.4}$	$\frac{3.4}{0.4}$
Accipitriformes	–	–	–	–	$\frac{3.4}{0.3}$	$\frac{3.4}{0.3}$
Gruiformes	$\frac{10.0}{1.6}$	$\frac{5.6}{0.8}$	–	–	–	–
Charadriiformes	–	–	–	–	$\frac{1.7}{0.2}$	$\frac{1.7}{0.2}$
Columbiformes	–	–	–	$\frac{2.9}{0.6}$	$\frac{5.2}{0.9}$	$\frac{5.2}{1.1}$
Cuculiformes	–	–	–	–	$\frac{1.7}{0.2}$	$\frac{1.7}{0.2}$
Strigiformes	–	–	–	–	$\frac{1.7}{0.2}$	$\frac{1.7}{0.2}$
Apodiformes	–	–	–	–	$\frac{1.7}{1.0}$	$\frac{1.7}{1.1}$
Bucerotiformes	–	–	–	–	$\frac{1.7}{0.4}$	$\frac{1.7}{0.5}$
Piciformes	–	–	–	$\frac{2.9}{2.2}$	$\frac{12.1}{4.3}$	$\frac{12.1}{4.8}$
Passeriformes	$\frac{70.0}{93.0}$	$\frac{83.3}{97.8}$	$\frac{100.0}{100.0}$	$\frac{94.1}{97.3}$	$\frac{65.5}{91.8}$	$\frac{65.5}{90.8}$

Примечание. Для каждого отряда: над чертой – доля от общего количества видов, под чертой – доля от суммарного обилия, %.

обилие которых не превышает 5.0 особей/км² (табл. 2).

К 30–50 годам на месте вырубки развивается молодой лес, в котором доминируют широколиственные виды деревьев (дуб, граб) с примесью осины, березы и сосны. Увеличиваются видовое разнообразие сообщества (34 вида) и суммарное обилие (504.0 особей/км²). Орнитокомплекс приобретает характерный для данного типа леса облик, появляются 16 новых видов птиц: обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*), рябинник (*Turdus pilaris*), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*), буроголовая гаичка (*Poecile montanus*) и др. С увеличением возраста сукцессии в орнитокомплексе начинают господствовать дендрофильные виды. На этой стадии доминирует зяблик (150.4 ± 7.79 особей/км², CV = 17.90%) (табл. 2, 3). В группу видов со средним обилием на этой стадии входят 15 видов, показатель изменчи-

вости (CV) у них варьирует от 22.00 до 48.30%. Чем меньше обилие вида, тем бóльшую роль играют стохастические вариации, например, у видов с обилием от 5 до 10 особей/км² CV изменяется от 37.4 до 53.4%, у видов с обилием менее 5 особей/км² – от 48.3 до 105.0%. В орнитокомплексе преобладают гнездящиеся перелетные виды (58.8% общего количества видов, 51.5% суммарного обилия), 2/3 из них относятся к дальним мигрантам. На долю оседлых видов приходится 29.4% разнообразия и 14.1% населения.

Дальнейшее увеличение основных суммарных показателей (количество видов, обилие) отмечено в высокостовольном лесу (80–100 лет). Орнитоценоз на этой стадии пополняют 24 новых вида (всего зарегистрировано 58). Суммарное обилие птиц в дубовом лесу возрастает и достигает 990.9 особей/км². По обилию доминирует зяблик (250.0 ± 6.51 особей/км²), численность которого

Таблица 2. Параметры межгодовой динамики видов птиц дубовых лесов на разных стадиях восстановительной сукцессии

Вид	Возраст сукцессии, лет											
	1–3		4–9		10–20		30–50		80–100		120–150	
	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV
<i>Crex crex</i>	2.4 ± 0.49	67.90	1.6 ± 0.36	75.00	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coturnix coturnix</i>	5.0 ± 0.74	49.00	1.4 ± 0.49	99.30	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Perdix perdix</i>	3.3 ± 0.65	65.75	1.3 ± 0.39	99.30	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Motacilla alba</i>	14.2 ± 1.91	44.65	9.0 ± 1.46	51.78	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Saxicola rubetra</i>	14.0 ± 1.71	40.42	18.6 ± 1.85	33.03	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anthus pratensis</i>	15.6 ± 2.07	44.04	20.4 ± 2.72	44.22	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alauda arvensis</i>	38.3 ± 4.69	40.67	10.4 ± 2.03	65.00	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lullula arborea</i>	20.5 ± 1.94	31.37	28.6 ± 3.54	41.08	14.0 ± 2.85	67.64	14.5 ± 2.11	48.28	15.2 ± 2.31	50.52	16.4 ± 2.39	48.47
<i>Anthus trivialis</i>	23.4 ± 3.33	47.31	42.5 ± 5.52	39.46	28.6 ± 3.40	39.44	20.0 ± 2.75	45.55	30.6 ± 3.38	36.70	36.4 ± 4.86	44.31
<i>Emberiza citrinella</i>	16.5 ± 2.23	45.80	28.5 ± 3.33	38.40	15.6 ± 2.69	57.30	10.0 ± 1.92	63.70	16.4 ± 2.10	42.56	18.0 ± 2.27	41.89
<i>Linaria cannabina</i>	—	—	6.8 ± 1.14	55.59	12.4 ± 1.91	51.05	—	—	—	—	—	—
<i>Lanius collurio</i>	—	—	2.8 ± 0.55	65.35	3.0 ± 0.55	61.34	1.0 ± 0.29	96.00	—	—	—	—
<i>Erithacus rubecula</i>	—	—	5.4 ± 0.83	51.30	10.3 ± 1.42	44.95	27.6 ± 2.80	33.73	42.0 ± 3.88	30.67	46.9 ± 3.72	26.31
<i>Turdus philomelos</i>	—	—	4.5 ± 0.75	55.60	7.7 ± 1.40	60.26	28.3 ± 2.78	31.70	40.5 ± 3.56	27.68	45.7 ± 3.40	24.70
<i>Carduelis carduelis</i>	—	—	2.6 ± 0.56	75.20	3.6 ± 0.76	70.00	2.0 ± 0.48	80.50	2.7 ± 0.56	69.25	3.3 ± 0.53	53.03
<i>Sylvia borin</i>	—	—	5.3 ± 0.79	49.62	8.4 ± 0.98	38.10	4.5 ± 0.80	59.33	5.9 ± 0.71	41.69	7.1 ± 0.93	43.36
<i>Sylvia communis</i>	—	—	7.6 ± 0.87	38.29	11.1 ± 1.07	38.29	5.0 ± 0.80	53.40	6.2 ± 0.89	46.60	7.0 ± 0.98	42.57
<i>Sylvia nisoria</i>	—	—	2.6 ± 0.56	71.92	4.6 ± 0.63	45.86	1.4 ± 0.34	81.43	2.0 ± 0.40	66.50	3.1 ± 0.48	51.93
<i>Sylvia atricapilla</i>	—	—	—	—	5.1 ± 0.79	51.39	14.3 ± 1.80	41.68	31.6 ± 3.06	32.18	33.5 ± 3.05	29.70
<i>Luscinia luscinia</i>	—	—	—	—	1.8 ± 0.47	86.11	2.8 ± 0.46	54.20	3.9 ± 0.60	51.54	4.8 ± 0.67	48.48
<i>Fringilla coelebs</i>	—	—	—	—	34.1 ± 2.74	26.65	150.4 ± 7.79	17.90	250.0 ± 6.51	8.85	275.0 ± 6.75	8.13
<i>Chloris chloris</i>	—	—	—	—	1.0 ± 0.35	116.00	1.8 ± 0.39	72.77	3.3 ± 0.70	70.30	3.7 ± 0.60	54.00
<i>Phylloscopus trochilus</i>	—	—	—	—	11.5 ± 1.15	34.54	25.3 ± 2.30	30.29	67.0 ± 3.59	17.77	69.4 ± 3.65	17.45
<i>Phylloscopus collybita</i>	—	—	—	—	8.3 ± 0.93	37.23	30.0 ± 2.36	26.10	58.2 ± 2.67	15.21	63.3 ± 3.01	15.92
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	—	—	—	—	10.2 ± 1.17	37.94	40.0 ± 2.65	22.02	68.3 ± 3.47	16.88	74.0 ± 3.63	16.28
<i>Parus major</i>	—	—	—	—	9.2 ± 1.21	43.70	15.6 ± 1.68	34.10	24.0 ± 2.07	28.62	26.9 ± 2.19	26.00
<i>Turdus merula</i>	—	—	—	—	3.5 ± 0.67	63.42	12.9 ± 1.40	36.12	26.3 ± 1.71	21.60	31.7 ± 2.15	22.50
<i>Turdus pilaris</i>	—	—	—	—	—	—	8.2 ± 1.28	51.43	18.8 ± 2.20	38.83	22.8 ± 2.36	34.38
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	—	—	—	—	—	—	1.8 ± 0.50	85.00	4.6 ± 0.57	40.88	5.0 ± 0.51	36.00
<i>Certhia familiaris</i>	—	—	—	—	—	—	6.3 ± 0.80	42.38	10.0 ± 1.19	35.40	15.8 ± 1.33	27.85
<i>Sitta europaea</i>	—	—	—	—	—	—	3.6 ± 0.68	63.33	6.3 ± 0.96	47.30	10.4 ± 1.11	35.55
<i>Poecile montanus</i>	—	—	—	—	—	—	8.8 ± 1.21	45.80	16.4 ± 1.65	33.30	20.0 ± 1.79	29.70
<i>Cyanistes caeruleus</i>	—	—	—	—	—	—	2.0 ± 0.45	74.50	8.1 ± 1.05	43.21	8.8 ± 0.94	35.45
<i>Muscicapa striata</i>	—	—	—	—	—	—	11.3 ± 1.29	38.00	30.0 ± 2.27	25.30	33.6 ± 2.21	21.84
<i>Ficedula albicollis</i>	—	—	—	—	—	—	0.8 ± 0.25	103.75	1.0 ± 0.29	95.10	1.1 ± 0.34	100.90

Таблица 2. Окончание

Вид	Возраст сукцессии, лет											
	1-3		4-9		10-20		30-50		80-100		120-150	
	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-	-	-	-	-	-	15.0 ± 1.53	35.13	32.8 ± 2.20	22.32	38.2 ± 2.62	22.77
<i>Ficedula parva</i>	-	-	-	-	-	-	1.0 ± 0.32	105.00	2.8 ± 0.50	59.28	3.0 ± 0.77	52.33
<i>Oriolus oriolus</i>	-	-	-	-	-	-	12.4 ± 1.29	33.87	24.2 ± 2.10	28.84	28.0 ± 2.30	27.25
<i>Hippolais icterina</i>	-	-	-	-	-	-	1.6 ± 0.37	93.00	4.6 ± 0.72	51.90	5.7 ± 0.75	48.62
<i>Garrulus glandarius</i>	-	-	-	-	-	-	7.7 ± 0.87	37.40	10.6 ± 0.91	28.68	12.8 ± 0.94	24.37
<i>Aegithalos caudatus</i>	-	-	-	-	-	-	4.1 ± 0.60	48.29	11.0 ± 1.17	35.45	11.6 ± 1.28	36.72
<i>Poecile palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.2 ± 0.56	85.00	3.0 ± 0.51	56.66
<i>Sturnus vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	23.5 ± 1.57	22.21	27.5 ± 1.77	21.38
<i>Apus apus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10.2 ± 1.08	35.20	12.6 ± 1.32	34.68
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.8 ± 0.71	86.11	2.8 ± 0.46	54.28
<i>Corvus corone</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.5 ± 0.56	91.43	3.4 ± 0.83	80.85
<i>Corvus monedula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.0 ± 0.52	86.50	2.3 ± 0.47	68.61
<i>Corvus corax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.1 ± 0.47	74.70	3.0 ± 0.48	53.33
<i>Columba oenas</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.6 ± 0.43	61.54	3.6 ± 0.49	41.94
<i>Streptopelia turtur</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4 ± 0.49	67.50	3.0 ± 0.58	53.33
<i>Columba palumbus</i>	-	-	-	-	-	-	2.9 ± 0.51	58.62	4.2 ± 0.65	51.76	5.5 ± 0.56	33.45
<i>Dendrocopos major</i>	-	-	-	-	-	-	10.9 ± 1.14	34.77	18.3 ± 1.19	21.53	25.0 ± 1.61	21.40
<i>Picus canus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.8 ± 0.43	80.00	2.5 ± 0.48	64.00
<i>Dendrocopos medius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	14.5 ± 1.30	29.79	16.0 ± 1.36	28.12
<i>Picus viridis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2 ± 0.35	99.60	1.5 ± 0.35	77.30
<i>Dendrocopos leucotos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9 ± 0.42	73.68	2.2 ± 0.38	53.33
<i>Dryocopus martius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3 ± 0.34	86.90	1.7 ± 0.34	66.47
<i>Jynx torquilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3.9 ± 0.46	51.33	4.8 ± 0.38	26.25
<i>Scolopax rusticola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.6 ± 0.30	63.12	2.7 ± 0.46	56.29
<i>Terrastes bonasia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.8 ± 0.56	66.28	3.7 ± 0.52	46.76
<i>Cuculus canorus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9 ± 0.41	72.63	2.4 ± 0.40	55.41
<i>Ciconia ciconia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.7 ± 0.35	43.39	3.2 ± 0.37	38.75
<i>Ciconia nigra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4 ± 0.32	76.43	1.5 ± 0.29	64.67
<i>Buteo buteo</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2.1 ± 0.34	54.20	2.6 ± 0.37	48.81
<i>Accipiter gentilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8 ± 0.27	112.50	1.0 ± 0.27	87.00
<i>Upupa epops</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4.2 ± 0.64	50.00	5.7 ± 0.58	33.50
<i>Strix aluco</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.7 ± 0.43	84.12	2.7 ± 0.36	44.07
Количество видов	10		18		20		34		58		58	
Суммарное обилие, особей/км ²	153.2		199.9		204.0		504.0		990.9		1128.9	

Таблица 3. Динамика доминирования видов птиц на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов летом (доля от суммарного обилия, %)

Вид	Возраст сукцессии, лет					
	1–3	4–9	10–20	30–50	80–100	120–150
<i>Alauda arvensis</i>	25.0	–	–	–	–	–
<i>Emberiza citrinella</i>	10.8	14.3	–	–	–	–
<i>Lullula arborea</i>	13.4	14.3	–	–	–	–
<i>Anthus pratensis</i>	10.2	10.2	–	–	–	–
<i>Anthus trivialis</i>	15.3	21.3	14.0	–	–	–
<i>Fringilla coelebs</i>	–	–	16.7	29.8	25.2	24.4
Всего	74.7	60.1	30.7	29.8	25.2	24.4

Таблица 4. Пространственно-временная динамика статуса гнездящихся видов птиц на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов

Статус	Доля, %	Возраст сукцессии, лет					
		1–3	4–9	10–20	30–50	80–100	120–150
Оседлые	От кол-ва видов	20.0	16.7	15.0	29.4	37.9	37.9
	От суммарного обилия	12.9	16.2	13.9	14.1	16.0	17.3
Перелетные, частично зимующие	От кол-ва видов	–	5.6	20.0	11.8	8.6	8.6
	От суммарного обилия	–	3.4	25.0	34.4	32.5	31.9
Перелетные	От кол-ва видов	80.0	77.8	65.0	58.8	53.4	53.4
	От суммарного обилия	87.1	80.4	61.1	51.5	51.5	50.8
Ближние мигранты	От кол-ва видов	30.0	27.8	30.0	20.6	19.0	19.0
	От суммарного обилия	53.7	45.7	36.3	27.3	23.3	23.0
Дальние мигранты	От кол-ва видов	50.0	50.0	35.0	38.2	34.5	34.5
	От суммарного обилия	33.4	34.7	24.8	24.2	28.2	27.8

на этой стадии отличается высокой стабильностью ($CV = 8.85\%$). Высокое обилие (от 58.2 ± 2.67 до 68.3 ± 3.47 особей/км²) выявлено у трех видов пеночек. Численность этой группы видов также стабильна (CV от 15.2% для пеночки-теньковки до 17.8% для пеночки-веснички). У видов со средними показателями обилия ($n = 20$) показатель изменчивости варьирует от 21.5 до 50.5%, у видов с обилием менее 10 особей/км² – от 40.9 до 112.2%. Особенно велик показатель CV у редких видов (обилие ниже 1.0 особей/км²).

На стадии спелого леса (120–150 лет) видовой состав орнитокомплекса не претерпевает изменений по сравнению со стадией высокоствольного леса, суммарное обилие достигает наибольшего значения – 1128.9 особей/км² (табл. 2). В спелом дубовом лесу птицы заселяют все ярусы. Есть птицы, которые гнездятся и добывают корм на земле, на поваленных деревьях или валежнике, на кустарниках и в подлеске, многие гнездятся в дуплах и кронах деревьев (где добывают корм). Наиболее стабильно население доминирующего

вида – зяблика (275.0 ± 6.75 особей/км², $CV = 8.13\%$). Коэффициент вариации видов с высокой численностью изменяется от 15.92 до 17.45% (табл. 2). Количество видов с обилием менее 10.0 особей/км² несколько уменьшается ($n = 33$), изменчивость численности этой группы птиц велика, как и на предыдущей стадии (например, у мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) $CV = 100.90\%$). На последних двух стадиях преобладают гнездящиеся перелетные птицы (53.4% общего количества видов, более 50% суммарного обилия). Значительное увеличение доли оседлых видов (до 37.9%) объясняется присутствием синиц, врановых и др. В спелом дубовом лесу отмечены 4 вида птиц, включенных в Красную книгу Республики Беларусь (2015), которые имеют и международную охранную значимость: черный аист (*Ciconia nigra*), зеленый (*Picus viridis*) и белоспинный (*Dendrocopos leucotos*) дятлы, мухоловка-белошейка.

Распределение птиц по ярусам гнездования на разных стадиях сукцессии разное (табл. 5).

Таблица 5. Распределение видов птиц по ярусам гнездования на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов

Возраст сукцессии, лет	Земля	Кустарники	Деревья
1–3	$\frac{100.0}{100.0}$	–	–
4–9	$\frac{61.1}{83.9}$	$\frac{27.8}{12.6}$	$\frac{11.1}{3.6}$
10–20	$\frac{40.0}{49.2}$	$\frac{30.0}{21.9}$	$\frac{30.0}{29.0}$
30–50	$\frac{23.5}{33.8}$	$\frac{14.7}{5.2}$	$\frac{61.8}{61.0}$
80–100	$\frac{17.2}{30.9}$	$\frac{6.9}{4.6}$	$\frac{75.9}{64.5}$
120–150	$\frac{17.2}{29.7}$	$\frac{6.9}{4.5}$	$\frac{75.9}{65.8}$

Примечание. Для каждой группы птиц: над чертой – доля от общего количества видов, под чертой – доля от суммарного обилия, %.

Таблица 6. Сходство видового богатства орнитокомплексов на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов по коэффициенту Жаккара, %

Возраст сукцессии, лет	1–3	4–9	10–20	30–50	80–100	120–150
1–3		71.4	20.0	13.6	8.8	8.8
4–9			57.9	38.5	23.7	23.7
10–20				70.4	46.2	46.2
30–50					71.7	71.7
80–100						100.0

На первой стадии представлены только наземно-гнездящиеся виды. Начиная со второй стадии, их участие постепенно снижается, и на пятой и шестой стадиях доля этой группы в видовом разнообразии составляет 17.2%, в суммарном обилии – 29.7–30.9%. На второй–шестой стадиях сукцессии в орнитокомплексах регистрируются от 4 до 6 видов птиц, гнездящихся на кустарниках. Количество видов, гнездящихся на деревьях, по мере увеличения возраста основной лесобразующей породы растет и на последних двух стадиях достигает максимума – 44 вида (75.9% разнообразия, 64.5–65.8% суммарного обилия).

Оценка сходства видового состава сообществ птиц на разных стадиях вторичной сукцессии показала, что наибольшее сходство отмечено между сообществами, формирующимися на первых двух стадиях сукцессии (71.4) и трех последних стадиях (71.7–100.0%) (табл. 6).

Рассмотрим фаунистическую структуру орнитокомплексов дубовых лесов. На первых двух стадиях сукцессии орнитоценоз включает пред-

ставителей четырех типов фаун: европейского, европейско-туркестанского, палеарктического и афро-евразийского (табл. 7). На стадии свежей вырубki (1–3 года) основу сообщества птиц составляют виды палеарктического (30.0% от общего количества видов и 45.0% суммарного обилия) и европейского типов фауны (соответственно 40.0 и 34.3%). Европейско-туркестанский тип представлен двумя видами (лесной конек и серая куропатка), афро-евразийский – одним (перепел). На стадии молодого леса и кустарников (4–9 лет) участие палеарктов несколько снижается, на второе место по количеству видов и доле в населении птиц выходят представители европейско-туркестанского типа фауны. На третьей стадии (10–20 лет) из орнитоценоза выпадает афро-евразийский тип фауны. На трех последующих стадиях сукцессии по количеству видов доминируют виды палеарктического типа фауны (44.1–50.0%), по численности – европейского типа (48.0–56.5%). В спелых лесах голарктический, си-

Таблица 7. Фаунистическая структура орнитокомплексов на разных стадиях восстановительной сукцессии дубовых лесов

Тип фауны (по: Voous, 1962)	Возраст сукцессии, лет					
	1–3	4–9	10–20	30–50	80–100	120–150
Европейский	<u>40.0</u>	<u>38.9</u>	<u>30.0</u>	<u>29.4</u>	<u>22.4</u>	<u>22.4</u>
	34.3	42.2	41.5	56.5	49.3	48.0
Европейско-туркестанский	<u>20.0</u>	<u>33.3</u>	<u>30.0</u>	<u>20.6</u>	<u>17.2</u>	<u>17.2</u>
	17.4	31.7	30.1	8.8	10.9	11.2
Голарктический	–	–	–	–	<u>3.4</u>	<u>3.4</u>
					0.3	0.3
Палеарктический	<u>30.0</u>	<u>22.2</u>	<u>40.0</u>	<u>44.1</u>	<u>50.0</u>	<u>50.0</u>
	45.0	25.4	28.4	30.6	34.5	35.2
Сибирский	–	–	–	<u>2.9</u>	<u>3.4</u>	<u>3.4</u>
				1.6	2.2	2.3
Афро-евразийский	<u>10.0</u>	<u>5.6</u>	–	<u>2.9</u>	<u>3.4</u>	<u>3.4</u>
	3.3	0.7		2.5	2.8	3.0

Примечание. Для каждого типа фауны: над чертой – доля от общего количества видов, под чертой – доля от суммарного обилия, %.

бирский и афро-евразийский типы фауны представлены двумя видами каждый.

В ряде литературных источников рассматриваются смены населения птиц в процессе вторичной сукцессии лесной растительности в других регионах. В результате изучения сукцессии дубрав в Белгородской обл. показано, что на свежей лесосеке гнездится только 3 вида птиц с плотностью 0.5–1.0 пар/га, на стадии молодой поросли и молодых посадок возраста 4–6 лет – 9 видов с плотностью 1.6–2.0 пар/га (Новиков, 1959). В дальнейшем вместе с ростом древостоя увеличиваются видовое разнообразие и плотность гнездящихся пар: на стадии сплошных зарослей кустарников, поросли и подроста (8–10 лет) эти показатели соответственно равны 16 и 4–5 пар/га, в дубовых жердняках (30–50 лет) – 23 и 5–6 пар/га. В припевающем дубовом лесу (возраст 90–110 лет) гнездится 51 вид птиц, плотность которых варьирует от 8 до 18 пар/га. Наибольшее видовое разнообразие (78 видов) наблюдается в спелом высокоствольном лесу (120–150 лет), а максимальная плотность гнездящихся птиц (27–35 пар/га) приходится на перестойную дубраву (200–250 лет). По ходу сукцессии орнитофауна приобретает более дендрофильный характер, что подтверждает анализ распределения видов птиц по ярусам гнездования в дубравах разного возраста. Эти показатели сходны с результатами наших исследований дубрав Белорусского Полесья.

При изучении вторичной сукцессии птиц в дубово-грабовом лесу (50° с.ш., 20° в.д.) в Польше показано, что в различных биотопах, которые находятся на разных стадиях сукцессии, орнитофауна

наиболее богата в последней фазе, наименее богата в средней (Głowaciński, 1975). Количество видов варьировало на различных стадиях сукцессии от 7 до 35 с максимальным возрастом лесообразующих пород в сообществе около 150 лет. Суммарная плотность гнездящихся пар по ходу сукцессии изменялась от 26.1 пар/10 га на начальных стадиях до 89.7 пар/10 га в старом дубово-грабовом лесу. Отметим, что видовое разнообразие последней стадии сукцессии значительно меньше, чем в дубравах Белорусского Полесья и Белгородской обл.

По данным учетов 1972–1975 гг., в орнитокомплекс дубрав Белорусского Полесья входило 34 вида воробьеобразных (Тарлецкая, 1978). Доминировали зяблик и пеночка-весничка (30.3%). Доля птиц, гнездящихся в дуплах, составляла 27.2%.

В Лунинецком р-не Брестской обл. в дубраве орляковой (площадь 8 га, состав 8Д2С+Ол, возраст 80–90 лет) учтено 10 видов певчих лесных птиц с населением 3.4 пар/га (Долбик, 1974). Плотность населения фоновых видов (пар/га) составила: зяблик 0.62, мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) 0.62, пеночка-весничка 0.62, лесной конек 0.50, иволга (*Oriolus oriolus*) 0.25, серая мухоловка (*Muscicapa striata*) 0.25, скворец (*Sturnus vulgaris*) – 0.12, галка (*Corvus monedula*) 0.12, большая синица 0.12, дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*) 0.12.

В ходе восстановления широколиственно-сосновых лесов выделено 6 стадий от свежей вырубке до спелого леса (120–150 лет) (Абрамова, 2007). Количество видов колебалось от 12 на свежей вырубке до 60 видов в спелых лесах. Суммарное оби-

лие постепенно возрастало в процессе сукцессии от 67.4 до 934.1 особей/км², за исключением стадии возраста 10–14 лет, когда она была наименьшей (107.4 особей/км²). Суммарная биомасса изменялась параллельно обилию – увеличивалась от 3.4 до 54.2 кг/км².

В центральной Сибири было изучены изменения населения воробьиных птиц, сопутствующие аллювиальным и пирогенным сериям сукцессии таежной растительности в подзоне средней тайги (Бурский, 2009). Показано, что наибольшие различия в населении птиц связаны с первичными сукцессиями растительности, формирующими аллювиальный ряд орнитоценозов. В начале пирогенного ряда плотность населения птиц увеличивается, разнообразие растет за счет добавления видов, характерных для гарей. На стадии мелколиственных молодняков отличия в населении птиц от спелых допозарных древостоев возрастают, с развитием хвойного полога таежное население птиц восстанавливается.

Таким образом, основные закономерности сукцессий птиц в изученных лесных экосистемах совпадают во всех регионах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе вторичной сукцессии дубовых лесов в юго-западной Беларуси выделено 6 стадий развития растительности от свежей вырубki до леса 150-летнего возраста. Одновременно с закономерной сменой растительности протекает и сукцессия орнитокомплексов, это характерно и для других типов леса в различных регионах Европы и Азии.

В ходе сукцессии дубовых лесов видовое богатство птиц увеличивается от 10 до 58 видов, суммарное обилие – от 153.2 до 1128.9 особей/км². Установлены обилие видов и межгодовая изменчивость в течение 11 сезонов. Коэффициент вариации наиболее высокий (50.0–116.0%) у видов, обилие которых не превышает 5.0 особей/км². Среднее обилие видов варьирует в значительных пределах, например, на стадии возраста 120–150 лет – от 1.0 (тетеревиатник (*Accipiter gentilis*)) до 275.0 особей/км² (зяблик). На всех шести стадиях сукцессий преобладают гнездящиеся перелетные птицы, на долю которых приходится от 80.0% видов на первой стадии сукцессии до 53.4% на пятой и шестой стадиях. Основу населения птиц на всех стадиях составляют ближние и дальние мигранты, оседлые виды, как правило немногочисленны, их участие в суммарном обилии не превышает 17.3%. В спелом дубовом лесу гнездится 4 вида птиц, которые включены в Красную книгу Республики Беларусь (2015) и которые имеют и международную охранную значимость: черный

аист, зеленый и белоспинный дятлы, мухоловка-белошейка.

На начальных стадиях сукцессии орнитокомплекс формируют представители европейского, палеарктического, европейско-туркестанского и афро-евразийского типов фаун. На стадиях 80–100 и 120–150-летнего возраста основу орнитокомплекса формируют представители палеарктического (50% видов, 34.5–35.2% суммарного обилия) и европейского типов фауны (соответственно 22.4 и 48.0–49.3).

БЛАГОДАРНОСТИ

В сборе материалов для данной работы помощь оказывал зоолог В.Е. Гайдук, за что автор выражает ему искреннюю благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова И.В., 2007. Структура и динамика населения птиц экосистем юго-запада Беларуси. Брест: БрГУ. 208 с.
- Бибби К., Джонс М., Мардсен С., 2000. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц. М.: Союз охраны птиц России. 186 с.
- Богуйский З., Беднорз Я., 1982. Вторичная сукцессия сообществ птиц, гнездящихся в сухих сосновых лесах в Польше // XVIII Междунар. орнитол. конгресс: Тез. докл. М.: Наука. С. 134–135.
- Бурский О.В., 2009. Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц в центральной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 30 с.
- Владышевский Д.В., 1980. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценологическое значение). Новосибирск: Наука. 264 с.
- Данилов Н.Н., 1958. Изменения в орнитофауне зарастающих вырубok на Среднем Урале // Зоологический журнал. Т. 37. Вып. 12. С. 1898–1903.
- Долбик М.С., 1974. Ландшафтная структура орнитофауны Белоруссии. Минск: Наука и техника. 312 с.
- Иноземцев А.А., 1987. Птицы и лес. М.: Агропромиздат. 302 с.
- Красная книга Республики Беларусь. Животные, 2015. Минск: Беларуская энцыклапедыя. 317 с.
- Кузякин А.П., 1962. Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской. Т. 109. М. С. 3–182.
- Новиков Г.А., 1959. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ. 350 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Преображенская Е.С., Борисов Б.И., 1987. Смены птичьего населения в ходе зарастания различных типов вырубok Приветлужья // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземн. позвоночных: Тез. Всесоюз. совещ. Ч. 2. М. С. 157–158.

- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. С. 66–75.
- Равкин Ю.С., 1984. Пространственная организация населения птиц лесной зоны. Новосибирск: Наука. 264 с.
- Рокицкий П.Ф., 1967. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа. 328 с.
- Тарлецкая Р.Ю., 1978. Структура насельнікаў вярб'іных птушак у лясах Беларускага Палесся // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. № 3. С. 92–97.
- Угалец А.В., Домашкевич А.М., 2007. Лесовосстановление на дубовых вырубках в пойме р. Припять // Современные экологические проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий: Наука, образование, культура: Материалы III Междунар. науч.-практ. конф. Ч. 2. Мозырь: УО "МГПУ им. И.П. Шамякина". С. 150–153.
- Щеголев В.И., 1977. Количественный учет птиц в лесной зоне // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. С. 95–102.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адерихо В.С., 1979. Растительность Белоруссии и ее картографирование, охрана и использование. Минск: Наука и техника. 248 с.
- The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2019 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/>. Дата обновления 24.08.2021.
- Głowaciński Z., 1975. Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland) // Ecol. Pol. V. 23. № 2. P. 231–263.
- Głowaciński Z., 1979. Some ecological parameters of avian communities in the succession series of a cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. sci., ser. sci. boil. V. 27. № 3. P. 169–177.
- Głowaciński Z., 1981. Stability in bird communities during the secondary succession of a forest ecosystem // Ecol. Pol. V. 29. № 1. P. 73–95.
- Voous K.H., 1962. Die Vogelwelt Europas. Hamburg, Berlin. 284 s.
- Järvinen O., Väisänen R., 1976. Finnish line transect censuses // Ornis fenn. V. 53. № 4. P. 115–118.

THE DYNAMICS OF BIRD SPECIES ABUNDANCE DURING THE SUCCESSION OF OAK FORESTS IN SOUTHWESTERN BELARUS

I. V. Abramova*

A.S. Pushkin Brest State University, Brest, 224016 Belarus

*e-mail: iva.abramova@gmail.com

Disturbed forest ecosystems are characterized by significant spatial and temporal changes. Bird species that depend on phytocoenoses at different stages of secondary succession are strongly influenced by dynamic environmental factors. As a part of the study on bird communities, changes in bird abundance during the secondary succession of a cleared oak forest in southwestern Belarus were investigated. The purpose of the work was to determine the inter-annual dynamics of bird species abundance and to assess the variability of individual species abundance during the secondary succession of the oak forest. Material was collected in 1995–2017. Line transects were set to conduct bird counts in ecosystems at different stages of succession. Generally, accepted methods of statistical analysis of material were used. The species diversity of birds was found to increase from 10 to 58 species, the overall abundance from 153.2 to 1128.9 birds/km² during the succession (6 stages, from 1 to 150 years in age). The abundance of species (birds /km²) and inter-annual variability during 11 seasons were established. The coefficient of variation (CV) was the highest (50.0–116.0%) for species whose abundance did not exceed 5.0 birds/km². The average abundance of species varied considerably, e.g., at the 120–150-year old stage, from 1.0 birds/km² (Goshawk) to 275.0 birds/km² (Chaffinch). All six stages of succession were dominated by nesting migratory birds, which account for 80.0% of the species in the first stage of succession to 53.4% in the fifth and sixth stages. Near and distant migrants form the basis of the bird community at all stages. The ornithological diversity included six fauna types. At the initial stages of succession the bird population comprised European, Palaearctic, European-Turkestan and Afro-Eurasian fauna components. At the stages of 80–100 and 120–150 years old, both species structure (50.0%) and bird community (34.5–35.2%) were dominated by Palaearctic and European fauna elements: 22.4 and 48.0%, respectively. The number of bird species, their abundance, the coefficient of variation of abundance at different stages of oak forest succession varied widely. The highest values of community diversity and the stability of the abundance of individual bird species were observed during the fifth and sixth stages of succession of oak forests.

Keywords: oak woodland, bird community, species richness, population density, stability

УДК 598.2.9591.553(571.56)

АНАЛИЗ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ОСТРОВА УРУП И СОПРЕДЕЛЬНЫХ АКВАТОРИЙ (БОЛЬШАЯ КУРИЛЬСКАЯ ГРЯДА)

© 2022 г. А. А. Романов^{a, *}, Я. А. Редькин^{b, **}, Е. А. Коблик^{b, ***}, В. О. Яковлев^{c, ****},
Д. Р. Жигир^{b, *****}, И. А. Мурашев^{b, *****}, А. А. Виноградов^{d, *****}, И. Ю. Попов^{e, *****}

^a *Географический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия*

^b *Зоологический музей Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия*

^c *Межрегиональная общественная организация “Русское общество сохранения и изучения птиц
имени М.А. Мензбира”, Москва, 109052 Россия*

^d *Кафедра зоологии и физиологии Тверского государственного университета,
Тверь, 170001 Россия*

^e *Кафедра прикладной экологии Санкт-Петербургского государственного университета,
Санкт-Петербург, 199034 Россия*

**e-mail: putorana05@mail.ru*

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

****e-mail: koblikea@rambler.ru*

*****e-mail: bird-yakovlev@yandex.ru*

******e-mail: di.nucifraga@gmail.com*

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

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

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

Поступила в редакцию 13.12.2021 г.

После доработки 19.01.2022 г.

Принята к публикации 25.01.2022 г.

Впервые проанализированы экологические закономерности формирования фауны и населения птиц острова Уруп. Использован метод маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины. Высока общность видового состава ($n = 105$) авифауны острова Уруп: сходство локальных авифаун северо-восточной и юго-западной частей острова 77%. Повсеместно распространены 34% видов, локально – 39%, точно – 27%. Гнездится 71 вид (68%). Таксономическая структура авифауны, формируемая видами 13 отрядов, соответствует зональным и ландшафтным особенностям островных территорий, расположенных у восточных окраин Северной Евразии. Преобладают характерные для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики воробьеобразные (34%), ржанкообразные (33%), гусеобразные (11%). Зоогеографическая оригинальность местной авифауны обусловлена сочетанием элементов дальневосточного островного, пацифического, сибирского, китайского фаунистических комплексов, сибирско-американских и широкораспространенных видов, а также японских островных эндемиков. Авифауна острова Уруп, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей, объединяет экологические группы морских и сухопутных, в т.ч. горных ($n = 9$), видов. В населении лесных и кустарниковых местообитаний доминируют серокрылая чайка, белопопый стриж, кедровка, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, бамбуковая широкохвостка, гольцовый конек, маскированная овсянка. В населении побережья и сопредельной морской акватории численно доминируют камешка, серокрылая чайка, моевка, белопопый стриж, восточный воронок, гольцовый конек, камчатская трясогузка. В открытых морских акваториях наиболее обычны черноногий и темнопинный альбатросы, глупыш, тонкоклювый буревестник, тонкоклювая кайра, топорок.

Ключевые слова: авифауна, население, распространение, видовое разнообразие, море, остров Уруп, Курильские острова

DOI: 10.31857/S0044513422090082

Итоги представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации авифауны и направлены на оценку биоразнообразия Курильских о-вов. Несмотря на изолированное пространственное положение и некоторые экстремальные параметры внешней среды, биота Курильских о-вов отличается разнообразием, что обеспечивается сочетанием местообитаний — как приморских и морских, так и сухопутных (включающих внутренние водоемы и горные биотопы). Наряду с морскими птицами, связанными в основном с окружающими архипелаг акваториями (Артюхин, Бурканов, 1999; Коблик, 2001; Морские ключевые ..., 2016), значительное число сухопутных и околотовных видов освоили внутриостровные и прибрежные местообитания, зачастую находя здесь широтные пределы своего распространения и образуя крупные скопления на послегнездовых кочевках или сезонных миграциях (Гизенко, 1955; Воробьев, 1947; Нечаев, 1969; Нечаев, Гамова, 2009). Миграционные пути многих птиц связывают Курильские о-ва с Арктикой и тропиками Юго-Восточной Азии. При этом изученность авифауны ряда Курильских о-вов, в том числе и острова Уруп, до сих пор недостаточна, а данные по населению птиц почти отсутствуют (Bergman, 1935; Гизенко, 1955; Нечаев, 1969, 2003; Нечаев, Гамова, 2009; Артюхин, 2009, 2015; Велижанин, 2018; Ушакова, 2017; Чупин, 2017). Наша работа направлена на познание пространственной организации биоты и оценку разнообразия птиц, как одних из наиболее значимых элементов островных экосистем.

Цель работы: выявление эколого-географических закономерностей формирования фауны и населения птиц о-ва Уруп для комплексной оценки биоразнообразия Южных Курильских о-вов. Основные задачи: 1 — выявление видового состава и структуры авифауны, 2 — выявление основных параметров населения птиц (доминирующие по обилию виды, плотность, видовое богатство), 3 — установление пространственной дифференциации фауны и населения птиц, 4 — сравнение фауны и населения птиц обследованных пунктов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район, сроки и методы исследований, количественные показатели выполненных работ

Исследования на охотоморской стороне о-ва Уруп проведены с 29 августа по 15 сентября 2019 г. и с 18 августа по 2 сентября 2021 г. Обследовано около 250 км²: п-ов Кастрикум, окрестности бухты Новокурильской и залива Наталии в северо-восточной части острова, окрестности оз. Токотан, залива Щукина на п-ове Ван-дер-Линд и бухты Песочная в юго-западной части острова. Суммарная протяженность пеших учет-

ных маршрутов, проведенных на высотах 0–200 м над ур. м. по методике Равкина (1967), составила 115 км (89 — в сухопутных лесных и кустарниковых местообитаниях внутренних частей острова, 26 — на побережье и сопредельной морской акватории). Наблюдения за морскими птицами проведены с судов вдоль охотоморского побережья о-ва Уруп. Данные учетов и наблюдений обработаны в соответствии с рекомендациями Равкина и др. (2020). Высоту местности и длину маршрутов определяли по приборам глобального позиционирования (GPS). Достоверность гнездования определяли по критериям Европейского комитета по учету птиц (The EBCC Atlas, 1997), учитывая при этом статус пребывания видов на о-ве Итуруп (Нечаев, 1969, 2003; Нечаев, Гамова, 2009; Редькин и др., 2021). Авифауны сравнивали по коэффициенту фаунистической общности Сьеренсена (Песенко, 1982), население птиц — по коэффициенту сходства населения (Наумов, 1964). Доминанты в общей плотности населения составили более 10%, субдоминанты — 1–10%. Весьма многочисленными считались виды с обилием более 100 особей/км², многочисленными — 10–99 особей/км², обычными — 1–9 особей/км², редкими — менее 0.9 особей/км². Авифауна охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938; Кишинский, 1988; Коблик, 2001) с учетом широкораспространенных видов, имеющих обширный ареал и неясный центр происхождения. В номенклатуре мы следовали сводке Коблика, Архипова (2014), с некоторыми дополнениями.

Физико-географическая характеристика района исследований

О-в Уруп — четвертый по величине (1511 км²) в составе Курильской островной гряды, расположен в ее южной части (Атлас СССР, 1983). Береговая линия расчленена многочисленными заливами и мысами. Рельеф сформирован хребтами вулканического происхождения с вершинами более 1000 м над ур. м. (Гвоздецкий, Михайлов, 1987). Климат типично океанический. Лето прохладное, дождливое, с частыми туманами и температурой воздуха не выше +20°C. Широко развита речная сеть (Раковская, Давыдова, 2001). Выражена высотная поясность растительности (Карта “Зоны и типы ...”, 1999; Баркалов, 2002, 2009). Нижние части горных склонов опоясаны лесами из березы каменной (Эрмана) (*Betula ermanii* Chamisso 1831). На влажных участках берега мозаично чередуется с ольховником Максимовича (*Duschekia maximowiczii* (Callier) Pouzar 1964) или лугами. Выше располагаются пояса кустарников и бамбука курильского (*Sasa kurilensis* (Ruprecht) Makino & Shibata 1901). Местами широко распространен кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pallas) Regel 1859) (Гвоздецкий, Михайлов, 1987).

Овраги, поймы и устья рек, горные склоны, подножья гор и утесов покрыты густыми зарослями бамбука курильского или высокотравья из таволги (лабазника) камчатской (*Filipendula camtschatica* (Pallas) Maximovich 1979), крестовника коноплелистного (*Senecio cannabifolius* (Lessing 1831)), недоселки мощной (*Cacalia robusta* Tolmachev 1957). Вокруг острова, в 50–300 м от берега, расположен пояс бурых водорослей из ламинарии (*Laminaria* sp.) и алярии (*Alaria* sp.) (Раковская, Давыдова, 2001; Баркалов, 2002, 2009).

В районе бухты Новокурильской, заливов Наталии и Шукина, и у оз. Токотан обследованы долины нерестовых рек, на которых многочисленны участки русел с быстрым течением, каменистым дном и перекатами, соседствующими с прирусловыми скалами или галечниками. Со всех сторон русла рек вплотную окаймлены густой растительностью. Верхний ярус леса, покрывающего берега, формируют деревья высотой до 12 м: береза каменная, ольховник Максимовича, ива удская (*Salix udensis* Trautvetter & C.A. Mey 1883), рябина смешанная (*Sorbus commixta* Hedlund 1901). Средний и нижний ярусы представляют собой сплошные чащобные заросли из бамбука курильского, высокотравья, белокопытника широкого (*Petasites amplus* Kitam 1932), местами с участием бузины Микеля (*Sambucus miquelii* (Nakai) Komarov 1858) и рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia* (Chamisso & Schlechtendal) M. Roem. 1847). В поймах крестовник коноплелистный, лабазник камчатский, недоселка мощная, белокопытник широкий, борщевик шерстистый (*Heraclium lanatum* Michx. 1803) формируют очень густые высокотравные луга, перемежающиеся с зарослями бамбука курильского и участками высокотравных ивняков из ивы удской. У основания и на склонах сопок, среди которых текут реки, мозаично чередуются участки леса из каменной березы, безлесные участки плотных чащобных зарослей бамбука курильского, разнотравные и вейниковые луга. На п-ове Кастрикум повсеместно господствуют кустарничково-разнотравные сообщества из брусники (*Vaccinium vitis-idaea* Linnaeus 1753), шикши (*Empetrum sibiricum* var. *japonicum* (Siebold & Zucco ex K. Koch) Tzvelev 1918), голубики (*Vaccinium uliginosum* Linnaeus 1753), лабазника камчатского, бодяги (*Cirsium* sp.), ветреницы (*Anemone* sp.), соссуреи (*Saussurea* sp.), крохоблекки тонколистной (*Sanguisorba tenuifolia* (Fischer ex Link 1821)), вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trinius 1824), волоснецца мягкого (*Leymus mollis* (Trinius) Pilgrim 1931). Местами обычны заросли кедрового стланика, ольховника Максимовича, рябины бузинолистной, ивы Накамуры (*Salix nakamurae* Koidzumi 1913).

Обследованная полоса побережья почти повсеместно представляет собой высокие сильно

расчлененные скалистые обрывы или очень крутые склоны с густыми зарослями высокотравья (до 2.5 м). Многие задернованные склоны и их основания покрыты этими зарослями полностью. Местами формируются широкие песчаные пляжи. Выше пляжей расположены песчаные приморские террасы, заросшие высокотравьем и кустами шиповника морщинистого (*Rosa rugosa* Thunberg 1784).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика и пространственная дифференциация авифауны

В 2019 и 2021 гг. на о-ве Уруп зарегистрировано 105 видов птиц. С учетом сведений о залете египетской цапли (*Bubulcus ibis* (Linnaeus 1766)) и бонинского тайфунника (*Pterodroma hypoleuca* (Salvin 1888)) (Чупин, 2017) здесь известно пребывание 107 видов.

Зарегистрированный нами на о-ве Уруп комплекс видов ($n = 105$) составляет 45% авифауны Южных Курильских о-вов и 49% авифауны о-ва Итуруп.

В процессе проведения маршрутных учетов по территории острова мы отметили 85 видов птиц (табл. 1) и 22 вида наблюдали на открытой акватории Охотского моря на значительном удалении от берега острова.

Среди отмеченных на острове птиц к гнездящимся и вероятно гнездящимся отнесены 52 вида (50%), к гнездящимся (вероятно гнездящимся) и наблюдавшимся при этом на кочевках или миграциях – 19 видов (18%), к кочующим или мигрирующим – 33 вида (31%), к залетным – 1 вид (1%).

Локальные авифауны сухопутных местообитаний ($n = 5$) насчитывают 21–47 видов, побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) 26–51 вид. Видовое разнообразие максимально в районе бухты Новокурильская, что объясняется широким спектром ландшафтно-биотопических условий. Эти условия привлекательны для птиц, экологически тесно связанных с лесными, кустарничково-травянистыми, водно-околоводными и горными местообитаниями.

Показатель представленности общей авифауны о-ва Уруп в отдельных обследованных сухопутных местообитаниях ($n = 5$) 20–44%, в местообитаниях побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) 25–49%.

Видовое богатство авифауны северо-восточной части острова ($n = 75$) на 13% выше, чем юго-западной ($n = 65$). Показатель представленности общей авифауны всей территории острова в северо-восточной части 71%, в юго-западной – 62%.

Одновременно в обеих частях о-ва Уруп зарегистрировано 54 вида птиц, формирующих общее

Таблица 1. Население птиц (особей/км²) о-ва Уруп

Вид	Лесные и кустарниковые заросли внутренних частей острова					Береговая полоса и прибрежная акватория		
	П-ов Ван-дер-Линд	Окрестности оз. Токотан	Зал. Наталии	Бух. Новокурильская	П-ов Кастрикум	П-ов Ван-дер-Линд	Зал. Наталии	Бух. Новокурильская
Гуменник (<i>Anser fabalis</i> (Latham 1787))	–	–	–	–	–	0.4	–	2.2
Алеутская казарка (<i>Branta hutchinsii leucopareia</i> (Delacour 1951))	–	–	–	–	–	–	–	+
Связь (<i>Anas penelope</i> Linnaeus 1758)	–	–	–	–	–	–	–	+
Чирок-свиистунок (<i>Anas crecca</i> Linnaeus 1758)	–	–	1.5	0.1	–	1.7	–	12.4
Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus 1758)	–	–	–	1.5	–	+	–	+
Шилохвость (<i>Anas acuta</i> Linnaeus 1758)	–	–	–	–	–	1.3	–	0.9
Широконоска (<i>Anas clypeata</i> Linnaeus 1758)	–	–	–	–	–	0.3	–	–
Каменушка (<i>Histrionicus histrionicus</i> (Linnaeus 1758))	–	–	–	–	–	198.0	12.8	34.0
Длинноносый крохаль (<i>Mergus serrator</i> (Linnaeus 1758))	–	–	–	12.0	–	–	–	–
Японский баклан (<i>Phalacrocorax capillatus</i> (Temminck et Schlegel 1849))	–	–	–	–	–	0.8	1.7	1.5
Берингов баклан (<i>Phalacrocorax pelagicus</i> Pallas 1811)	–	–	–	–	–	3.7	2.8	7.6
Краснолицый баклан (<i>Phalacrocorax urile</i> (J.F. Gmelin 1789))	–	–	–	–	–	–	0.6	+
Серая цапля (<i>Ardea cinerea</i> Linnaeus 1758)	–	–	–	1.7	4.3	1.1	–	0.4
Серошёрная поганка (<i>Podiceps grisegena</i> (Boddaert 1783))	–	–	–	–	–	0.1	–	–
Перепелятник (<i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus 1758))	–	–	–	0.1	–	–	–	–
Чёрный коршун (<i>Milvus migrans</i> (Boddaert 1783))	2.5	–	–	19.5	15.7	4.4	–	1.1
Орлан-белохвост (<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus 1758))	1.6	0.7	14.2	3.5	2.6	0.03	7.7	0.1
Белоплечий орлан (<i>Haliaeetus pelagicus</i> (Pallas 1811))	–	–	–	0.07	–	–	–	0.2
Восточный канюк (<i>Buteo (buteo) japonicus</i> (Temminck et Schlegel 1849))	+	–	–	+	–	0.1	–	–
Сапсан (<i>Falco peregrinus</i> Tunstall 1771)	0.7	–	–	0.1	0.7	0.2	0.3	0.5
Азиатская бурокрылая ржанка (<i>Pluvialis fulva</i> (J.F. Gmelin 1789))	–	–	–	–	21.3	–	–	–
Монгольский зуёк (<i>Charadrius mongolus</i> (Pallas 1776))	–	–	–	–	–	1.3	0.6	0.5
Дальневосточный кроншнеп (<i>Numenius madagascariensis</i> (Linnaeus 1766))	–	–	–	–	–	+	–	–
Японский бекас (<i>Gallinago hardwickii</i> (J.E. Gray 1831))	–	–	–	0.1	–	–	–	2.8
Песочник-красношейка (<i>Calidris ruficollis</i> (Pallas 1776))	–	–	–	–	–	20.0	5.0	5.8
Белохвостый песочник (<i>Calidris temminckii</i> (Leisler 1812))	–	–	–	–	–	1.3	0.6	0.3
Песчанка (<i>Calidris alba</i> (Pallas 1764))	–	–	–	–	–	–	–	0.5
Фифи (<i>Tringa glareola</i> Linnaeus 1758)	–	–	3.0	6.4	–	6.3	–	–
Большой улит (<i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus 1767))	–	–	–	–	–	–	–	0.5
Сибирский пепельный улит (<i>Heteroscelus brevipes</i> (Vieillot 1816))	–	9.0	23.2	23.0	–	2.7	9.3	0.8

Таблица 1. Продолжение

Вид	Лесные и кустарниковые заросли внутренних частей острова					Береговая полоса и прибрежная акватория		
	П-ов Ван-дер-Линд	Окрестности оз. Токотан	Зал. Наталии	Бух. Новокурильская	П-ов Кастрикум	П-ов Ван-дер-Линд	Зал. Наталии	Бух. Новокурильская
Перевозчик (<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus 1758))	–	15.0	15.5	11.0	–	1.3	3.3	2.5
Чернохвостая чайка (<i>Larus crassirostris</i> Vieillot 1818)	–	–	–	–	–	10.0	–	0.8
Сизая чайка (<i>Larus canus</i> Linnaeus 1758)	+	–	–	–	–	–	–	1.2
Восточносибирская чайка (<i>Larus vegae</i> Palmen 1887)	–	–	–	–	–	0.3	–	–
Тихоокеанская чайка (<i>Larus schistisagus</i> Stejneger 1884)	5.2	–	–	–	32.5	11.7	2.8	41.5
Серокрылая чайка (<i>Larus glaucescens</i> J.F. Naumann 1840)	–	–	–	88.8	12.5	25.0	34.2	173.2
Озерная чайка (<i>Larus ridibundus</i> Linnaeus 1766)	–	–	–	–	–	–	–	+
Моевка (<i>Rissa tridactyla</i> (Linnaeus 1758))	–	–	–	–	–	38.7	6.4	142.0
Короткохвостый поморник (<i>Stercorarius parasiticus</i> (Linnaeus 1758))	–	–	–	–	–	+	–	+
Тихоокеанский чистик (<i>Cephus columba</i> Pallas 1811)	–	–	–	–	–	–	4.6	0.5
Очковый чистик (<i>Cephus carbo</i> Pallas 1811)	–	–	–	–	–	+	–	–
Большая конюга (<i>Aethia cristatella</i> (Pallas 1769))	–	–	–	–	–	+	–	0.3
Тупик-носорог (<i>Cerorhinca monocerata</i> (Pallas 1811))	–	–	–	–	–	0.7	–	1.1
Топорок (<i>Lunda cirrhata</i> (Pallas 1769))	–	–	–	–	–	–	0.6	–
Большая горлица (<i>Streptopelia orientalis</i> (Latham 1790))	1.3	1.5	6.4	25.8	–	–	–	0.3
Глухая кукушка (<i>Cuculus optatus</i> (Gould 1845))	–	–	–	сп	–	–	–	–
Белопоясный стриж (<i>Apus pacificus</i> (Latham 1801))	–	13.5	41.0	131.2	61.9	7.0	77.7	42.3
Малый острокрылый дятел (<i>Yungipicus kizuki</i> (Temminck 1835))	–	–	1.5	–	–	–	–	–
Большой пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus 1758))	11.2	0.7	0.4	7.0	–	–	–	–
Кедровка (<i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus 1758))	77.6	21.7	31.2	19.0	0.7	14.7	–	1.5
Восточная черная ворона (<i>Corvus orientalis</i> Eversmann 1841)	3.4	–	6.3	4.6	–	1.2	16.1	4.0
Большеклювая ворона (<i>Corvus macrorhynchos</i> Wagler 1827)	16.0	12.0	38.8	44.2	0.7	44.8	11.1	12.6
Ворон (<i>Corvus corax</i> Linnaeus 1758)	2.6	0.2	2.1	1.5	3.2	0.3	1.1	0.7
Полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i> Linnaeus 1758)	+	–	–	–	–	–	–	5.1
Восточный воронок (<i>Delichon dasypus</i> (Bonaparte 1850))	–	–	–	19.7	–	–	37.2	11.7
Сахалинский сверчок (<i>Locustella amnicola</i> Stepanyan 1972)	–	–	–	–	–	2.7	–	–
Охотский сверчок (<i>Locustella ochotensis</i> (Middendorff 1853))	23.6	85.8	58.5	15.7	10.0	–	–	0.5
Бамбуковая широкохвостка (<i>Horornis diphone</i> (Kittlitz 1830))	35.5	–	19.0	6.7	64.0	1.7	–	–
Пеночка-таловка (<i>Phylloscopus borealis</i> (J.H. Blasius 1858))	36.3	18.7	54.9	113.0	25.1	–	–	0.8
Ополовник (<i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus 1758))	25.6	2.2	–	–	–	–	–	–
Черноголовая гаичка (<i>Poecile palustris</i> (Linnaeus 1758))	32.8	9.0	–	89.6	–	13.7	–	–

Таблица 1. Окончание

Вид	Лесные и кустарниковые заросли внутренних частей острова					Береговая полоса и прибрежная акватория		
	П-ов Ван-дер-Линд	Окрестности оз. Токотан	Зал. Наталии	Бух. Новокурильская	П-ов Кастрикум	П-ов Ван-дер-Линд	Зал. Наталии	Бух. Новокурильская
Московка (<i>Periparus ater</i> (Linnaeus 1758))	2.7	3.7	33.1	31.8	—	3.3	—	—
Поползень (<i>Sitta europaea</i> Linnaeus 1758)	22.3	—	2.0	10.1	—	—	—	—
Крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus 1758))	31.0	13.5	28.0	36.3	—	—	—	—
Буряя оляпка (<i>Cinclus pallasii</i> (Temminck 1820))	—	1.5	16.1	14.0	—	—	—	—
Японская зарянка (<i>Larvivora akahige</i> (Temminck 1835))	1.3	—	1.5	4.4	—	—	—	—
Соловей-красношейка (<i>Calliope calliope</i> (Pallas 1776))	72.5	—	27.5	8.8	19.9	32.7	—	1.2
Синехвостка (<i>Tarsiger cyanurus</i> (Pallas 1773))	—	—	—	2.8	—	—	—	—
Золотистый дрозд (<i>Turdus chrysolaus</i> Temminck 1832)	11.0	—	22.8	21.6	—	3.3	—	+
Амурский свиристель (<i>Bombycilla japonica</i> (P.F. Siebold 1824))	—	—	—	0.1	—	—	—	—
Японская завирушка (<i>Prunella rubida</i> (Temminck et Schlegel 1848))	1.3	—	12.0	11.5	—	0.7	—	—
Пятнистый конек (<i>Anthus hodgsoni</i> Richmond 1907)	+	—	—	—	—	—	—	—
Гольцовый конек (<i>Anthus rubescens</i> (Tunstall 1771))	18.7	14.2	—	—	110.4	103.2	9.4	38.3
Берингийская желтая трясогузка (<i>Motacilla tschutschensis</i> J.F. Gmelin 1789)	—	—	—	—	—	—	—	+
Горная трясогузка (<i>Motacilla cinerea</i> Tunstall 1771)	1.3	22.5	21.0	10.4	—	—	1.1	—
Камчатская трясогузка (<i>Motacilla lugens</i> Gloger 1829)	10.1	26.2	10.5	4.1	10.6	75.8	57.3	37.0
Китайская зеленушка (<i>Chloris sinica</i> (Linnaeus 1766))	25.0	13.5	12.4	4.0	12.3	8.0	—	4.2
Чиж (<i>Spinus spinus</i> (Linnaeus 1758))	—	15.7	2.1	2.0	—	—	—	—
Урагус (<i>Uragus sibiricus</i> (Pallas 1773))	2.2	6.7	45.4	16.2	—	—	10.0	5.2
Щур (<i>Pinicola enucleator</i> (Linnaeus 1758))	+	—	—	—	35.0	—	—	—
Уссурийский снегирь (<i>Pyrhula griseiventris</i> Lafresnaye 1841)	3.2	1.5	11.2	18.1	17.5	—	—	—
Дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	+	—	—	—	—
Камышовая овсянка (<i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus 1758))	+	4.5	—	—	—	—	—	—
Маскированная овсянка (<i>Ocyris personatus</i> (Temminck 1836))	46.3	79.5	105.7	25.0	13.1	39.3	6.7	1.4
Сизая овсянка (<i>Ocyris variabilis</i> (Temminck 1836))	40.2	27.0	21.2	35.0	—	1.3	—	—
Суммарная плотность населения	565	420	690	902	474	685	321	602
Всего видов	36	26	32	47	21	47	26	51

Примечания. + – вид зарегистрирован без определения обилия, прочерк – вид не зарегистрирован, сп – следы пребывания.

фаунистическое ядро: японский баклан, берингов баклан, сапсан, черный коршун, тихоокеанская и серокрылая чайки, моевка, большая горлица, белопоясный стрижен, большой пестрый дятел, горная и камчатская трясогузки, японская завирушка, золотистый дрозд, японская зарянка, со-

ловей-красношейка, поползень, кедровка, большешкловая ворона, маскированная и сизая овсянки и другие.

Только в северо-восточной или в юго-западной части о-ва Уруп зарегистрировано 26 видов птиц. При этом 7 из этих видов, гнездящихся на

острове, экологически тесно связаны с мозаично представленными в местном ландшафте русловыми и прирусловыми (приречными) местообитаниями: длинноносый крохаль — с горными водотоками среди каменистых берегов, сахалинский сверчок — с густыми прирусловыми зарослями, перепелятник, малый острокрылый дятел, синехвостка и ополовник — с пойменными лесами, камышовая овсянка — с тростниково-вейниковыми заболоченными лугами в низовьях рек. Повышенная требовательность к экологическим параметрам предпочитаемых местообитаний, в частности характер господствующей растительности, предопределяет локальное распространение перечисленных видов во внутренних частях острова. Еще более фрагментарно распространены шур, зарегистрированный лишь на водораздельных вершинах сопок (200 м над ур. м.) п-ова Ван-дер-Линд (Чупин, 2017; Романов и др., 2021) и на п-ове Кастрикум. Его пребывание здесь обусловлено наличием густых зарослей кедрового стланика, с которым шур экологически неразрывно связан. Характер распространения шура на острове в определенной мере аналогичен его высотно-ландшафтной приуроченности к подгольцовому поясу в горах Северо-Восточной Азии (Кишинский, 1988; Коблик, 2001; Романов и др., 2019).

Коэффициент общности локальных авифаун северо-восточной и юго-западной частей о-ва Уруп — 77%, что свидетельствует об однородности авифауны всего острова. В условиях мозаичного сочетания элементов ландшафта с господством лесных, кустарниковых, травянистых растительных ассоциаций и повсеместной сопряженности их горных и равнинных аналогов подавляющее большинство видов птиц освоило их повсеместно, так как не имело непреодолимых преград, препятствующих расселению.

Среди птиц, отмеченных на маршрутных учетах ($n = 85$), мы выделили три категории: распространенные повсеместно ($n = 29$, 34% от зарегистрированных), распространенные локально ($n = 33$, 39%), встреченные точечно ($n = 23$, 27%).

В 2019 и 2021 гг. на о-ве Уруп за пределами известных границ распространения впервые встречено 11 видов птиц (9% всех зарегистрированных видов). Вероятно гнездящиеся японский бекас, чиж, длинноносый крохаль, перепелятник впервые обнаружены на Урупе в 40 км от ближайших известных (или предполагаемых) мест гнездования на о-ве Итуруп (Нечаев, 1991, 2003; Нечаев, Гозова, 2009 и др.). Дальневосточный кроншнеп, озерная чайка, пятнистый конек, азиатская бурокрылая ржанка, песчанка, большой улит впервые встречены на Урупе на осенней миграции. Первые для Урупа зарегистрирована встреча амурского свиристея: птица со следами ювенильного

наряда сфотографирована 8 сентября 2019 г. в бухте Новокурильская. Предполагаем, что это случайный залет на осенних кочевках.

Ряд видов, указанных в качестве гнездящихся предыдущими исследователями (Bergman, 1935; Гизенко, 1955), не были обнаружены нами, что вероятно связано с краткостью периода работ и ограниченным количеством обследованных точек. В числе таких видов пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata* (Temminck 1840)), ширококлювая мухоловка (*Muscicapa dauurica* Pallas 1811), восточная синица (*Parus minor* Temminck et Schlegel 1848), пищуха (*Certhia familiaris* Linnaeus 1758), сибирский горный вьюрок (*Leucosticta arctoa* (Pallas 1811)). В дальнейшем перечисленные виды, по видимому, снова будут найдены на острове. Так, например, малый острокрылый дятел и ополовник, не встреченные на Урупе в 2019 г., но отмеченные там в прошлом (Гизенко, 1955), были обнаружены нами в 2021 г.

Структура и пространственная дифференциация населения птиц

Плотность населения птиц в сухопутных лесных и кустарниковых местообитаниях Урупа 420–902, в среднем 610 особей/км² (табл. 1), что сопоставимо с показателями плотности населения птиц долинных лиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня или широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Амуро-Сахалинской страны (Атлас СССР, 1983), составляющими соответственно 888 (Харченко, 2015) и 556 (Равкин и др., 2020) особей/км². Локальная плотность населения птиц на побережье и сопредельной морской акватории острова 321–685, в среднем 536 особей/км², тогда как на амуро-сахалинских литоральных — 218 особей/км², а у северо-притихоокеанских морских берегов и прибрежных водах к югу и северу от пролива Лаперуза — 4–60 особей/км² (Равкин и др., 2020).

Максимальные плотности населения птиц в сухопутных биотопах зарегистрированы в окрестностях бухты Новокурильская на северо-востоке острова (902 особей/км²), а в прибрежно-морских местообитаниях — в заливе Шукина на юго-западной его оконечности (685 особей/км²). Это обусловлено наличием здесь широкого спектра местообитаний для большого числа лесных, кустарниково-опушечных, луговых, петрофильных видов птиц, а также видов, связанных с внутренними водоемами и морской акваторией. Обилие некоторых видов, широко распространенных по территории Урупа, в этих пунктах максимально. Например, обилие большой горлицы, пеночки-таловки, черноголовой гаички, японской зарянки в лесных и кустарниковых биотопах у бухты Новокурильская составляет 25,8, 113,0, 89,6,

4.4 особей/км², а в аналогичных местообитаниях других обследованных пунктов острова не превышает 6.4, 54.9, 32.8, 1.5 особей/км² соответственно. В противоположность этому обилие камешки, песочника-красношейки, чернохвостой чайки на побережье и сопредельной морской акватории залива Шукина составляет 198.0, 20.0, 10.0 особей/км², а в аналогичных местообитаниях бухты Новокурильская и залива Наталии не превышает 34.0, 5.8, 0.8 особей/км² соответственно. Аналогичная закономерность выявлена также и для некоторых исключительно сухопутных птиц, широко распространенных на о-ве Уруп, но демонстрировавших максимальное обилие в береговой полосе залива Шукина. Камчатская трясогузка, соловей-красношейка, маскированная овсянка концентрировались здесь в полосе густого высокотравья у основания высокого берегового склона, а кедровка и большеклювая ворона — вдоль верхней бровки высокого берегового обрыва, заросшего каменноберезовым криволесьем (высотой 1.5 м), кедровым стлаником, рябиной бузинолистной, бамбуком курильским и разнотравьем. Локальные участки с максимальными показателями обилия в сухопутных местообитаниях выявлены на п-ове Ван-дер-Линд для большого пестрого дятла (11.2 особей/км²) и кедровки (77.6), в окрестностях залива Наталии для орлана-белохвоста (14.2), урагуса (45.4), маскированной овсянки (105.7 особей/км²). Локальные участки с максимальными показателями обилия на побережье и сопредельной акватории выявлены в бухте Новокурильская для тихоокеанской чайки (41.5 особей/км²), серокрылой чайки (173.2), моевки (142.0 особей/км²).

В населении птиц почти всех обследованных сухопутных местообитаний в числе доминантов или субдоминантов 10 видов: белопоясный стрижен, кедровка, охотский сверчок, пеночка-таловка, крапивник, соловей-красношейка, камчатская трясогузка, китайская зеленушка, маскированная и сизая овсянки. В целом в населении птиц сухопутных местообитаний обследованных пунктов ($n = 5$) численно доминируют 9 видов: на п-ове Ван-дер-Линд и у бухты Песочная кедровка и соловей-красношейка, в окрестностях оз. Токотан охотский сверчок и маскированная овсянка, в заливе Наталии маскированная овсянка, в районе бухты Новокурильской серокрылая чайка, белопоясный стрижен, пеночка-таловка, на п-ове Кастрикум белопоясный стрижен, бамбуковая широкохвостка, гольцовый конек. Среди субдоминантов наиболее многочисленны на п-ове Ван-дер-Линд и у бухты Песочная бамбуковая широкохвостка, пеночка-таловка, маскированная и сизая овсянки, в окрестностях оз. Токотан кедровка, камчатская трясогузка, сизая овсянка, в заливе Наталии белопоясный стрижен, большеклювая ворона, охот-

ский сверчок, пеночка-таловка, урагус, в районе бухты Новокурильской большеклювая ворона и черноголовая гаичка, на п-ове Кастрикум черный коршун, азиатская бурокрылая ржанка, тихоокеанская чайка, щур. Известно, что у северо-притихоокеанских морских берегов и в прибрежных водах к югу и северу от пролива Лаперуза численно доминируют моевка, чернохвостая и тихоокеанская чайки, топорок, тонкоклювая кайра (*Uria aalge* (Pontoppidan 1763)), глупыш (*Fulmarus glacialis* Linnaeus 1761), камешка, японский баклан, тонкоклювый (*Puffinus tenuirostris* (Temminck 1836)) и серый (*Puffinus griseus* (J.F. Gmelin 1789)) буревестники (Равкин и др., 2020). В населении птиц всех обследованных прибрежно-морских местообитаний Урупа в числе доминантов или субдоминантов повсеместно регистрировались 7 видов: камешка, серокрылая чайка, моевка, белопоясный стрижен, большеклювая ворона, гольцовый конек, камчатская трясогузка. Среди доминантов в заливе Шукина отмечен также восточный воронок.

На некоторых участках охотского побережья острова весьма многочисленные серокрылая чайка и моевка образовывали плотные или дисперсные скопления, а гольцовый конек и камчатская трясогузка — явно выраженные миграционные потоки.

Крупное скопление птиц ($n = 16000$) обнаружено 24 августа 2021 г. в 30 км северо-восточнее Урупа — на о-ве Чирпой. На береговом клифе мыса Удушливый и над сопредельной акваторией держались численно абсолютно доминировавшие моевка (49%) и толстоклювая кайра (*Uria lomvia* (Linnaeus 1758)) (49%), а также малочисленные глупыш, берингов баклан, тихоокеанская и серокрылая чайки, тонкоклювая кайра, тихоокеанский чистик, топорок, суммарно составлявшие 2% населения. Скопление состояло из взрослых особей без признаков наличия у них гнезд или птенцов. Исключение составляли немногочисленные поздно гнездящиеся пары моевок с подрощеными, но разновозрастными птенцами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическая, фаунистическая и эколого-географическая структуры авифауны

Таксономическая структура авифауны о-ва Уруп соответствует зональным и ландшафтным особенностям островных территорий Северной Пацифики, расположенных у восточных краев Северной Евразии. Авифауна в целом весьма сходна в северо-восточной и юго-западной частях острова и включает в себя 13 отрядов. По числу представленных видов преобладают характерные для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики воробьеобразные (Passeriformes) (36 ви-

дов, или 34%), ржанкообразные (Charadriiformes) (34 вида, или 33%), гусеобразные (Anseriformes) (11 видов, или 10%).

Южная часть Большой Курильской гряды, в том числе и о-в Уруп, находятся на юго-восточной окраине Палеарктического фаунистического подцарства (Абдурахманов и др., 2014). Поэтому закономерно, что в зоогеографическом отношении оригинальность местной авифауны состоит в сочетании элементов, относящихся к 11 фаунистическим комплексам. Среди комплексов фаун по числу представленных видов наиболее значимы дальневосточный островной комплекс ($n = 16$, 15.5%) и пацифический комплекс ($n = 17$, 16.5%), а также комплекс широкораспространенных видов ($n = 30$, 29%).

Весьма специфичны виды дальневосточного островного комплекса, центр становления которых связан с Дальним Востоком, а современный ареал частично или полностью (в разных комбинациях) охватывает п-ов Камчатку, о-в Сахалин, Курильские и Японские о-ва. Среди них: 1 – охотские виды (тихоокеанская чайка, очковый чистик, белоплечий орлан, малый острокрылый дятел, сахалинский и охотский сверчки, камчатская трясогузка) распространены преимущественно вокруг Охотского моря – на Хоккайдо, Сахалине, Курильских о-вах, иногда на п-ове Камчатка, местами на материковом побережье; 2 – японские виды (японский баклан, японский бекас, бамбуковая широкохвостка, японская зарянка, японская завирушка) населяют Японские о-ва, проникая на Курилы, Сахалин и Корейский п-ов; 3 – охотско-японские виды (золотистый дрозд, уссурийский снегирь, маскированная и сизая овсянки) гнездятся в Центральной и Северной Японии, но не проникают далеко к югу и на Корейский п-ов; к северу распространены на большей части Сахалина и Курильских о-вах, иногда достигая Камчатки (сизая овсянка).

В пацифический комплекс входят черноногий альбатрос (*Phoebastria nigripes* (Audubon 1839)), темноспинный альбатрос (*Phoebastria immutabilis* (Rothschild 1893)), а также значительное число видов ($n = 13$), генетически более определенно связанных с Северной Пацификой: берингов баклан, краснолицый баклан, серокрылая чайка, большая конюга, малая конюга (*Aethia pygmaea* (J.F. Gmelin 1789)), конюга-крошка (*Aethia pusilla* (Pallas 1811)), белобрюшка (*Aethia psittacula* (Pallas 1769)), тупик-носорог, ипатка (*Fratercula corniculata* (J.F. Naumann 1821)), топорок, тихоокеанский чистик, длинноклювый пыхлик (*Brachyramphus perdix* (Pallas 1811)), сизая качурка (*Oceanodroma furcata* (J.F. Gmelin 1789)). Детализация пацифического комплекса позволяет также выделить чернохвостую чайку, связанную с Северо-Запад-

ной Пацификой, и тонкоклювого буревестника, связанного с Южной Пацификой.

Менее значимы в авифауне Урупа представители сибирского (таежного) ($n = 13$, 12%), китайского (дальневосточного широколиственнолесного) ($n = 8$, 7%), арктического ($n = 11$, 10%) типов фаун. Еще меньше на облик авифауны острова влияют сибирско-американские ($n = 3$, 3%), американские ($n = 1$, 1%), тибетские ($n = 1$, 1%) виды и виды, происхождение которых связано с океанами северного полушария ($n = 5$, 5%), – глупыш, северная качурка (*Oceanodroma leucorhoa* (Vieillot 1818)), тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, или с океанами южного полушария – серый буревестник. Суммарная доля этих видов, в целом играющих второстепенную роль в местных сообществах птиц, не превышает 10%. При этом некоторые из них, например сибирско-американский вид – каменушка, появляется в большом числе на море у берегов Урупа в период кочевков.

Авифауна о-ва Уруп формируется в системе общих зонально-ландшафтных и высотных закономерностей. Несмотря на относительно небольшую площадь острова, на нем формируется довольно “пестрая ландшафтно-биотопическая мозаика”, привлекающая птиц с существенно различающимися требованиями к экологическим параметрам местообитаний. Это предопределяет качественное разнообразие авифауны по сочетанию формирующих ее экологических групп: сухопутных ($n = 53$, 50%), водно-околоводных видов внутренних водоемов ($n = 24$, 23%), морских ($n = 28$, 27%). Комплекс морских видов ($n = 28$), зарегистрированных на акваториях около о-ва Уруп, составляет 31% от общего списка морской авифауны Дальнего Востока России ($n = 91$), включающей 75 морских видов птиц и 16 видов, экологически тесно связанных с морской средой обитания в какие-либо периоды своего жизненного цикла (Артюхин, Бурканов, 1999; Нечаев, Гамова, 2009; Морские ключевые ..., 2016). Горную специфику авифауны о-ва Уруп определяют виды ($n = 9$, 10%), экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпинотипного ландшафта на всем пространстве своего гнездового ареала (каменушка, гольцовый конек) или значительной его части (монгольский зук, сибирский пепельный улит, бело-поясный стриж, горная трясогузка, бурая оляпка, синехвостка, соловей-красношейка). Открытые кормные акватории, окружающие о-в Уруп, привлекают пролетные тундровые виды (круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (Linnaeus 1758)), плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius* (Linnaeus 1758)), средний поморник (*Stercorarius pomarinus* (Temminck 1815)), виды, экологически тесно связанные с морской средой обитания во внегнездовой период (чернозобая гагара (*Gavia arctica* (Linnaeus 1758)), горбоносый турпан

(*Melanitta deglandi* (Bonaparte 1850)), а также значительное число морских и океанических видов птиц ($n = 17$). В Охотском море на удалении 2–5 км от северо-западного побережья зарегистрированы местами обычные черноногий и темноспинный альбатросы, глупыш, тонкоклювый буревестник, тонкоклювая кайра, топорок и значительно более редкие обыкновенная гага (*Somateria mollissima* (Linnaeus 1758)), серый буревестник, северная и сизая качурки, толстоклювая кайра, курильский подвид тихоокеанского чистика (*Cerpphus columba snowi* Stejneger 1897), малая конюга, конюга-крошка, белобрюшка, длинноклювый пыжик, ипатка.

Видовое богатство авифауны побережья и сопредельной морской акватории ($n = 81$) превышает соответствующий показатель ($n = 52$) в лесных и кустарниковых зарослях внутренних частей острова. Существенны таксономические различия в структуре авифауны, отражающие экологическую специфику прибрежно-морских местообитаний, где суммарно наиболее значимы ржанкообразные (43%), гусеобразные (12%), буревестникообразные (Procellariiformes) (9%), и сухопутных биотопов, где наиболее значимы воробьеобразные (66%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получена, обобщена и проанализирована подробная оригинальная информация о современном состоянии видового состава и характере ландшафтно-экологического размещения птиц о-ва Уруп. Представлены ранее неизвестные данные по структуре фауны и населения птиц, существенно расширяющие знания об авифауне одного из наименее изученных островов Большой Курильской гряды.

Комплекс видов ($n = 105$), зарегистрированный на о-ве Уруп и сопредельной акватории Охотского моря, составляет 49% от авифауны соседнего о-ва Итуруп, 45% авифауны Южных Курильских о-вов и формируется представителями 13 отрядов с преобладанием воробьеобразных (34%), ржанкообразных (33%), гусеобразных (11%). В авифауне о-ва Уруп гнездящиеся и вероятно гнездящиеся виды составляют 68%.

Структура авифауны о. Уруп соответствует ландшафтно-экологическим особенностям островных территорий, расположенных у восточных краин Северной Евразии, а ее качественная однородность во всех обследованных пунктах обусловлена повсеместным преобладанием представителей одних и тех же отрядов, фаунистических комплексов и экологических групп.

Показатель представленности общей авифауны всей обследованной территории о-ва Уруп в северо-восточной части составляет 71%, в юго-

западной – 62%. По числу видов ($n = 56–75$) и качественному составу авифауны его северо-восточная и юго-западная части весьма сходны. Общность структуры авифауны поддерживается видами ($n = 54$), повсеместно распространенными по всему острову и формирующими ее общее ядро. Уровень фаунистической общности северо-восточной и юго-западной частей Урупа составляет 77%, что свидетельствует об однородности его авифауны в целом.

По данным маршрутных учетов, на о-ве Уруп выявлены виды, распространенные: повсеместно ($n = 29$, 34%), локально ($n = 33$, 39%) и точечно ($n = 23$, 27%).

Зоогеографическая оригинальность местной авифауны обусловлена сочетанием элементов дальневосточного островного, пацифического, сибирского, китайского фаунистических комплексов, сибирско-американских и широко распространенных видов, а также японских островных эндемиков. Авифауна о-ва Уруп, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей, объединяет экологические группы морских и сухопутных, в т.ч. горных видов. Горную специфику авифауны о-ва Уруп определяют виды ($n = 9$), экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпийского ландшафта на всем пространстве своего ареала или значительной его части.

Плотность населения птиц послегнездового периода в обследованных пунктах ($n = 5$) о-ва Уруп варьирует в пределах 321–902 особей/км², составляя в среднем 582 особей/км². Средний показатель плотности населения птиц в лесных и кустарниковых местообитаниях (610 особей/км²) превышает соответствующий показатель на побережье и сопредельной морской акватории (536 особей/км²).

Среди доминантов ($n = 9$) в населении птиц сухопутных местообитаний: серокрылая чайка, белопоясный стриж, кедровка, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, бамбуковая широкохвостка, гольцовый конек, маскированная овсянка. Среди доминантов ($n = 7$) в населении птиц прибрежно-морских местообитаний: каменушка, серокрылая чайка, моевка, белопоясный стриж, восточный воронок, гольцовый конек, камчатская трясогузка. В открытых морских акваториях местами обычны черноногий и темноспинный альбатросы, глупыш, тонкоклювый буревестник, тонкоклювая кайра.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Министерству обороны Российской Федерации и Русскому географическому обществу за организацию экспедиции. Исследование

выполнено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н.*, 2014. Биогеография: учебник для студентов учреждений высшего образования. М.: Академия. 448 с.
- Артюхин Ю.Б.*, 2009. Заметки о птицах Курильских островов // Русский орнитологический журнал. Т. 18. Экспресс-выпуск № 501. С. 1315–1318.
- Артюхин Ю.Б.*, 2015. К авифауне Курильских островов // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-выпуск № 1152. С. 2033–2037.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н.*, 1999. Морские птицы и млекопитающие Дальнего Востока России: полевой определитель. М.: изд-во АСТ. 224 с.
- Атлас СССР, 1983. М.: ГУГК. 263 с.
- Баркалов В.Ю.*, 2002. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. С. 35–66.
- Баркалов В.Ю.*, 2009. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 468 с.
- Велижанин А.Г.*, 2018. О некоторых редких и малоизвестных птицах Курильских островов // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Экспресс-выпуск № 1659. С. 4179–4187.
- Воробьев К.А.*, 1947. Материалы к орнитофауне Курильских островов // Доклады АН СССР. Новая серия. Т. 57. № 4. С. 413–416.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.*, 1987. Физическая география СССР. Азия. М.: Мысль. 512 с.
- Гизенко А.И.*, 1955. Птицы Сахалинской области. М.: АН СССР. 328 с.
- Карта “Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий” Масштаб 1 : 8000000, 1999. Гл. редактор: Г.Н. Огуреева. Карта на 2 листах. Пояснительный текст и легенда к карте. М.: Изд. ТОО “ЭКОР”.
- Кищинский А.А.*, 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 288 с.
- Коблик Е.А.*, 2001. Разнообразие птиц (по материалам Зоологического музея МГУ). Ч. 1–4. М.: изд-во МГУ. Ч.1, 384 с., Ч. 2, 396 с., Ч. 3, 358 с., Ч. 4, 380 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю.*, 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 171 с.
- Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России, 2016. Под ред. Ю.Б. Артюхина. М.: РосИП. 136 с.
- Наумов Р.Л.*, 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М.: ИМПИТМ им. Е.И. Марциновского. 19 с.
- Нечаев В.А.*, 1969. Птицы Южных Курильских островов. Л.: Наука, Ленинградское отделение. Л. 246 с.
- Нечаев В.А.*, 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО РАН СССР. 748 с.
- Нечаев В.А.*, 2003. Птицы острова Итуруп (Курильские острова) // Вестник Сахалинского музея. № 1 (10). С. 297–306.
- Нечаев В.А., Гамова Т.В.*, 2009. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток: Дальнаука. 564 с.
- Песенко Ю.А.*, 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Равкин Ю.С.*, 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. С. 66–75.
- Равкин Ю.С., Бабенко В.Г., Стишов М.С., Пронкевич В.В., Лялина М.И.*, 2020. Эколога-географическая изменчивость летнего населения птиц Притихоокеанской части России // Сибирский экологический журнал. Т. 27. № 6. С. 689–703.
- Раковская Э.М., Давыдова М.И.*, 2001. Физическая география России. 2 ч. М.: Владос. 324 с.
- Редькин Я.А., Коблик Е.А., Мосалов А.А., Ганицкий И.В., Цветков А.В. и др.*, 2021. Материалы по фауне и систематике птиц острова Итуруп по результатам исследований 2004 и 2019 годов // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-выпуск № 2022. С. 83–128.
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Зарубина М.А.*, 2019. Птицы гор Северной Азии: итоги исследований 2010–2018 гг. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М.: изд-во МГУ. 240с.
- Романов А.А., Коблик Е.А., Редькин Я.А., Кожемякина Р.В., Яковлев В.О., Мурашев И.А.*, 2021. Ландшафтно-экологическая дифференциация фауны и населения птиц острова Уруп (Большая Курильская гряда) // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 127–143.
- Ушакова М.В.*, 2017. Новые сведения о птицах Южных Курильских островов // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск № 1549. С. 5628–5640.
- Харченко В.А.*, 2015. Население птиц основных лесных биотопов Южного Сихотэ-Алиня // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 563–569.
- Чупин И.И.*, 2017. Материалы по птицам южной части острова Уруп и близлежащей акватории Охотского моря // Алтайский зоологический журнал. Вып. 12. С. 21–29.
- Штегман Б.К.*, 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики / Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 157 с.
- Bergman S.*, 1935. Zur Kenntnis Nordostasiatischer Vogel. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Verbreitung der Vogel Kamtschatkas und der Kurilen. Stockholm. 268 p.
- The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance, 1997. *Hagemmeijer W.J.M., Blair M.J.*, eds. London: T&A D Poyser Publ. 903 p.

ANALYSES OF THE AVIFAUNA AND BIRD POPULATIONS OF THE ISLAND OF THE URUP AND ADJACENT WATERS, GREAT KURIL ISLANDS

A. A. Romanov^{1, *}, Ya. A. Redkin^{2, **}, E. A. Koblik^{2, ***}, V. O. Yakovlev^{3, ****}, D. R. Zhigir^{2, *****},
I. A. Murashev^{2, *****}, A. A. Vinogradov^{4, *****}, I. Yu. Popov^{5, *****}

¹ Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

² Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

³ Russian Society for the Conservation and Studies of Birds (BirdsRussia), Moscow, 109052 Russia

⁴ Department of Zoology and Physiology, Tver State University, Tver, 170001 Russia

⁵ Department of Applied Ecology, St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: putorana05@mail.ru

**e-mail: yardo@mail.ru

***e-mail: koblikea@rambler.ru

****e-mail: bird-yakovlev@yandex.ru

*****e-mail: di.nucifraga@gmail.com

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

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

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

Ecological patterns in the formation of the avifauna and bird populations of the Urup Island were analyzed for the first time. Route counts on transects of unlimited width were used. The composition of common bird species ($n = 105$) on the Urup Island was found to be high, the similarity of local avifaunas in the northeastern and southwestern parts of the island amounting to 77%. 34% species were revealed to be ubiquitous, local ones another 39%, highly local ones further 27%. 71 species were shown to nest (68%). The taxonomic structure of the avifauna, which was formed by species from 13 orders, corresponded to the zonal and landscape features of the island located at the eastern periphery of northern Eurasia. Passeriformes (34%), Charadriiformes (33%), Anseriformes (11%), all characteristic of the boreal and hypoarctic belts of the Palaearctic, prevailed. The zoogeographic peculiarity of the local avifauna lied in a combination of the elements of the Far Eastern island, Pacific, Siberian, Chinese faunistic complexes, Siberian-American and widespread species, as well as Japanese island endemics. The avifauna around the Urup Island, formed by a system of general zonal-landscape and altitudinal-belt patterns, united ecological groups of marine and land species, including montane ones ($n = 9$). The bird populations of forest and shrub habitats were dominated by the Glaucous-winged Gull, the Pacific Swift, the Eurasian Nutcracker, the Siberian Rubythroat, Middendorff's Warbler, the Arctic Warbler, the Japanese Buch-warbler, the Buff-bellied Pipit, and the Masked Bunting. The populations of coastline and adjacent sea area were found to be predominated by the Harlequin Duck, the Glaucous-winged Gull, the Black-legged Kittiwake, the Pacific Swift, the Asian House-martin, the Buff-bellied Pipit, and Black-backed Wagtail. In open sea areas, the most common were the Black-footed and Laysan albatrosses, the Northern Fulmar, the Short-tailed Shearwater, the Common Guillemot, and the Tufted Puffin.

Keywords: birds, distribution, species diversity, sea, Urup Island, Kuril Islands

УДК 598.252.1

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ГОРОДСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ХОХЛАТОЙ ЧЕРНЕТИ (*AYTHYA FULIGULA*, ANSERIFORMES, ANATIDAE) В МОСКВЕ

© 2022 г. К. В. Авилова*

Биологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: wildlife@inbox.ru

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.

После доработки 12.01.2022 г.

Принята к публикации 13.01.2022 г.

Исследовали структуру и численность городской популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) в Москве. Подсчитывали зимующих птиц в течение 36 сезонов, 1985–2021 гг., на свободных ото льда водоемах, а также самок с выводками и число утят в каждом выводке в течение 24 сезонов, 1998–2021 гг., на 150 прудах и 23 реках Москвы. Методом обратного отсчета, исходя из возраста птенцов, определяли дату начала откладки яиц самками. Размер зимующей группировки с 1985 по 2009 г. составлял в среднем 32 (1–75) птицы. За 2010–2021 г. этот показатель вырос в среднем до 174 (111–332) птиц. Число гнездящихся самок с выводками колебалось от 11 до 45, в среднем ежегодно встречалось 27 выводков. Размер зимующей группировки коррелировал с длиной морозного периода и со среднесуточной температурой воздуха в ноябре и декабре, как и у кряквы и гоголя. Зимняя численность хохлатых чернетей коррелировала с числом взрослых самок следующим летом. Сходство цикла размножения чернети, гоголя и кряквы заключалось в упорядоченности сроков начала кладки относительно перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C. Чем раньше устанавливалась положительная температура воздуха, тем больше времени проходило с этого дня до начала кладки у самок. С 1998 по 2009 гг. летом росла численность взрослых чернетей, выводков и птенцов, с 2010 по 2021 гг. число выводков и утят снижалось, число взрослых птиц значимо не менялось. Соотношение числа молодых и взрослых птиц за период наблюдений сокращалось. В популяции чернети слабее, чем у кряквы, проявлялись последствия переуплотнения: удлинение периода откладки яиц и сокращение размера выводка с ростом числа самок. Динамика пространственного распределения гнездящихся хохлатых чернетей в Москве на ранних этапах определялась размещением колоний озерных чаек, с которыми они образовывали совместные поселения. Впоследствии такая зависимость ослабла.

Ключевые слова: хохлатая чернеть, *Aythya fuligula*, городская группировка, численность

DOI: 10.31857/S0044513422090033

Широкомасштабная урбанизация и техногенное преобразование больших территорий сопровождаются все более заметными проявлениями микроэволюционных процессов в городских популяциях животных, в том числе птиц (Морозов и др., 2016; Схилтхёйзен, 2021; Varatti et al., 2015; van Dongen et al., 2015; Johnson, Munshi-South, 2017; Minias et al., 2017). Обособление таких популяций начинается с изменения их пространственных и временных характеристик. Многолетний мониторинг городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*) и гоголя (*Bucephala clangula*) в Москве выявил основные направления трансформации жизненного цикла, компенсаторные и регуляторные явления, ведущие к более рациональному использованию ресурсов, а также к

определенным трендам динамики численности популяции (Авилова, 2016, 2018, 2019). В то же время Москва служит ареной освоения жизненного пространства еще для ряда видов водоплавающих птиц. Это может быть вызвано смещением мест зимовки к северо-востоку (Švažas et al., 2001; Lehikoinen et al., 2013) и сокращением миграционных путей (Viksne et al., 2010; Gunnarson et al., 2012; Guillemain et al., 2013), мероприятиями по обогащению городской фауны (Благосклонов, 1967; Кудрявцев, 1967; Остапенко и др., 1989), активным освоением птицами урбанизированной среды обитания (Фридман, Еремкин, 2009; Схилтхёйзен, 2021). Один из гнездящихся в Москве видов – хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*), широко распространенная на территории Палеарктики.

Ее ареал занимает всю лесную зону умеренного пояса и прилегающие участки соседних зон. Это самая многочисленная нырковая утка в России. В европейской части России обитает 1.8 млн особей, или 21% от общего числа. Основными местобитаниями служат крупные мезотрофные озера, а также долины рек (Кривенко, Виноградов, 2008). Инвентаризация орнитофауны 16 крупных городов Европы от Лиссабона до Санкт-Петербурга (Kelcey, Rheinwald, 2005) показала, что хохлатая чернеть гнездится в девяти городах, включая Москву и Санкт-Петербург. Мы поставили целью с помощью анализа данных многолетних исследований (1985–2021) оценить структуру популяции и особенности динамики численности чернети в Москве, сравнить их с таковыми у других видов и выявить факторы, определяющие особенности освоения городской среды обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве показателя зимней численности использовали число чернетей обоего пола, зимующих в Москве, а в качестве показателя летней численности — число самок с утятами и взрослых птиц без выводков на городских акваториях. Подсчет птиц зимой проводили с 1985 по 2021 гг. в третьей декаде января на всех незамерзающих водных объектах Москвы. Летний подсчет проводили в 1998–2021 гг. на большинстве освоенных водоплавающими птицами акваторий в границах МКАД с конца июня до конца июля. Это более 150 замкнутых водоемов (озер, прудов, отстойников), а также 23 участка рек и каналов Москвы. В качестве показателей плотности населения использовали количество гнездящихся самок, успешно пришедших с утятами на водоем (Михельсон и др., 1977, 1986). Подсчитывали число утят в каждом выводке и определяли их возраст по шкале, разработанной для уток и основанной на показателях развития оперения (Gollor, Marshall, 1954; Pirkola, Högmander, 1974). Время начала первых кладок — традиционная точка отсчета возникновения благоприятной для гнездования ситуации (Артемьев, 2008; Соколов, 2010). Сроки вылупления птенцов и дату откладки первого яйца вычисляли методом обратного отсчета (Онно, 1974; Oja, Poysa, 2007). Исходили из возраста птенцов, среднего срока насиживания (25 дней) и среднего срока откладки яиц (8 дней) при среднем размере кладки в 8 яиц (Исаков, Птушенко, 1952; Птушенко, Иноземцев, 1968; Мальчевский, Пукинский, 1983; Пыжьянов, Березовская, 2010; Hill, 1984).

При анализе влияния климатических факторов на основные этапы жизненного цикла использовали данные по ходу среднесуточных температур воздуха из базы главной агрометеостанции Москвы (ВВЦ) и Метеорологической обсервато-

рии МГУ. Длину морозного периода вычисляли как число дней между устойчивым переходом температур через 0°C весной (Садоков и др., 2012) и осенью. Значения индекса североатлантического колебания САК (Нестеров, 2013; Холопцев и др., 2015) взяты из базы данных Климатического прогностического центра США (СРС/NCER/NOAA). Для удобства анализа связи дат с другими показателями в расчетах использовали число дней, прошедших с фиксированной даты (01.02) до даты становления положительной среднесуточной температуры воздуха, а также с 1.04 до даты откладки первого яйца. Статистическую значимость связи различных показателей оценивали методами непараметрической статистики, факторного анализа и множественной регрессии в пакете программ Statistica 10, подбор наилучшей модели для многолетних учетных данных проводили в программе Curveexpert 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Хотя в Москве ежегодно образуется более 30 незамерзающих акваторий, пригодных для зимовки, несколько группировок зимующих чернетей встречаются только на Москве-реке вблизи центра и ниже по течению, несколько летних птиц зимует в зоопарке. Зимующие чернети единично и нерегулярно появлялись на городской акватории Москвы-реки с конца 1980-х гг. С 1991 года число зимующих птиц превысило 20, с 1997 по 2009 гг. зимовало уже в среднем 45–47 птиц, а с 2010 г. — более ста. В 2014 г. численность зимующих чернетей превышала 300 птиц (рис. 1). Общая численность нарастала ($r_s = 0.90, p < 0.05, n = 36$), но с 2014 г. она стала постепенно снижаться ($r_s = -0.71, p < 0.05, n = 8$). От четырех до 19 чернетей зимует также на Москве-реке ниже границы города, рост их числа не отмечен (Зубакин и др., 2016–2021).

С 2004 г. кривая динамики численности приобрела форму купола, которую можно описать степенной зависимостью (рис. 1)

$$Y = -1.64x^2 + 40.92x - 66.25,$$

$$r = 0.65, \quad p < 0.05,$$

где Y — число птиц, x — год,

r — коэффициент корреляции ожидаемого согласно формуле и наблюдаемого числа птиц.

Скопления зимующих птиц формируются в ноябре, когда замерзают стоячие водоемы, и достигают максимальной численности в декабре. Число зимующих птиц остается примерно на одном уровне до марта, а затем чернети постепенно отлетают с Москвы-реки к местам гнездования (Зубакин и др., 2016–2021).

Продолжительность морозного периода в Москве, т.е. число дней с момента перехода сред-

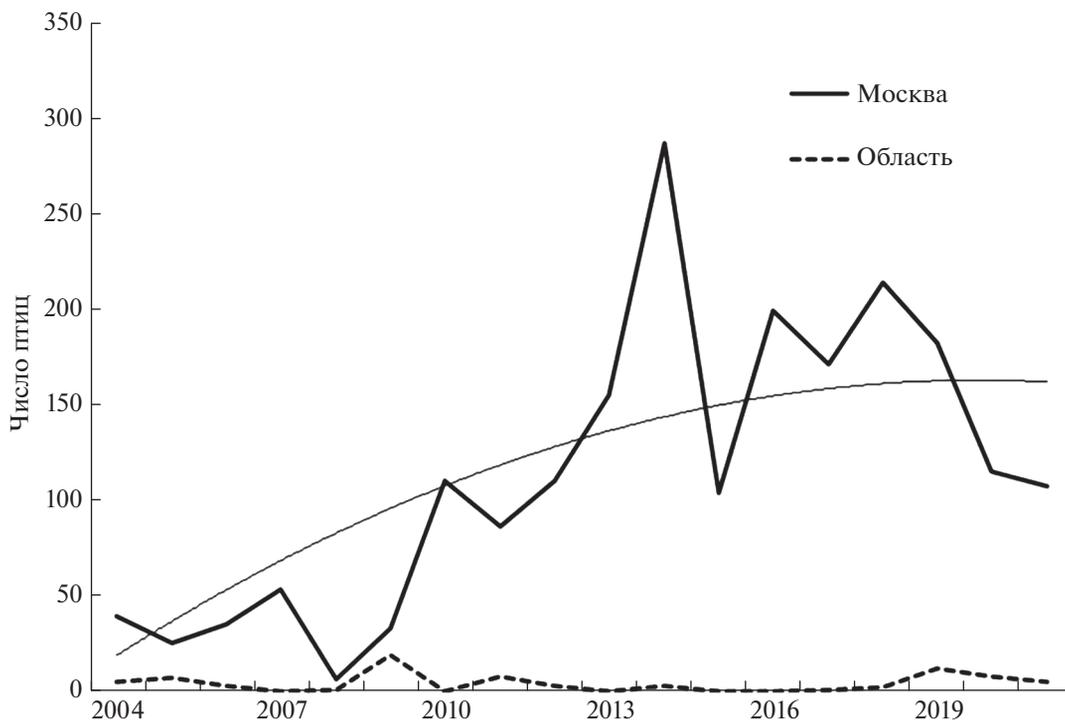


Рис. 1. Динамика численности хохлатых чернетей, зимующих на Москве-реке, в 2004–2021 г.

несуточной температуры через 0°C осенью до перехода через 0°C весной, за 37 лет значительно сократилась. В первой половине этого периода продолжительность в среднем составила 135 дней, во второй половине – 105 дней ($Z = 4.1$, $p = 0.0001$, $n = 37$). В тот же период росла средняя температура воздуха ноября и декабря ($r_s = 0.53$ и $r_s = 0.44$, $p < 0.05$, $n = 37$).

Численность зимующих в Москве чернетей коррелирует с длиной морозного периода ($r_s = -0.65$, $p < 0.001$, $n = 36$), а также со среднесуточной температурой ноября ($r_s = 0.51$, $p < 0.05$, $n = 36$) и декабря ($r_s = 0.41$, $p < 0.05$, $n = 36$), т.е. в короткие зимы и в более теплые периоды конца осени и начала зимы в городе зимует больше птиц. Связь с температурами января не выявлена. Также не проявилась связь с характеристикой крупномасштабных циркуляций атмосферы Северного полушария в холодное время года – Индексом Северо-Атлантического Колебания, в ноябре, декабре и январе.

Весной после освобождения ото льда замкнутых водоемов на прудах Москвы появляются переселившиеся чернети, к которым на время присоединяются стаи пролетных. К июню численность снижается, но группы и пары птиц без выводков встречаются на прудах в течение всего гнездового сезона. Число взрослых чернетей без выводков на водоемах значительно выше в годы с ранней весной ($r_s = -0.45$, $p < 0.05$, $n = 24$).

Зимняя численность хохлатых чернетей статистически связана с числом гнездящихся следующим летом самок с 1998 по 2021 гг. ($r_s = 0.45$, $p < 0.05$, $n = 24$). В то же время, чем выше зимняя численность, тем раньше самки приступают к гнездованию ($r_s = -0.42$, $p < 0.05$, $n = 24$).

Гнездовая популяция в период наблюдений была сосредоточена на нескольких водно-болотных комплексах запада, северо-запада и, в меньшей степени, востока Москвы. В центре сформировались летняя группа Московского зоопарка и поселение на острове Большого Голицынского пруда ЦПКиО им. Горького. Хохлатые чернети гнездились и на урбанизированных акваториях за МКАД: Долгих прудах, у пл. Марк Савеловской ж.д., на Яузских болотах, в Новой Москве и др. Места гнездования часто были сконцентрированы возле колоний чайковых птиц, чаще всего – озерных чаек (*Larus ridibundus*), реже – сизых чаек (*L. canus*), речных крачек (*Sterna hirundo*) (рис. 2).

Чернети гнездятся в траве и в зарослях кустарников по берегам водоемов, особенно на островах. В зоопарке гнездятся в домиках для уток (Авилова и др., 2007). В настоящее время размножение хохлатой чернети и других уток в зоопарке препятствует хищничество серебристых чаек. В 2017 и 2018 гг. было установлено гнездование чернетей в пределах Садового кольца на Патриаршем пруду, причем в 2017 г. в одном домике гнездились сразу две самки, впоследствии водившие

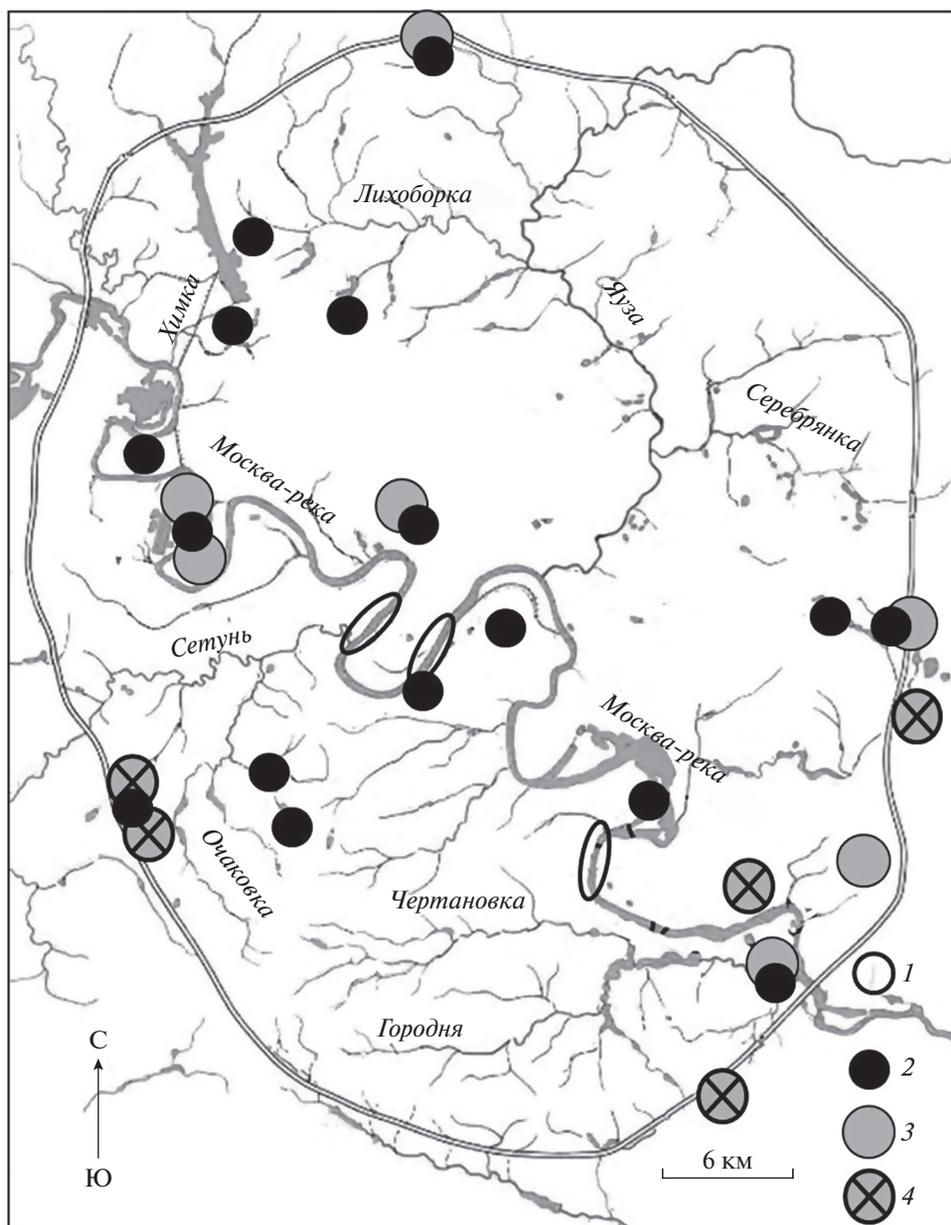


Рис. 2. Летнее и зимнее размещение хохлатых чернеи и локализация колоний чаек в Москве в 1998–2021 г.: 1 – места зимовки чернеи, 2 – места гнездования чернеи, 3 – существующие колонии озерных чаек, 4 – исчезнувшие колонии озерных чаек.

на пруду двоянный выводок. С 1998 по 2009 гг. летом росла численность взрослых птиц ($r_s = 0.75$, $p < 0.01$, $n = 12$), выводков ($r_s = 0.67$, $p < 0.05$, $n = 12$) и птенцов ($r_s = 0.70$, $p < 0.05$, $n = 12$), затем рост прекратился (рис. 3). Число взрослых чернеи без выводков, в основном самок, на городских водоемах колебалось в широких пределах от единиц до скоплений из более 150 птиц, число выводков достигало 45, а число птенцов – почти трехсот. После 2009 г. численность выводков и суммарное число утят снижалось ($r_s = -0.75$, $r_s = 0.82$, $p < 0.05$, $n = 12$), но число взрослых птиц на

водоемах значительно не изменялось. Это свидетельствует об ухудшении условий гнездования при сохранении общего размера группировки.

Динамика численности выводков за 24 сезона описывается полиномом 3-й степени:

$$Y = 1.66 - 2.5x + 1.25x^2 - 2.09x^3,$$

$$r = 0.41, \quad p < 0.05,$$

где Y – число птиц, x – год, r – коэффициент корреляции ожидаемого согласно формуле и наблюдаемого числа птиц.

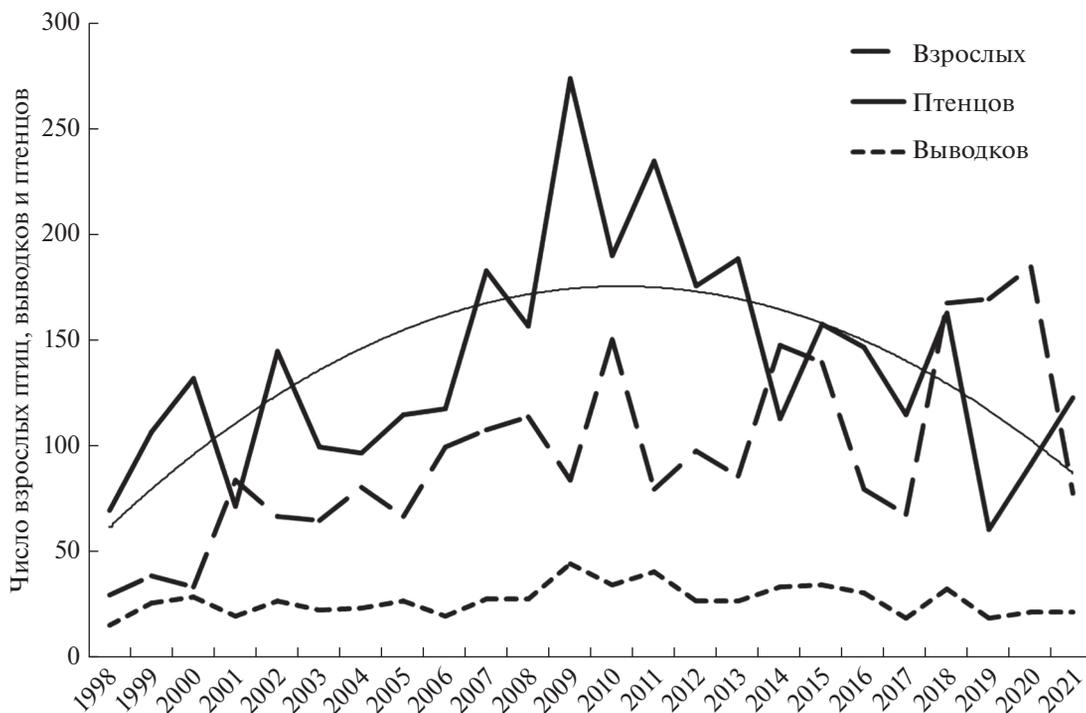


Рис. 3. Динамика численности выводков, птенцов и взрослых хохлатых чернетей в 1998–2021 г.

По нашим подсчетам за 23 сезона самая ранняя дата откладки первого яйца хохлатой чернетью в Москве пришлось на период с 9 по 18 апреля. Это было как в 2014, так и в 2020 гг., то есть в годы с ранней весной. Самая поздняя дата пришлось на период с 7 по 12 августа 2020 г. Интервал между самыми ранними и самыми поздними кладками составлял от 10 в 2010 г. до 116 дней в 2020 г. Этот интервал сильно колебался ($C = 26.5$), но возрастал за период 1998–2021 гг. ($r_s = 0.53$, $p < 0.01$, $n = 24$).

Несмотря на ключевое значение для гусеобразных устойчивого весеннего потепления, к которому приурочено освобождение водоемов ото льда, дата откладки первого яйца не коррелировала с датой перехода средних температур воздуха через 0°C . Влияние сроков начала весны проявлялось в том, что чем позже температура воздуха устойчиво переходила через 0°C и позже оттаивали водоемы, тем короче был промежуток со дня этого перехода до откладки первого яйца чернетью ($r_s = -0.86$, $p < 0.001$, $n = 24$).

За весь период исследований переход средних температур через 0°C состоялся между 2-й декадой февраля и 2-й декадой марта в ранние весны (12 лет) либо между 3-й декадой марта и 1-й декадой апреля в поздние (12 лет). В раннюю весну с перехода через 0°C до откладки 1-го яйца проходило 54 ± 4.5 дней, в позднюю — 30 ± 2.5 дня, эти

показатели (рис. 4, 5) значительно различались ($Z = 3.67$, $p < 0.001$, $n = 24$).

Средние суточные температуры в день начала кладки в годы с ранней и поздней весной значительно не различались. Частота наступления ранних весен в последние годы возрастает ($r_s = -0.51$, $p < 0.05$, $n = 24$). Срок перехода средней суточной температуры через 0°C в течение изучаемого периода достоверно не зависит от условий предыдущих сезонов, так как автокорреляция с аналогичными сроками один, два или три года назад не проявляется.

Для выявления факторов, значимо влияющих на сроки начала гнездования, мы применили метод главных компонент к группе показателей: зимней и летней численности, дате установления положительных температур воздуха, числом дней с этой даты до начала гнездования. Сроки размножения определяются группой факторов, среди которых год, численность размножающихся самок, а также скрытая переменная с биполярной факторной нагрузкой, т.е. с наличием положительных и отрицательных показателей в одном факторе. Эта переменная объединяет дату перехода средних температур через 0°C и отрезок времени между переходом температур через 0°C и датой откладки первого яйца. Таким образом, последняя связана с ранним или поздним наступлением весны в текущем сезоне и численностью гнездящихся самок. Метод множественной кор-

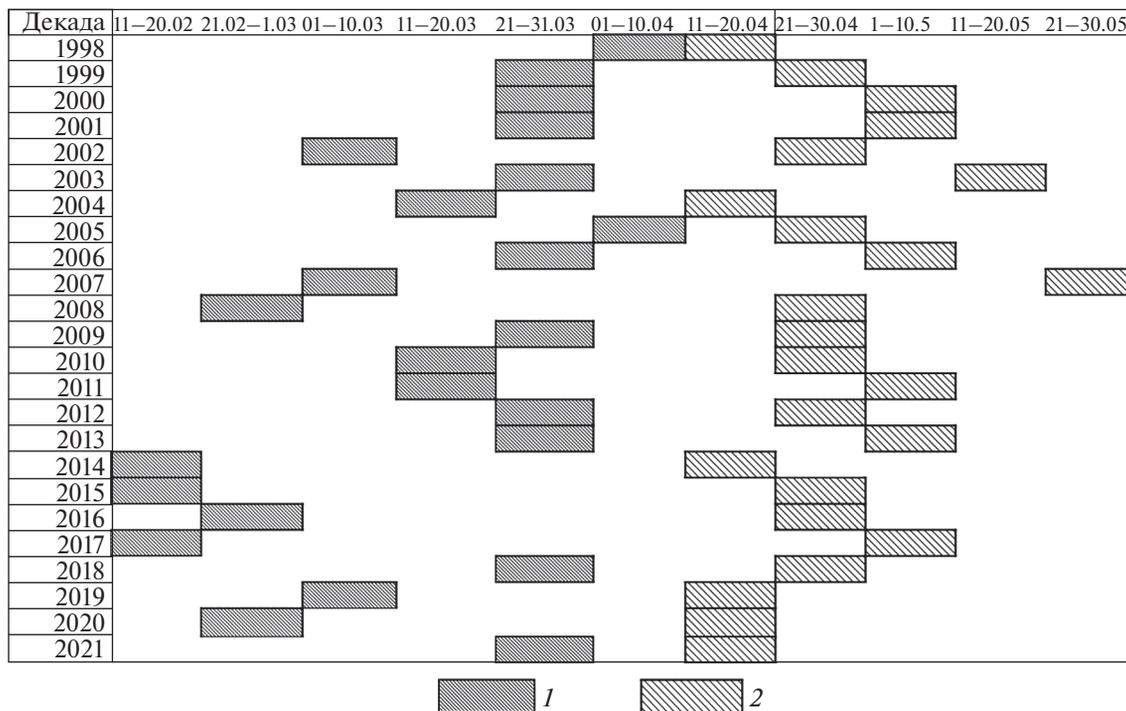


Рис. 4. Даты откладки первого яйца у хохлатой чернети относительно дат перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C : 1 – декада, когда произошел переход среднесуточной температуры воздуха через 0°C ; 2 – декада, когда было отложено первое яйцо.

реляции показал, что почти 75% дисперсии промежутка времени от перехода через 0°C до начала гнездования определяется сроком перехода средних температур через 0°C ($F = 14.3$, $R^2 = 74.6$, $p < 0.0001$), т.е. ранним или поздним наступлением весны.

В ранние весны разброс сроков начала гнездования, т.е. стандартное отклонение даты начала кладки, больше ($C = 11.5$), чем в поздние ($C = 8.5$). Тем не менее чернети даже при позднем наступлении потепления начинали кладку не сразу после перехода среднесуточных температур через 0°C , а со сдвигом во времени (рис. 4). Диапазон сроков перехода средних температур через 0°C ($C = 16.7$) шире, чем диапазон начала первых в сезоне кладок ($C = 10.6$). Сроки размножения хохлатой чернети, таким образом, упорядочены относительно более изменчивых сроков наступления устойчиво теплой погоды.

Вылупление птенцов хохлатой чернети в Москве происходило в основном в июле. Появление выводков в мае за 24 года отмечено 9 раз (1.32%), а в конце июля–августе – 5 раз (0.75%). В сроках появления выводков выявляются два пика, первый из которых приходится на июнь, а второй, как правило, более выраженный, – на июль (рис. 6). Растянута́сть сезона гнездования растет с годами ($r_s = 0.53$, $p < 0.05$, $n = 24$) и коррелирует с числом гнездящихся самок ($r_s = 0.40$, $p <$

0.05 , $n = 24$). Значимых сдвигов в сроках вылупления за 24 года не выявлено, хотя происходило некоторое сокращение доли июльских выводков ($r_s = -0.49$, $p < 0.05$, $n = 24$).

Изменение размера выводка за период наблюдений, а также по мере роста и развития птенцов не выявлено. Не выявлена и его связь с числом гнездящихся самок. Число утят в выводке незначимо увеличивалось в годы с ранней весной.

В отличие от размера выводка соотношение числа молодых и взрослых птиц за период наблюдений сокращалось ($r_s = -0.44$, $p < 0.05$, $n = 24$) независимо от сроков наступления весны. Это соотношение числа молодых и взрослых птиц уменьшалось в годы высокой численности самок и возрастало в годы с низкой ($r_s = -0.40$, $p < 0.05$, $n = 24$). При высокой плотности населения водоплавающих птиц, например на прудах ЦПКиО, отмечали смешанные выводки чернети и кряквы, обычно сопровождаемые самками крякв.

В Москве летом хохлатые чернети вместе с кряквами и гоголями охотно берут подкормку у горожан. При этом между самками чернети и крякв регулярно возникают конфликты, победителями из которых выходят, как правило, кряквы.

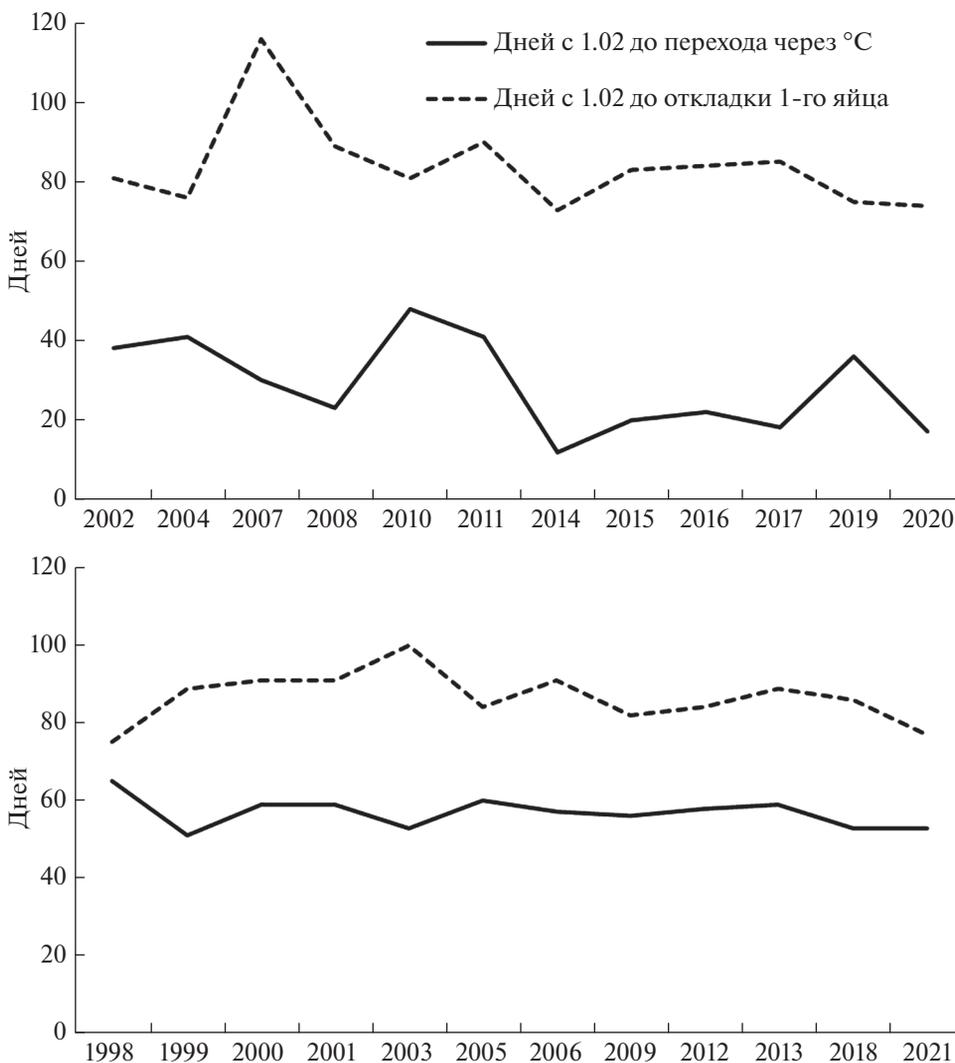


Рис. 5. Сроки перехода средней суточной температуры воздуха через 0°C (число дней с 1 февраля) и начала кладки у чернети в раннюю (сверху) и позднюю весну.

ОБСУЖДЕНИЕ

В начале и середине прошлого века хохлатая чернеть была обычной пролетной и спорадично гнездящейся птицей Московского региона (Птушенко, Иноземцев, 1968). Во второй его половине она стала довольно обычной в средней полосе на гнездовании благодаря развитию, прежде всего, сети рыбопродуктивных прудов (Мищенко, 1983) и других искусственных водоемов (карьеров, очистных сооружений). Формирование системы рыбхозов в европейской части России произошло в основном в 1950–1960-е годы и стало одной из предпосылок начала гнездования уток на техногенных водоемах, в том числе — в пригородах. На рыбопродуктивных прудах в 1980-е годы благодаря оптимальному сочетанию условий — мелководности, изобилию кормов, — гнездились более половины подмосковной популяции хохлатой

чернети (Суханова, 2005; Суханова, Мищенко, 2008). Не в последнюю очередь аттрактантом для нырковых уток — хохлатой чернети и красноголового нырка (*Aythya ferina*) — стали формирующиеся на рыбопродуктивных прудах колонии чайковых птиц, как правило — озерных чаек. Под их защитой от хищников эти утки охотно гнездятся (Формозов, 1981; Глушенков, 1997; Пыжьянов, Березовская, 2010; Liordos, Lauder, 2015; Väänänen, 2000; Väänänen et al., 2016).

Второй предпосылкой образования городской популяции стали искусственные водоемы и иловые площадки на очистных сооружениях юго-востока Москвы (Авилова, Чичев, 1997). В 1980-х годах там сформировалось крупное поселение озерных чаек, достигавшее численности в 15 тысяч пар (Попова-Бондаренко, 1986; Еремкин, 1997; Зубакин, 2018). На иловых площадках Люблинской

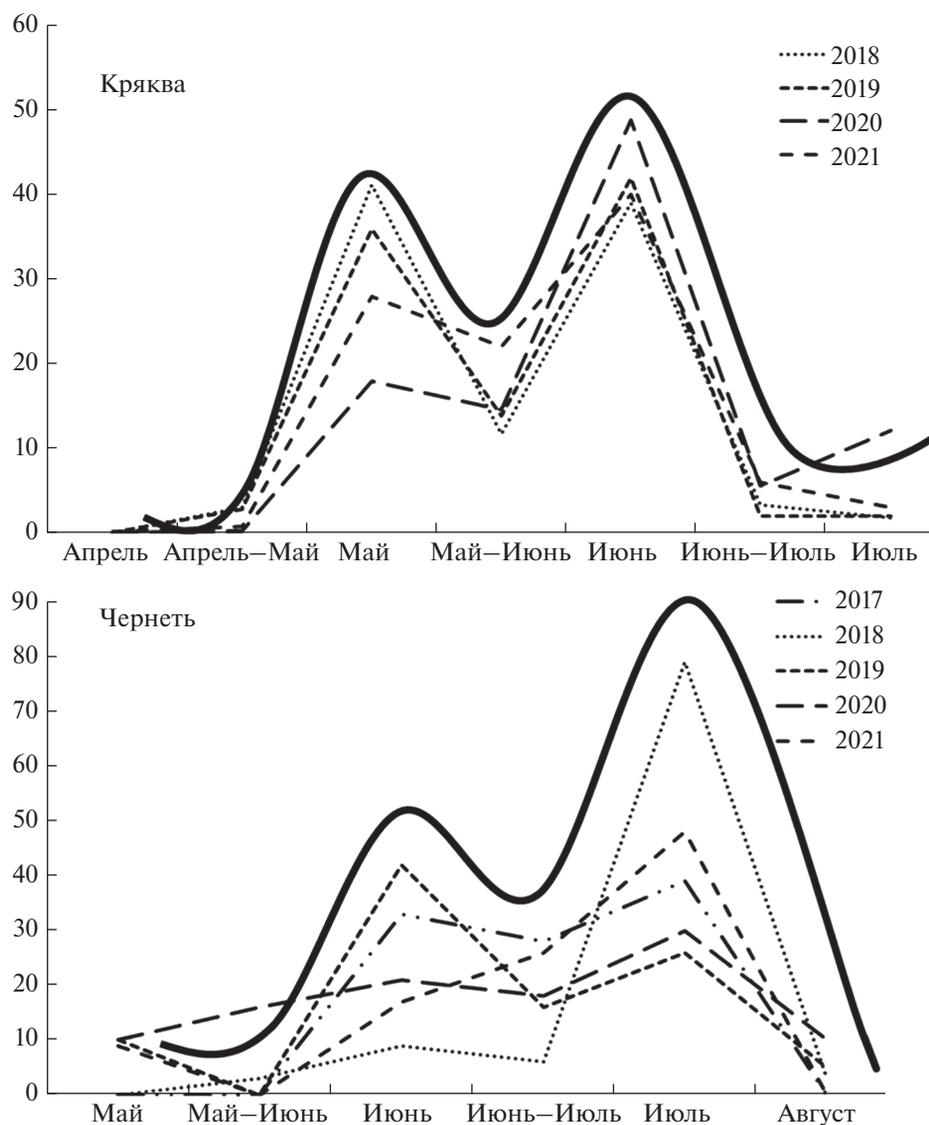


Рис. 6. Динамика вылупления птенцов кряквы и хохлатой чернети.

станции аэрации рядом с озерными чайками размножалось от 20 до 50 пар хохлатых чернетей (Еремкин, 1997). Они стали активно расселяться по городу в конце 1990-х после начала реализации решения о ликвидации очистной станции и строительстве на ее месте жилого района Марьино (рис. 7). Динамика пространственного распределения определялась на ранних этапах распределением колоний озерных чаек. Одним из следствий уничтожения колоний на старом месте стало образование рассеянных по городу новых, более мелких группировок, рядом с которыми и появлялись выводки чернетей: в Мневниковской и Братеевской поймах, на Большом Крылатском карьере, на р. Пустая Наверашка, на Косинских озерах и в других местах (рис. 1). Затем чернети стали занимать и другие водоемы, где чайки от-

существовали (Кузиков, 2020). Наличие колоний чаек оказалось для чернетей не столь необходимым условием, как для красноголовых нырков, более тесно привязанных в Москве к поселениям чаек (Авилова и др., 2018).

В динамике численности и сроках основных явлений годового цикла у трех исследованных видов (хохлатая чернеть, гоголь и кряква) выявляются как сходные особенности, так и различия.

Средняя зимняя и летняя численность хохлатых чернетей (111–112 птиц) на городских водоемах не различаются. У кряквы средняя зимняя превосходит среднюю летнюю в 5.4 раза, а у гоголя — в 12.5 раз. Группировки чернетей, в отличие от двух других видов, компактные и размещены на реке локально скоплениями до 80 птиц, в основном недалеко от центра. За пределами города

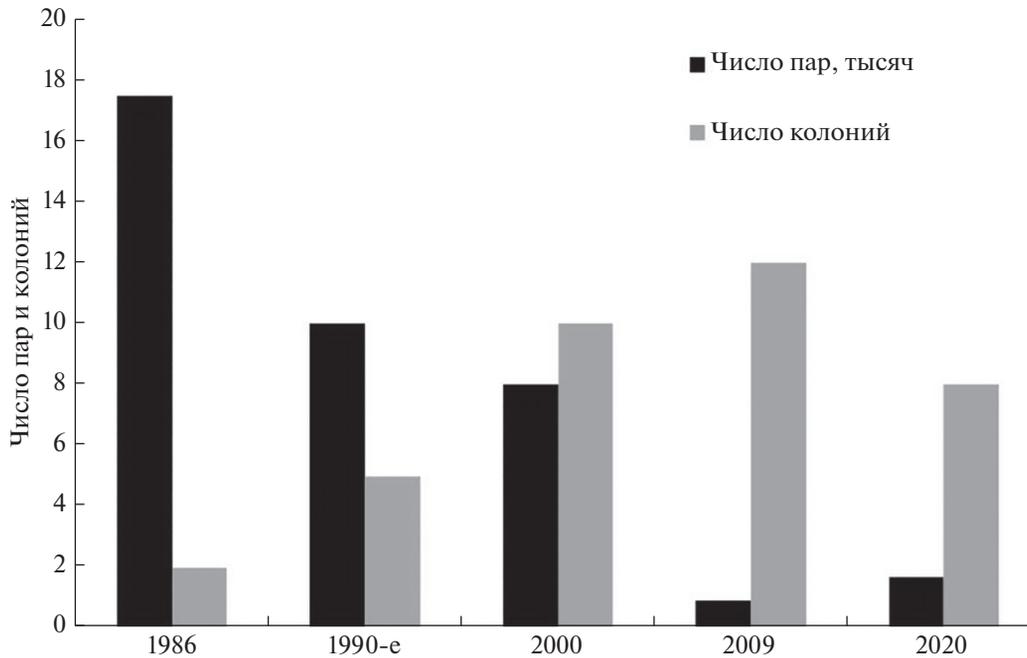


Рис. 7. Примерная численность и структура населения озерных чаек в Москве за период 1986–2020 гг. (с привлечением данных В.А. Зубакина, Г.С. Еремкина и И.М. Панфиловой).

зимует 4–19 чернетей, в то время как у гоголя суммарно в среднем 500–700 птиц, у кряквы – 1760 птиц. Тем не менее, численность зимующих в границах города чернетей так же, как гоголей и крякв, увеличивается с сокращением морозного периода и с ростом среднесуточных позднесенних температур. Влияния североатлантического колебания не выявлено, хотя численность гнездящихся уток зависит от этого явления на территории Западной Сибири (Михантьев, Селиванова, 2018).

Увеличение числа гнездящихся самок в годы с ранним наступлением весны у кряквы достигало 40%, а у гоголя было статистически незначимо. У чернети этот показатель почти значимо возрастал на 2–3%. Рост говорит об улучшении условий размножения при раннем наступлении устойчивого потепления, но он труднее улавливается при небольших объемах выборки. Об этом свидетельствуют и значимо более высокая численность самок на водоемах в годы с ранней весной, и некоторое увеличение размера выводка. Таким образом, упорядоченность сроков размножения относительно срока наступления устойчивой теплой погоды и увеличение продуктивности при раннем наступлении весны отчетливо проявляются у чернети, кряквы и гоголя (Авилова, 2016, 2019). Очевидно, это характеризует общую адаптацию к географическим и климатическим характеристикам местности (Ларионов, 1953, 1956, 1959) и связано не только с ее широтой, но и с ходом температур конкретного сезона в месте гнездования. Упорядоченность становится особенно заметной в ходе

изменения климата и увеличения частоты наступления ранних весен. Несмотря на сокращение морозного периода, городские чернети ни разу за 24 сезона не приступали к кладке до перехода температуры через 0°C или одновременно, что связано, по-видимому, с типом гнездования чернети, которая, в отличие от кряквы и особенно гоголя, реже занимает дупла, домики и другие укрытия. В Московской обл. хохлатая чернеть, как и кряква, приступает к кладке позднее, чем в Москве, с 12 мая по 1 июня (Птушенко, Иноземцев, 1968). Общая продолжительность сезона гнездования у чернети, как и у кряквы, удлиняется с ростом числа гнездящихся самок ($r_s = 0.40$, $p < 0.07$, $n = 24$), чего не отмечено в популяции гоголя. Более раннему гнездованию чернети, как и кряквы, способствует увеличение числа зимующих птиц ($r_s = 0.43$, $p < 0.05$, $n = 24$).

Сезон откладки яиц у хохлатой чернети короче, чем у кряквы ($Z = -5.21$, $p < 0.01$, $n = 24$), но длиннее, чем у гоголя ($Z = 2.1$, $p < 0.05$, $n = 24$). В Великобритании сезон по продолжительности не отличался от сезона в Москве (Hill, 1984), а на Байкале в стабильных условиях был значительно короче и без ярко выраженных пиков (Пыжьянов, Березовская, 2013). Первый условный “пик” авторы относят к первичным кладкам, а второй “пик” – к компенсаторным и поздним первичным. В Москве, где условия далеки от стабильных, пики размножения выражены в разные годы по-разному, часто с преобладанием второго пика

в сезоне. Очевидно, это связано с частой потерей гнезд и кладок. Вылупление утят у кряквы происходит в основном в мае и июне, у чернети — в июне и в июле (рис. 6). У гоголя вылупление птенцов происходит преимущественно в мае. Это усиливает конкуренцию выводков на плотно заселенных городских водоемах, так как чернети приводят утят на пруды, уже занятые выводками других видов. Размер выводка у чернети, как и у гоголя, не изменяется в зависимости от числа самок, что ярко проявляется у кряквы, но соотношение молодых и взрослых птиц уменьшается как в течение всего периода наблюдений, так и в годы более высокой летней численностью самок.

Выявленные особенности позволяют говорить о возможной оседлости городской популяции хохлатой чернети: сходство размеров зимней и летней группировки, локальное размещение зимних скоплений, отличное от других водоплавающих. Определенное значение в этом имело создание летней группы в Московском зоопарке. Для подтверждения оседлости необходимо располагать данными мечения, которых пока нет. Часть особей размножается в зоопарке и пополняет городскую группировку (Остапенко, Виноградов, 1984; Остапенко и др., 1989; Авилова и др., 2007). Летом 2021 г. в зоопарке гнездились минимум две самки, осенью и весной собирались стаи по 20 птиц (И. Сметанин, личное сообщение).

Более раннее гнездование при более высокой зимней численности, увеличение продолжительности сезона размножения и сокращение соотношения молодые/взрослые с ростом числа самок могут быть интерпретированы как адаптации, компенсирующие потери кладок и выводков, которые неизбежны в городе с постоянным фактором беспокойства. Такие адаптации отчетливо выражены в городской популяции кряквы (Авилова, 2016). Это признаки прогрессирующей интеграции группировки в городскую среду обитания.

В 2000–2010 гг. выделилось около 30 мест регулярного гнездования чернетей в Москве (Авилова, Самойлов, 2011). В дальнейшем большинство их сохранилось (Голицынский пруд в ЦПКиО, пруды в Покровском-Стрешневе, Большой Крылатский карьер и др.), хотя используются эти участки не ежегодно. Чернеть нерегулярно гнездится также на Большом Садовом пруду МСХА, на Москве-реке выше и ниже Строгинского моста, на прудах р. Наверашка, на оз. Бездонное в Серебряном бору, на Андреевских прудах Воробьевых гор. К 2009 г. численность восстановилась практически до уровня 1980–1990-х годов. Главной причиной постепенного последующего ее снижения стало, по нашему мнению, увеличение антропогенной нагрузки в связи с масштабным благоустройством природных территорий и повсеместная экспансия кряквы (Авилова, 2016,

2018), с которой чернети трудно конкурировать, особенно при сокращении площади местообитаний в результате благоустройства. Обилие лодок и катамаранов на прудах приводит к постоянному беспокойству гнездящихся водоплавающих птиц, к перемешиванию и гибели выводков.

Филопатрия, которая у самок гусеобразных выражена сильнее, чем у самцов (Savard, 1985), хорошо проявляется у репродуктивно успешных птиц в стабильных местообитаниях (Соколов, 1991). У самок хохлатой чернети в природе отмечен рост числа возвратов к месту гнездования после удачного сезона размножения (Михельсон и др., 1986; Blums et al., 2002). Сокращение числа гнездящихся самок после неудачных попыток гнездования ведет к ослаблению филопатрии и росту дисперсии, к нарушению устойчивости популяции. Изменение численности и размещения колоний озерных чаек в Москве (Зубакин, 2018) также играет свою роль. Высокая уязвимость гнездящихся птиц и низкий успех размножения даже при удачном гнездовании не дают полной уверенности в дальнейшем благополучии популяции.

Хохлатая чернеть внесена в Красную книгу Москвы (Авилова, Самойлов, 2011) как уязвимый вид и в Приложение 1 Красной книги Московской области (2018) как популяция, нуждающаяся в постоянном контроле и наблюдении. Следует принять во внимание рекомендации международной группы ученых по сохранению условий обитания колоний озерных чаек в ходе реабилитации существующих и создания новых водоемов (Kauppinen, 2012; Väänänen et al., 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главными источниками формирования городской популяции хохлатой чернети в Московском регионе стали искусственные местообитания — пруды рыбопроизводных хозяйств и полигоны депонирования осадка сточных вод.

Динамика пространственного распределения гнездящихся хохлатых чернетей в мегаполисе определялась на ранних этапах распределением колоний озерных чаек, с которыми они образовывали совместные поселения, впоследствии такая зависимость ослабла.

В гнездовых группировках чернети, как и двух других видов гусеобразных Москвы, выявляется упорядоченность сроков начала гнездования относительно сроков весеннего потепления, вслед за которым следует вскрытие водоемов, но не проявляются отрицательные последствия зимних погодных аномалий, которые стали ключевыми по отношению к городской группировке гоголя.

В немногочисленной городской популяции хохлатой чернети не столь выражены те компен-

саторные и регуляторные явления, которые обнаружены в более крупной и стабильной популяции кряквы: удлинение периода размножения, более раннее начало кладки, уменьшение успеха размножения с ростом числа самок. Тем не менее, их слабые проявления свидетельствуют о постепенной интеграции хохлатой чернети в городскую среду обитания при сохранении подходящих биотопов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен В.А. Зубакину, Г.С. Еремкину и И.М. Панфиловой за консультации по численности и размещению колоний чайковых птиц. Благодарю сотрудников Метеорологической обсерватории МГУ за предоставленные метеоданные, сотрудников Московского зоопарка за ценную информацию, а также всех наблюдателей, участвовавших в мониторинге, за сбор полевых данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авилова К.В.*, 2016. Жизненный цикл и динамика численности городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*) в Москве // Зоологический журнал. Т. 95. № 12. С. 1427–1440.
- Авилова К.В.*, 2018. Структура и долговременная динамика зимнего населения кряквы (*Anas platyrhynchos*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 309–320.
- Авилова К.В.*, 2019. Структура и динамика численности городской популяции гоголя (*Vicophala clangula*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 1–13.
- Авилова К.В., Поповкина А.Б., Сметанин И.С.*, 2007. Роль Московского зоопарка в поддержании городской группировки гусеобразных птиц // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 21–30.
- Авилова К.В., Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Лыков Е.Л., Панфилова И.М.*, 2018. Пути освоения водоплавающими птицами городской среды обитания // Актуальные проблемы охраны птиц. Материалы Всероссийской науч.-практ. конференции, посвященной 25-летию Союза охраны птиц России (Москва, 10–11 февраля 2018 г.). Отв. ред. А.В. Салтыков. Москва. Махачкала: АЛЕФ (ИП Овчинников). С. 170–176.
- Авилова К.В., Самойлов Б.Л.*, 2011. Хохлатая чернеть // Красная Книга города Москвы. 2-е издание. Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М.: Изд-во Департамента природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы. С. 126–128.
- Авилова К.В., Чичёв А.В.*, 1997. Сукцессионные смены растительных сообществ и группировок птиц полигона депонирования осадка сточных вод Москвы // Бюллетень МОИП, отд. биол. Т. 102. Вып. 3. С. 34–38.
- Артёмьев А.В.*, 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 268 с.
- Благосклонов К.Н.*, 1967. Птицы города Москвы // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направленное преобразование. М.: Изд-во МГУ. С. 79–82.
- Глушенков О.В.*, 1997. Формирование орнитоценозов околородных и водоплавающих птиц в пригородных зонах // Птицы техногенных водоемов Центральной России. М.: Изд-во МГУ. С. 86–99.
- Еремкин Г.С.*, 1997. Очерк орнитологической фауны Люблинских полей фильтрации // Птицы техногенных водоемов Центральной России. М.: Изд-во МГУ. С. 7–24.
- Зубакин В.А.*, 2018. Урбанизированная популяция озерных чаек города Москвы и ближнего Подмосковья: история и закономерности формирования пространственной структуры // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения Г.П. Дементьева. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 169–175.
- Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Бащинская С.В., Бондарева Н.А., Варламов А.Е. и др.*, 2016. Результаты учета зимующих водоплавающих и околородных птиц на реках Москве и Оке в столице и Подмосковье в сезон 2015/2016 гг. // Московка. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 23. С. 9–27.
- Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Бащинская С.В., Бондарева Н.А., Воронов Д.А. и др.*, 2017. Итоги учета зимующих водоплавающих и околородных птиц на реках Москве и Оке в столице и Подмосковье в сезон 2016/2017 гг. // Московка. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 26. С. 13–32.
- Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Бащинская С.В., Бондарева Н.А., Варламов А.Е. и др.*, 2018. Водоплавающие и околородные птицы, зимовавшие на реках Москве и Оке в столице и Подмосковье в сезон 2017/2018 гг. // Московка. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 27. С. 10–36.
- Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Бащинская С.В., Бондарева Н.А., Варламов А.Е. и др.*, 2019. Итоги учета зимующих водоплавающих и околородных птиц на реках Москве и Оке в столице и Подмосковье в сезон 2018/2019 гг. // Московка. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 30. С. 12–28.
- Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Бащинская С.В., Бондарева Н.А., Воронов Д.А. и др.*, 2020. Численность зимующих водоплавающих и околородных птиц на реках Москве и Оке в Московском регионе в сезон 2019/2020 гг. // Московка. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 31. С. 13–36.
- Зубакин В.А., Шведко М.А., Еремкин Г.С., Антоновский Т.Р., Бащинская С.В. и др.*, 2021. Результаты учета водоплавающих и околородных птиц на реках Москве и Оке в столице и Подмосковье в сезон 2020/2021 гг. // Московка. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 33. С. 9–33.
- Исаков Ю.А., Птушенко Е.С.*, 1952. Хохлатая чернеть // Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Советская наука. С. 497–506.
- Красная книга Московской области, 2018. Отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.Б. Никитский, А.В. Свиридов. Изд. 3-е, перераб. и доп. Московская обл.: Верховье. 810 с.

- Кривенко В.Г., Виноградов В.Г., 2008. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: Наука. 588 с.
- Кудрявцев С.М., 1967. Утки Московского зоопарка, живущие на полной свободе // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направленное преобразование. М.: Изд-во МГУ. С. 86–89.
- Кузиков И.В., 2020. Водоплавающие и околводные птицы Большого Строгинского залива Москвы-реки и его окрестностей // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1915. С. 1839–1869.
- Ларионов В.Ф., 1953. Географическая изменчивость размножения кряквы // Перелеты птиц в европейской части СССР. Рига. С. 155–171.
- Ларионов В.Ф., 1956. О годовых колебаниях в сроках размножения кряквы // Зоологический журнал. Т. 35. № 1. С. 89–95.
- Ларионов В.Ф., 1959. Соотношение времени прилета и размножения кряквы // Орнитология. № 2. С. 32–34.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Хохлатая чернеть // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 1. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 100–104.
- Михантьев А.И., Селиванова М.А., 2018. Связь динамики численности гнездящихся на юге Западной Сибири уток с глобальными климатическими колебаниями // Первый Всероссийский орнитологический конгресс. Тезисы докладов. Тверь. С. 224–225.
- Михельсон Х.А., Меднис А.А., Блум П.Н., 1977. Изучение демографии гнездовых популяций методом кольцевания // Методы изучения миграций птиц. Материалы Всесоюзной школы-семинара. М. С. 46–61.
- Михельсон Х.А., Меднис А.А., Блум П.Н., 1986. Популяционная экология мигрирующих уток Латвии. Ред. Виксне Я.А.. Рига: Зинатне. 111 с.
- Мищенко А.Л., 1983. Значение рыбообразных прудов для сохранения орнитофауны в условиях антропогенного ландшафта Московской области // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 83. № 4. С. 15–25.
- Морозов Н.С., Худяков В.В., Панфилова И.М., 2016. Рябинник *Turdus pilaris* в большом городе: особенности размножения и репродуктивные потери из-за хищников // Русский орнитологический журнал. Т. 25. № 1267. С. 1114–1115.
- Нестеров Е.С., 2013. Североатлантическое колебание: атмосфера и океан. М.: Триада-лтд. 144 с.
- Онно С., 1974. Время гнездования у водоплавающих и прибрежных птиц в Матсалуском заповеднике (Эстонская ССР) // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. № 8. Тарту: Изд. АН ЭССР. С. 107–155.
- Остапенко В.А., Виноградов С.И., 1984. Состояние и перспективы работы Московского зоопарка по обогащению фауны Москвы некоторыми видами гусеобразных // Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. Тезисы Всесоюзного семинара 20–23 октября 1984 г. С. 303–305.
- Остапенко В.А., Виноградов С.И., Березина М.Ф., Курилович Л.Я., 1989. Свободноживущие утки Московского зоопарка // Экология и охрана диких животных. Межвузовский сборник научных трудов. Госагропром СССР. МВА им. К.И. Скрябина. М. С. 39–48.
- Попова-Бондаренко Е.Д., 1986. Гнездование чайковых птиц в Москве // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы IX Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. Л. С. 161–162.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А., 1968. Хохлатая чернеть // Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. С. 84–85.
- Пыжьянов С.В., Березовская А.О., 2010. Особенности гнездовой биологии хохлатой чернети *Aythya fuligula* L., 1758 в стабильных условиях среды // Байкальский зоологический журнал. № 4. С. 56–64.
- Садоков В.П., Козельцева В.Ф., Кузнецова Н.Н., 2012. Определение весенних дат устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через 0°, +5°C, их прогноз и оценка // Труды гидрометеорологического НИЦ РФ. Под. ред. Докт. физ.-мат. наук М.А. Толстых. Вып. 348. С. 144–152.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230. Л. ПО-3 Ленуприздата. 232 с.
- Соколов Л.В., 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Изд-во ТЭССА. 344 с.
- Суханова О.В., 2005. Тенденции динамики численности уток на рыбообразных прудах в изменившихся социально-экономических условиях // Гусеобразные птицы Северной Евразии. Тез. докл. 3-го Международ. симп. СПб.: 251–252.
- Суханова О.В., Мищенко А.Л., 2008. Тенденции динамики численности уток на рыбообразных прудах в изменившихся социально-экономических условиях // Казарка: бюллетень Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии, 11-2. С. 115–123.
- Схилтхёйзен М., 2021. Дарвин в городе: как эволюция продолжается в городских джунглях. М.: ЭКСМО. 352 с.
- Формозов А.Н., 1981. Взаимоотношения водоплавающей дичи, чаек, куликов и некоторых хищников на гнездовьях в открытых ландшафтах СССР // Проблемы экологии и географии животных. М.: Наука. С. 312–318.
- Фридман В.С., Еремкин Г.С., 2009. Урбанизация “диких” видов птиц в контексте эволюции урбандшафта. М.: Книжный дом ЛИБРОКОМ. 240 с.
- Холопцев А.В., Астафьева Д.А., Никифорова М.П., 2015. Атмосферная циркуляция в северном полушарии и североатлантическое колебание // Scientific Journal “ScienceRise”. № 8/1 (13). С. 37–46.
- Baratti M., Baccetti N., Cordaro M., Mori A., Dessi-Fulgheri F., 2015. Investigating the puzzling genetic structure of mallard populations (*Anas platyrhynchos* L.) in Italy // European journal of wildlife research. V. 1. № 1. P. 81–89.
- Blums P., Nichols J., Hines J., Mednis A., 2002. Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks // Journal of Animal Ecology. V. 71. № 3. P. 438–450.
- Gollop J.B., Marshall W.H., 1954. A guide to aging duck broods in the field // Mississippi Flyway Council Tech-

- nical Section. Northern Prairie Wildlife Research Center Online. [Электронный ресурс] URL: <http://www.npwrc.usgs.gov/resource/birds/ageduck/index.htm> (Version 14NOV97).
- Guillemain M., Poysa H., Fox A.D., Arzel C., Dessborn L. et al., 2013. Effects of climate change on European ducks: what we know and what do we need to know? // *Wildlife Biology*. V. 19. P. 404–419.
- Gunnarson G., Waldenstrom J., Fransson T., 2012. Direct and indirect effects of winter harshness on the survival of Mallards *Anas platyrhynchos* in northwest Europe // *Ibis*. V. 154. № 2. P. 307–317.
- Hill D.A., 1984. Laying date, clutch size and egg size of the Mallard *Anas platyrhynchos* and Tufted Duck *Aythya fuligula* // *Ibis*. V. 126. № 4. P. 484–495.
- Johnson M.T., Munshi-South J., 2017. Evolution of life in urban environments // *Science*. V. 358. P. 607–618.
- Kauppinen J., 2012. Pochard and tufted duck in Central Finland – from winners to losers // *Suomen Riista*. V. 58. P. 42–49. (In Finnish with English summary)
- Kelcey J.G., Rheinwald G. (eds), 2005. *Birds in European Cities*. St. Katharinen. Ginster Verlag. 486 p.
- Lehikoinen A., Jaatinen K., Vahatalo A.V., Clausen P., Crowe O. et al., 2013. Rapid climate driven shifts in wintering distributions of three common waterbird species // *Global change biology*. V. 19. № 7. P. 2071–2081.
- Liordos V., Lauder A.W., 2015. Factors Affecting Nest Success of Tufted Ducks (*Aythya fuligula*) Nesting in Association with Black-Headed Gulls (*Larus ridibundus*) at Loch Leven, Scotland // *Waterbirds*. V. 38. № 2. P. 208–213.
- Minias P., Włodarczyk R., Minias A., Dziadek J., 2017. How birds colonize cities: genetic evidence from a common waterbird, the Eurasian coot // *Avian biology*. V. 48. № 8. P. 1095–1103.
- Oja H., Pöysä H., 2007. Spring phenology, latitude, and the timing of breeding in two migratory ducks: implications of climate change impacts // *Annales Zoologici Fennici*. V. 44. P. 475–485.
- Pirkola M.K., Högmänder J., 1974. Sorsapoikueiden iänmäärittäminen [The age determination of duck broods in the field] // *Suomen Riista*. V. 25. P. 50–55. [In Finnish with English summary]. Цит по: Oja, Pöysä, 2007.
- Savard J.-P.L., 1985. Evidence of long-term pair bonds in barrow's goldeneye (*Bucephala islandica*) // *Auk*. V. 102. № 2. P. 389–391.
- Švažas S., Dagys M., Sydelis R., Raudonikis L., 2001. Changes in numbers and distribution of wintering waterfowl populations in Lithuania in the 20th century // *Acta Zoologica Lituanica*. V. 11. № 3. P. 243–254.
- Väänänen V.M., 2000. Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test // *Journal of Avian Biology*. V. 31. № 1. P. 31–35.
- Väänänen V.M., Pöysä H., Runko P., 2016. Nest and brood stage association between ducks and small colonial gulls in boreal wetlands // *Ornis Fennica*. T. 93. № 1. P. 47–54.
- Van Dongen W.F.D., Robinson R.W., Weston M.A., Mulder R.A., Guay P.J., 2015. Variation at the DRD4 locus is associated with wariness and local site selection in urban black swans // *Evolutionary Biology*. V. 15. P. 253–263.
- Viksne J., Švažas S., Czajkowski A., Janaus M., Mischenko A. et al., 2010. Atlas of Duck population in Eastern Europe. Vilnius: “Akstis”. 199 p.

THE STRUCTURE AND NUMBERS DYNAMICS OF THE URBAN TUFTED DUCK (*AYTHYA FULIGULA*, ANSERIFORMES, ANATIDAE) POPULATION IN MOSCOW CITY

K. V. Avilova*

Biological Faculty, Lomonosov State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: wildlife@inbox.ru

From 1985–2021 in winters and from 1998–2021 in summers, the numbers and structure of the urban population of Tufted Duck (*Aythya fuligula*) were studied in Moscow City. Wintering birds and females with ducklings were counted at 150 ponds and 23 rivers of the city. Based on the age of the ducklings, the date of the onset of egg-laying by females was calculated. The size of the wintering group grew significantly, exceeding 300 birds by 2014. The increased numbers, like those of the Mallard and the Goldeneye, correlated with local climatic indices such as the length of the frosty period and the mean daily air temperature in November and December, but failed to correlate with the global Index of the North Atlantic Oscillation. The similarity of the Tufted Duck, Goldeneye and Mallard breeding cycles lied in ordering the onset of egg-laying to the transition of the average daily air temperature over 0°C. The earlier the positive temperatures established, and ice melted, the more time the females had for getting prepared for egg-laying. The dynamics of the spatial distribution of nesting Tufted Ducks in Moscow City at the early stages was determined by the distribution of Black-headed Gull colonies; although this dependence weakened later on. The numbers of nesting Tufted Ducks grew from 1998 to 2009 to 45 broods, but then they decreased to 19–22. Negative consequences for the local population were primarily associated first with the reduction of Black-headed Gull colonies, with which they formed joint settlements, and with habitats decreasing in area thereafter.

Keywords: Tufted Duck, *Aythya fuligula*, urban group, abundance

УДК 637.4:598.241

ИНТЕРВАЛЫ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПОВОРАЧИВАНИЯ ЯИЦ В КЛАДКАХ СТЕРХА (*LEUCOGERANUS LEUCOGERANUS*, GRUIDAE) В ЯКУТИИ

© 2022 г. С. М. Слепцов^а, *, М. В. Владимирцева^а, **

^аИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН,
Пр. Ленина, 41, Якутск, 677000 Россия

*e-mail: ornitter@hotmail.com

**e-mail: sib-ykt@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2021 г.

После доработки 06.05.2022 г.

Принята к публикации 07.05.2022 г.

Представлены результаты наблюдений за процессом насиживания кладок у четырех пар стерха (*Leucogeranus leucogeranus*). Территория исследований относится к индигирскому очагу повышенной плотности размножения восточносибирской популяции вида, гнездящейся между реками Яна и Колыма на северо-востоке Якутии. Исследования проведены методом непрерывных прямых наблюдений, в течение нескольких часов. Проанализировано 4612 мин действий, связанных с насиживанием кладки. Подробно описан процесс поворачивания яиц. Согласно данным наблюдений продолжительность поворачиваний яиц зависит от их числа в кладке (одного или двух). Результаты исследований получены в природных условиях при полном отсутствии фактора антропогенного беспокойства. Изучен процесс, полностью соответствующий естественному. Установлено, что определить число яиц в кладке можно с высокой точностью, измеряя отрезки времени, затрачиваемого на поворачивание яиц.

Ключевые слова: стерх, гнездование, поворачивание яиц, смена партнеров на гнезде, насиживание

DOI: 10.31857/S0044513422110113

Стерх (*Leucogeranus leucogeranus* (Pallas 1773)) внесен в Красный список МСОП, Красную книгу Российской Федерации и Красную книгу Республики Саха-Якутия. Любые сведения о его гнездовой биологии представляют большой интерес, в том числе для контроля поведения за размножающимися парами в зоопарках и питомниках.

В работе представлены наблюдения за процессом насиживания кладок у четырех пар стерха, подробно описаны интервалы и продолжительность поворачивания яиц. Детальные наблюдения за поворачиванием яиц позволяют дистанционно определять их число в кладке. Исследования проведены при полном отсутствии фактора антропогенного беспокойства, т.е. представлен процесс, соответствующий естественному.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы собраны в местах размножения стерха восточносибирской популяции, в низовьях р. Индигирка, на левобережье р. Елонь, левого притока р. Индигирка в 2004, 2005 (Владимирцева, Слепцов, 2009), 2011 и 2013 гг. Наблюде-

ния за гнездовыми парами проводили вблизи оз. Джюкарское, где расположен научный стационар (70°56'45.17" с.ш., 148°00'48.61" в.д.). В качестве объектов наблюдения выбраны четыре ближайшие от стационара территориальные пары.

Нумерация пар, представленная в работе, соответствует последовательности обнаружения насиживающих птиц. Общая схема наблюдений заключалась в следующем: выбирались возвышенности, бугры вспучивания – гидролакколиты (булгуньяхи), или едомы – поднятия рельефа, в 2–3 км от гнезда стерхов. Когда погодные условия обеспечивали хорошую видимость, с выбранных точек проводили непрерывные наблюдения с использованием подзорных труб и биноклей.

Всего проведены 4612 мин (76 ч 52 мин) наблюдений за четырьмя гнездящимися парами стерха (табл. 1). Наблюдения проводили, в основном, только за гнездом, где присутствовала насиживающая птица. Записывали интервал между поворачиваниями яиц, продолжительность каждого поворачивания и другие аспекты гнездового поведения. За парой № 2 в 2005 г. наблюдали 24 ч в течение двух суток (3 периода по 8 ч непрерывно-

Таблица 1. Периоды наблюдений за насиживающими парами стерхов

Год	Номер пары	Дата июня	Время наблюдений	Продолжительность наблюдения, мин
2004	1	11	10:25–14:55	270
	1	14	21:22–02:12	290
2005	2	17	11:56–19:43	473
	2	18	05:48–12:00	348
	2	18, 19	19:49–05:45	836
	4	05	01:09–10:09	540
	1	05	10:12–14:40	268
2011	1	11	03:15–09:41	386
	3	17	20:37–21:32	55
	3	19	16:59–20:00	179
Всего				4612

го наблюдения). Прерванные из-за тумана наблюдения были продолжены на следующий день. В 2011 и 2013 годах наблюдения вели, в основном, за ненасиживающей птицей, для выяснения размеров кормового участка, поэтому из результатов этих наблюдений использованы только продолжительность поворачивания яиц во время смены партнеров. Наблюдения проводили только в солнечные, безветренные дни или в дни со слабым ветром. Вероятно, что в неблагоприятную погоду, во время сильного дождя с ветром или со снегом, интервалы между поворачиваниями и продолжительность поворачивания яиц должны различаться. Однако в такие дни проводить наблюдения с использованием подзорной трубы не представляется возможным. Всего во время наблюдений четырех пар измерена, при помощи секундомера, продолжительность каждого из 57 поворачиваний и 49 интервалов между поворачиваниями.

Главным условием наблюдений, из-за высокой степени осторожности стерхов, было исключение возможности обнаружения птицами наблюдателей.

Определение “ночного времени” суток в данной работе, учитывая условия полярного дня, относится к периоду с 22 до 6 ч, когда солнце расположено максимально низко по отношению к горизонту, температура воздуха может понижаться на 1–5°C и птицы проявляют наименьшую активность. Наиболее продолжительный сон у насиживающей птицы и стоящего поблизости партнера наблюдается с 1 до 4 ч. Соответственно, “дневным временем” условно назван период с 6 до 22 ч.

Опытным путем установлено оптимальное расстояние для наблюдений: 2.5–3.2 км. При приближении наблюдателя к птицам менее чем на 2.5 км некоторые пары замечали его, когда он находился на возвышении рельефа, и сразу сходили с гнезда; иногда пара прилетала и кружила над

местом, где был замечен человек. В таких случаях наблюдения немедленно прекращали. При этом ближайšie к стационару пары, находящиеся от него на расстоянии 5–7 км, реагировали на присутствие человека более спокойно, так как видели людей каждый день с момента прилета на свой гнездовой участок.

Кроме того, отмечены различия в проявлении реакций на появление человека у разных пар. Более осторожными оказались молодые птицы. Затруднения с различием подробностей поведения птиц отмечаются на расстоянии более трех километров до объекта, даже при использовании сильной оптики.

Следующим, после выбора точки наблюдения, важным фактором, играющим роль в получении качественных результатов, были погодные условия. Наиболее благоприятные условия создавались при безветренной и безоблачной погоде, что является редким явлением в тундре. Оптимальным для наблюдений было установлено 20–30-кратное увеличение подзорной трубы; увеличение большей степени использовалось редко. Бинокль с 10-кратным увеличением применяли, в основном, для поиска не насиживающего партнера и поиска объекта, который привлек внимание стерхов. Со второй декады июля, с наступлением теплых дней, в дневное время большие помехи для наблюдения создавал теплый воздух, который поднимался от земли и вызывал оптический эффект “муара”. После 20 июня появлялись комары, которые также мешали проводить наблюдения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наблюдений установлено, что самцы стерха различаются по участию в насиживании, участие также зависит от времени суток.

Таблица 2. Интервалы между поворачиваниями яиц

Год	Номер пары	Дата июня	Число поворачиваний	Интервал, мин
2004	1	11	5	32.2 ± 5.43
	1	14	5	39.8 ± 9.61
2005	4	05	11	49.9 ± 12.09
	1	05	5	38.2 ± 10.70
	2	17–19	18	50.8 ± 4.67
2011	3	11	5	66.8 ± 11.80

Примечание. Для параметра Интервал указаны $X \pm SE$, где X – среднее, SE – стандартная ошибка.

Старые птицы обоих полов (наблюдаемые на гнездовом участке более 15 лет) более охотно участвуют в инкубации, чем молодые. У старых самцов отмечено стремление, особенно в ночное время, участвовать в насиживании яиц. Самцов отличали от самок по более крупному размеру и активным действиям по охране индивидуального участка. Неоднократно отмечали, как самец ночью подходил к гнезду и предпринимал осторожную попытку сменить самку, наклонялись над ней. Вероятно, при этом он издавал характерный звук, как это наблюдалось в условиях неволи (Антонюк, 2008). Как правило, самки в ночное время неохотно уступали место на гнезде. Один раз самец отошел на 50 м и симитировал прилет, хлопая крыльями, подбежал к гнезду, однако самка не поднялась с гнезда. У пары № 2 за 24 ч наблюдений плотность насиживания (Болотников и др., 1985) самца составила 31.6%, самки – 68.4% времени. Самец этой пары улетал кормиться на расстояние за пределы видимости наблюдателя и на периоды более трех часов, поэтому насиживала преимущественно самка. Эта пара заняла индивидуальный участок за год до начала данного исследования, т.е. мы наблюдали лишь второе гнездование в жизни пары.

У пары № 3 за 9 ч наблюдений плотность насиживания самца 26.3%, самки 73.7%. Наблюдения за этой парой пришлись на ночное время, когда, как правило, самка больше времени проводит на гнезде, что соответствует и результатам исследований в условиях неволи (Антонюк, 2009). У пары № 1 за 6 ч дневного времени 11 июня 2004 г. плотность насиживания самца 37.4%, самки 62.6% времени, кладку на продолжительное время они не оставляли. Два раза зарегистрировано вынужденное оставление гнезда при появлении песца (*Vulpes lagopus*) и восточносибирской чайки (*Larus vegae*). В течение одного из наблюдений партнер после смены на гнезде улетел на значительное расстояние, и в это время недалеко от гнезда появился песец; насиживающая птица поднялась с гнезда, полетела в направлении хищника и прогнала его. В другой раз, когда не насиживающий партнер полетел прогонять песца, с другой сторо-

ны к гнезду подлетела восточносибирская чайка, в результате чего насиживающая птица поднялась, взлетела и прогнала чайку. Гнездо осталось без присмотра 5 мин 26 с в первом случае и 6 мин 21 с – во втором. Интервал между поворачиваниями в среднем составляет у разных пар от 32.2 ± 5.43 ($n = 5$) до 66.8 ± 11.8 мин ($n = 5$) (табл. 2). Зависимость продолжительности интервалов между поворачиваниями от времени суток, индивидуальных характеристик птиц (пол, примерный возраст) и или погодных условий не установлена. Короткие интервалы, меньше 15 мин, представляют собой “доповорачивание” либо относятся к случаям, когда сменяющая птица прилетает или подходит к кладке, яйца в которой были повернуты недавно. “Доповорачивание” происходит, когда птица, повернув яйца, ложится, а через несколько минут встает и еще раз поворачивает яйца. Возможно, птица чувствует дискомфорт от положения яиц. Слишком короткие интервалы между поворачиваниями также отмечены в случаях, когда насиживающая птица покидала гнездо, чтобы прогнать песца или чайку. В таких случаях, вернувшись, она затрачивала на много меньше времени на собственно поворачивание кладки, чем обычно. Таким образом, яйца периодически поворачивают и птица во время насиживания, и сменяющий ее партнер, прежде чем приступить к насиживанию. Обычно насиживающая птица поворачивает яйца, когда партнер долго отсутствует. Сменяющая птица почти всегда поворачивает яйца. Лишь в одном из 57 поворачиваний (1.75%) наблюдали, как вставшая с гнезда птица начала поворачивать, а затем уступила место партнеру.

Смена партнеров во время насиживания происходит следующим образом: сменяющая птица подходит сзади. Насиживающая особь встает и почти сразу сходит с гнезда. Однажды насиживающая птица покинула гнездо уже при приближении летящего сменить ее партнера, который приземлился возле гнезда за время менее минуты после того, как взлетел с места кормления. Партнеры сменяли друг друга на гнезде через периоды от 41 мин до 2 ч 23 мин, что не противоречит соот-

Таблица 3. Продолжительность поворачивания яиц

Год	Номер пары	Дата июня	Число поворачиваний	Продолжительность, с
2004	1	14	3	43.5 ± 3.75 (39.1–51.0)
2005	2	17–19	22	57.5 ± 5.96 (14.5–104.3)
	4	05	11	49.9 ± 5.08 (29.0–78.8)
	1	05	6	39.6 ± 4.34 (25.7–54.2)
2011	1	11	6	24.6 ± 2.69 (14.2–33.3)
2013	1	06, 08, 13	9	26.6 ± 1.53 (19.4–35.9)

Примечание. Для параметра Продолжительность указаны $X \pm SE$ (lim), где X – среднее, SE – стандартная ошибка.

ветствующим данным о птицах, содержащихся в неволе (Антонюк, 2009). В 2004 г. смена партнеров на гнезде в завершающей фазе насиживания в дневные часы 14 июня происходила примерно через равные промежутки времени – в среднем через 33.7 мин.

Сменяющая птица сразу начинает поворачивать яйца, что соответствует и наблюдениям в условиях неволи (Антонюк, 2009), и после завершения акта садится на кладку. Процесс смены партнеров на гнезде обычно занимает, не учитывая время поворачивания, 5–7 с. Иногда через несколько секунд птица встает, затем вновь садится. Подобные поворачивания, совершаемые одной птицей с интервалом меньше 15 мин, в представленных данных объединены в одно. Иногда насиживающая птица, после поворачивания яиц, когда садится, меняет положение тела на 180°. Сменившаяся птица, в зависимости от времени суток, ведет себя по-разному, ночью иногда остается у гнезда, днем либо улетает, либо уходит пешком. Из 57 поворачиваний только в трех случаях насиживающая особь встала, начала переворачивать яйца, затем стала перебирать перья. В первом случае такое поворачивание заняло 4 мин 05 с, во втором – 3 мин 23 с, в третьем – 5 мин 10 с. Время, затраченное исключительно на поворачивание яиц, заняло, соответственно, 38.7 с, 52.6 с и 1 мин 06 с. Одна птица из этой пары оказалась в состоянии линьки. Лишь у этой особи среди всех, находящихся под наблюдением, отмечено перебирание перьев во время поворачивания яиц. Процесс поворачивания яиц занимает от 24.6 ± 2.69 до 57.5 ± 5.96 с у разных пар (табл. 3). Зависимость длительности поворачивания от пространственно-временных факторов (погодные условия, температура воздуха, сроки гнездования в годы наблюдений) и индивидуальных характеристик птиц не установлена. Не было выявлено и увеличения продолжительности интервалов в ночное время, что наблюдалось у стерхов в питомнике (Антонюк, 2009).

На основании данных о количестве яиц в проверенных кладках двух пар было подтверждено предположение о том, что продолжительность

поворачивания яиц в кладке зависит от их числа (одного или двух). У пары № 1 в 2004 г. было два яйца в кладке, в 2011 г. – одно, и средняя продолжительность поворачивания яиц в 2004 г. была в 1.7 раза больше, чем в 2011.

Таким образом, отрезок времени, затрачиваемого на действия по поворачиванию кладки, позволяет с достаточной точностью определить число яиц в кладке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту “Популяции и сообщества животных 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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонюк Э.В., 2008. Некоторые параметры насиживания у журавлей в неволе // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Рязань: С. 151–162.
- Антонюк Э.В., 2009. Репродуктивные особенности журавлей при их разведении в искусственно созданных условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский педагогический государственный университет. 28 с.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н., 1985. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР. 228 с.
- Владимирцева М.В., Слепцов С.М., 2009. Основные эволюционные аспекты стерха (*Grus leucogeranus*) и малого канадского журавля (*Grus canadensis canadensis*) в период насиживания кладки // Зоологический журнал. Т. 88. Вып. 2. С. 221–227.
- Красная книга Республики Саха (Якутия), 2019. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. М.: Наука. 270 с.

Красная книга Российской Федерации (животные), 2001. Гл. редкол.: В.И. Данилов-Данильян и др. РАН. М.: Астрель. 862 с.

IUCN, 2012. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. Available at www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria.

gories-and-criteria. МСОП, 2012. Руководство по применению критериев Красной книги МСОП на региональном и национальном уровнях: Версия 4.0. Гланд, Швейцария и Кембридж, Великобритания: МСОП. Доступно на сайте www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria

INTERVALS AND DURATION OF EGG ROTATION IN CLUTCHES OF THE SIBERIAN CRANE (*LEUCOGERANUS LEUCOGERANUS*, GRUIDAE) IN YAKUTIA

S. M. Sleptsov¹*, M. V. Vladimirtseva¹**

¹*Institute for the Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

**e-mail: ornitter@hotmail.com*

***e-mail: sib-ykt@mail.ru*

Results of observations of the incubation process in an eastern Siberian crane, the third endangered crane globally, population nesting between the Yana and Kolyma rivers, northeastern Yakutia, are presented as based on four pairs from the Indigirka center of higher breeding density. The studies were carried out using visual observations timed continuously for several hours. Altogether, 4612 min actions of breeding pairs related to clutch incubation were analyzed. The process of rotating the eggs by incubating cranes was described in detail. According to the observations, the duration of turning over the eggs depended on the number of eggs, either one or two per nest. The research results were obtained in natural conditions in the total absence of anthropogenic disturbance. The number of eggs in the nest was found to be detectable with high precision through timing their rotation per nest.

Keywords: behavior, breeding, timing, parent alternation, incubation

УДК 598.293.1

ФЕНОМЕН КОНЦЕНТРАЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ У ПТИЦ НА ПРИМЕРЕ ГАЛКИ (*CORVUS MONEDULA*, PASSERIFORMES, CORVIDAE) И ЕГО ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ

© 2022 г. Л. В. Маловичко^{a, *}, Е. А. Коблик^{b, **},
В. И. Глазко^{a, ***}, А. В. Матюхин^{c, ****}

^aРоссийский государственный аграрный университет – РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева,
Москва, 127550 Россия

^bНаучно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова,
Москва, 125009 Россия

^cИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

*e-mail: l-malovichko@yandex.ru

**e-mail: koblik@zmmu.msu.ru

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

****e-mail: amatyukhin53@mail.ru

Поступила в редакцию 12.05.2022 г.

После доработки 22.05.2022 г.

Принята к публикации 28.05.2022 г.

Выполнен анализ распространенности морфологических aberrаций в синантропных популяциях галок европейской части Российской Федерации. В восьми пунктах исследований выявлено 78 особей с аномалиями в строении клюва, которые, в свою очередь, ведут к aberrациям кормового поведения. Обнаружены индивидуумы, у которых отсутствуют ноги или пальцы, особи с алопечией, цветовыми aberrациями оперения (лейцизм и феомеланизм). В отдельных случаях наблюдали экzemпляр с проявлением двух и более аномалий. Птицы с такими аномалиями описаны из разных локалитетов. Больше всего носителей аномалий отмечено среди галок в г. Калуга. Предполагается, что распространенность таких дефектов может быть обусловлена рядом причин: инфицированием поевцивирусом, экотоксинами в конкретной местности или депрессией в замкнутых популяциях, вызванной инбридингом. Указанные варианты имеют одну общую черту – наличие угнетения иммунной системы, ассоциированное с экологическими условиями местообитаний птиц.

Ключевые слова: галка, *Corvus monedula*, дефекты клюва, Avian Keratin Disorder – АКД, aberrации окраски, комплексные аномалии, поевцивирус, экотоксины

DOI: 10.31857/S0044513422110083

Сведения о различных морфологических аномалиях у птиц в литературе и в электронных источниках хотя и многочисленны, но недостаточно систематизированы. У галок (*Corvus monedula*) чаще всего описывают гипертрофию клюва. Отмечают, что птицы с морфологическими дефектами вполне упитаны и социально адекватны (Рахимов, 2001; Резанов, 2007; Назин, 2018; Маловичко, 2019; Сотников и др., 2021). Накопление таких фактов представляет большой теоретический интерес.

В последние годы были задокументированы сотни случаев деформации клюва у десятков видов птиц на разных континентах (Zylberberg et al., 2018). Эта аномалия, распространяющаяся как на

рамфотеку, так и на костную основу клюва, получила название птичьего кератинового расстройство (Avian Keratin Disorder – АКД). У птиц, страдающих этим заболеванием, развиваются всевозможные деформации, характеризующиеся удлинением и искривлением надклювья и/или подклювья, с частой асимметрией и перекрещиванием вершин челюстей, а также другими выраженными дефектами клюва.

АКД был впервые отмечен у черношапочной гаички (*Poecile atricapillus*) на Аляске в конце 1990-х годов (Van Hemert et al., 2012), со средней распространенностью 6.5% среди взрослых птиц. Сходные деформации были задокументированы более чем у 40 видов птиц в Северной Аме-

рике и более чем у 30 видов в Великобритании (<http://www.bto.org/volunteersurveys/gbw/about/background/projects/bgbw/results/species>; Harrison, 2011; Craves, 1994). Такие деформации, по-видимому, особенно распространены у врановых, например у северо-западной вороны (*Corvus caurinus*) в Северной Америке и грача (*C. frugilegus*) в Великобритании. Отмечены они и у воробьиных, гнездящихся в дуплах, — канадского поползня (*Sitta canadensis*) в Северной Америке и лазоревки (*Cyanistes caeruleus*) в Великобритании (Van Nempt, Handel, 2010). Тем не менее до сих пор, несмотря на сходство ряда характеристик патологий, наблюдаемых у разных видов, остается неизвестным, существует ли общий фактор их развития (Zylberberg et al., 2021). В то же время, распространенность этой патологии вызывает особую озабоченность в связи с тем, что она может оказывать широкомасштабное и негативное воздействие на популяции птиц.

На основании данных ряда исследователей (Zylberberg et al., 2016, 2017 и др.), предполагается, что эту патологию, АКД, может вызывать один из вариантов пикорнавирусов, а именно поевцивирус А — единственный вид рода поевцивирусов (*Poecivirus*), входящих в семейство пикорнавирусов (*Picornavirus*). И хотя у носителей этой патологии достаточно часто обнаруживается инфицированность поевцивирусом, связь этой инфекции с деформациями клюва остается недостаточно доказанной. Деформации клюва могут способствовать различные факторы, включая загрязнение окружающей среды, дефицит питательных веществ, травмы и воздействие других инфекционных агентов (Tully et al., 2000).

Постановка достоверного диагноза, особенно в ветеринарии, — задача очень сложная. Очевидно, что неблагоприятные факторы окружающей среды могут подавлять функцию иммунной системы, и это может способствовать распространению различных инфекционных заболеваний. В пользу такого предположения свидетельствуют, в частности, данные о том, что птицы с АКД с повышенной частотой оказываются инфицированными не только поевцивирусом, но и другими патогенами (Wilkinson et al., 2016).

Для того чтобы определить факторы, которые могут влиять на распространение этого заболевания, необходимо дальнейшее накопление экспериментальных данных о распространенности АКД и об условиях обитания носителей этой патологии. Сбор таких данных для синантропных видов представляет особый интерес, поскольку можно ожидать, что повышенная частота встре-

чаемости птиц с АКД позволит получать информацию об относительном экологическом благополучии или неблагополучии их местообитаний. В этой связи в работе выполнены исследования встречаемости различных морфологических аберраций, в том числе АКД, у галок в разных локалитетах, в частности в отдельных районах г. Калуги.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Первые материалы по морфологическим дефектам клюва и конечностей, а также цветовым и прочим аберрациям оперения галок собраны в Калуге с 26 июня по 26 июля 2019 г. Повторные целенаправленные исследования проведены в 2020–2021 гг. в течение двух дней каждого месяца (суммарно 48 дней в течение 24 мес.) в микрорайоне Анненки на площади около 8 км². Учтены также встречи аномальных птиц в микрорайонах Куравской и на территории железнодорожного вокзала Калуги. Дополнительный материал был собран в других пунктах Калужской обл. — городах Боровск, 26.11.2021 (нависающее надклювье, лейцизм, деформация правой лапы), и Обнинск, 19.11.2021 (лейцизм, деформация правой лапы).

Город Калуга расположен на северо-западе Калужской обл. в пределах Смоленско-Московской возвышенности, в подзоне смешанных лесов лесной зоны. Рельеф сформирован холмистыми моренными равнинами; господствующие почвы — дерново-среднеподзолистые супесчаные или средне-суглинистые. Близлежащие водоемы микрорайона Анненки: р. Грязинка, оз. Резванское (недалеко от впадения р. Угры в р. Оку), р. Яченка, Яченское вдхр. (на юго-востоке за Калужским бором); к югу от трассы М-3 Украина (ул. Анненки) протекает р. Ока. Города Боровск и Обнинск находятся на р. Протве, в пределах Среднерусской возвышенности к северо-западу от Калуги, близ границы с Московской обл.

На исследуемой территории обитает около одной тысячи галок. Они гнездятся под крышами и в нишах многоэтажных домов. Кормятся на пищевых контейнерах (исследования проведены на пяти точках сбора мусора). Всего наблюдениями охвачены 8 пунктов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Под нашим наблюдением в Калуге с 2019 по 2021 гг. находилось 78 галок (*Corvus monedula*) с проявлением следующих видимых аномалий:

1. Гипертрофированность клюва (верхнечелюстной прогнатизм; нижнечелюстной прогна-

тизм и клестообразное перекрещивание надклювья и подклювья) (рис. 1);

2. Алопеция (облысение) (рис. 2);
3. Отсутствие или деформация конечностей (рис. 3);
4. Цветовые aberrации (лейцизм, феомеланизм) (рис. 4);
5. Проявление сразу двух и более аномалий (рис. 5).

В макрорайоне Анненки в 2019 г. встречено 12 галок с различными аномалиями; в 2020 г. — 32 и в 2021 г. — 34. При этом увеличение количества галок с АКД сопровождалось повышением количества особей с несколькими аномалиями. Поскольку мы использовали дистантные методы наблюдения, были зафиксированы лишь видимые аномалии, возможно, внутренними аномалиями разной этиологии обладали и внешне нормальные галки. Спектр и распространение аномальных признаков, выявленных визуальным методом, приведены в табл. 1 и на рис. 6.

Наиболее часто встречаются **деформации клюва**. Так, в 2019 г., трех галок с аномально гипертрофированными надклювьями (очень длинными, тонкими и загнутыми книзу) наблюдали в течение всего июля и в октябре у торговых киосков и на автостоянке. Нормальные галки, грачи (*Corvus frugilegus*) и сизые голуби (*Columba livia*) постоянно отгоняли аномальных галок, и те научились ловить бросаемые людьми кусочки хлеба на лету, после чего садились на дерево и съедали корм. Довольно часто они не успевали схватить кусочек хлеба: их опережали другие галки и голуби. Интересно отметить, что 3 октября 2019 г., очевидно, одна из этих галок кормилась на постоянном месте у ларьков на автостоянке, но клюв ее был уже сильно перекрещен, как у клеста. При гипертрофированной форме клюва взять пищевой объект обычным способом птице просто невозможно. Птица подбирала корм, наклоняя голову боком так, чтобы клюв, касаясь земли, оказывался параллельным поверхности субстрата (рис. 7). Следует признать, что для данной ситуации поведение птицы было вполне адаптивным. Более того, аномальные галки пытались активно отгонять от корма других галок и голубей. Брошенный кусочек хлеба галка придерживала на земле лапами и расклевывала его, как бы перемещая клювом под себя (рис. 8). Чаще всего она запивала корм водой из лужи или кошачьей мисочки, запрокинув голову (рис. 9).

Таким образом, для галок с деформированным клювом отмечены манипуляции трех типов: 1) подхватывание кормового объекта боковой

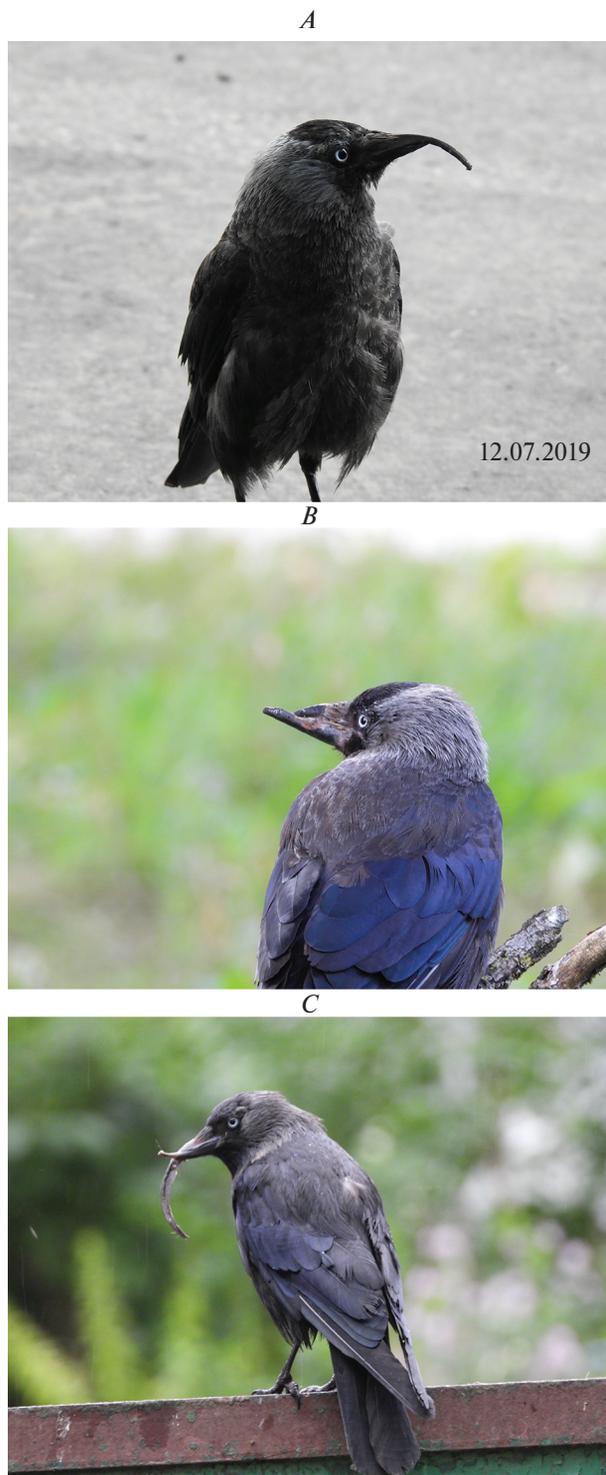


Рис. 1. Гипертрофированность клюва: А — верхнечелюстной прогнатизм, В — нижнечелюстной прогнатизм, С — клестообразное перекрещивание надклювья и подклювья.

стороной клюва, 2) перемещение корма “под себя” и 3) запивание водой. Как правило, галки с деформацией клюва очень плохо переносят снежные зимы. Они просто не могут поднять корм с



Рис. 2. Алопеция (облысение).

земли. Нам известно всего 4 случая успешной перезимовки галок с деформированным клювом.

Действия птиц, имеющих серьезные морфологические дефекты, в частности, рафотеки, могут выходить за пределы видоспецифического (стереотипного) поведения и могут быть оценены как aberrации поведения (Carothers, Balda, 1970).

В отечественных работах (Рахимов, 2001; Домбровский, 2007; Резанов, 2007; Маловичко, 2019) также приведена информация о галках с загнутым книзу надклювьем. Техника сбора с поверхности земли была сходной – боковой наклон головы и собирание корма боковой поверхностью клюва. Авторы также отмечают, что птицы с aberrацией клюва были вполне упитаны и социально адекватны.

Другим распространенным морфологическим дефектом является **отсутствие или деформация лапки и пальцев**. Галки с дефектной лапой или ла-

пами всегда держались обособленно. Им трудно балансировать на присаде; перемещались они, хромая или прыгая на одной ноге. Например, галка с отсутствующими правой цевкой встречалась ежедневно в течение июля и до октября. Перемещалась по земле прыжками с длительными остановками. При подкармливании ей редко доставался хлеб: опережали голуби и здоровые галки. Но если хлеб бросали непосредственно ей, то она подпрыгивала, ловила на лету и садилась на дерево, где и съедала корм. Такие птицы старались схватить кусочек хлеба или другой еды на мусорном контейнере и сразу взлететь на дерево. Выживаемость галок с деформированными лапками выше, чем с гипертрофированными клювами. Так, из трех галок с отсутствующими лапками две дожили до настоящего времени; из 11 галок с деформированными лапками одну зиму пережили четыре птицы, две зимы – три птицы.

A



B



Рис. 3. Отсутствие (*A*) или деформация (*B*) конечностей.

A*B*

Рис. 4. Цветовые aberrации (*A* – лейцизм, *B* – феомеланизм).

А



В



Рис. 5. Проявление сразу двух и более аномалий.

Еще одной аномалией этой популяции является **алопеция** (облысение). Таких галок было 6, их наблюдали в течение всего лета и сентября в стаях

с другими галками и голубями на всех мусорных контейнерах (каждая стая содержала одну-две птицы). Одна лысая галка часто прилетала на ав-

Таблица 1. Спектр признаков аномального строения и окраски оперения в популяции галки в микрорайоне Анненки г. Калуги (2019–2021 гг.)

Номер аномалии	Аномалия	Количество отмеченных особей	Доля от всех особей с аномалиями в этом районе, %
1	Нависающее надклювье	19	24.3
2	Лейцизм	12	15.4
3	Деформация лапки	11	14.2
4	Выдающееся вперед подклювье	8	10.2
5	Перекрест надклювья и подклювья	7	8.9
6	Алопеция	6	7.7
7	Отсутствие перьев на груди	4	5.2
8	Феомеланизм	4	5.2
9	Расщелина клюва	3	3.8
10	Отсутствие лапки	3	3.8
11	Выемка посередине подклювья	1	1.3
Всего		78	100

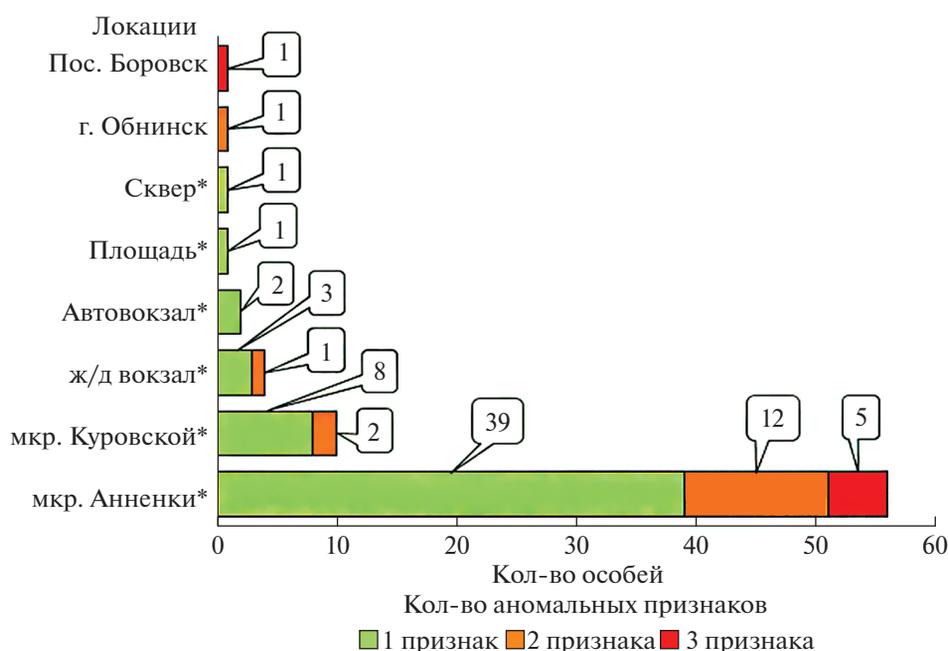
**Рис. 6.** Комбинированное проявление признаков аномального строения и окраски оперения в популяции галки в различных пунктах Калужской обл. (2019–2021 гг.) (* – в черте г. Калуга). В кружочке – количество особей.



Рис. 7. Перемещение объекта клювом под себя.

тостоянку, но держалась несколько обособленно от других птиц. Галки с аномалиями в теплое время года ничем (ни поведением, ни кормовыми приемами) не отличались от обычных особей. С наступлением холодов и выпадением снега мы их уже ни разу не отмечали, вероятно, они не выдерживают низких температур и погибают.

Среди галок распространены такие аномалии, как **цветовые aberrации** (Березовиков, 2018; Маловичко, Рахимов, 2018), проявление которых свойственно многим животным, но наиболее часто аномалии окраски встречаются у птиц, обитающих в городах и крупных населенных пунктах (Ильенко, 1976; Забелин, 1996; Савицкий, 2011; Караваев, 2013). В Казахстане Березовиковым (2009) с 1972 по 2007 год описано более десятка случаев частичного альбинизма среди врановых и скворцов. В плане локального феномена интересен уникальный случай концентрации aberrаций

окраски у нескольких видов птиц в поселке Шелкан в Ставропольском крае (Коблик и др., 2020). Мы отмечаем здесь ежегодно до 10–15 галок с цветовыми aberrациями – лейцизмом и феомеланизмом.

Все встреченные аномальные птицы посещали помойки, мгновенно расклеывая мешки “с продуктами”, особенно по утрам. Очевидно, что рассматриваемое инновационное поведение кормиться на мусорных контейнерах возникло у галок только в последние годы. Здесь стоит обратить особое внимание на тот факт, что при появлении человека с пакетом мусора у контейнера первыми подлетают голуби, затем галки. При появлении грачей или серых ворон все птицы разлетаются и только спустя несколько минут возвращаются голуби, а потом галки. Возможно, это связано с более длительной историей подкормки голубей.



12.07.2019

Рис. 8. Подхватывание объекта боковой стороной клюва.

Для всех рассмотренных случаев следует отметить, что летом при обилии корма поведение галок с морфологическими дефектами было вполне адекватным, даже птица с сильным дефектом клюва все же могла брать корм (рис. 8). Это позволяло таким птицам поддерживать нормальное состояние. Они были упитанны и с гладким оперением. При посещении этой территории поздней осенью и зимой мы не обнаружили ни галок с длинными изогнутыми клювами (за исключением одной), ни лысых галок. Возможно, они погибли во время похолодания из-за трудностей сбора корма.

В то же время, известно, что и близкородственное скрещивание приводит к различным генетическим и морфологическим патологиям организма. У птиц имеются хорошо изученные популяции с разной пространственной организа-

цией. Например, у зарянки (*Erithacus rubecula*) полностью отсутствует явление филопатрии, и все птицы на следующий сезон размножения улетают в новые места (среди зарянок концентрации патологий нами не отмечено). У ее родственного вида – варакушки (*Cyanecula svecica*), – наоборот, каждый год наблюдаются возвраты на место прошлогоднего гнездования и выявляются патологии. Так, нам известны два случая встречи варакушки в окрестностях г. Калуги с отсутствием лапки (может быть вызвано травмой) и проявлением лейцизма.

Наличие морфологических патологий в оседлых популяциях птиц – явление достаточно обычное. Разумеется, какой-то отпечаток накладывает и особенность питания кормами антропогенного характера, чаще всего на мусорных контейнерах.



Рис. 9. Проталкивание пищи с запрокинутой головой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для всех рассмотренных случаев можно констатировать, что кормовое поведение птиц с морфологическими дефектами было вполне адекватным и в условиях обилия доступного корма на мусорных контейнерах позволяло птицам поддерживать нормальное состояние. Кормежка птиц на мусорных контейнерах, как в местах концентрации пищевых объектов, имеет свои естественные корни. Галки обычно концентрируются в местах обилия корма (саранчи, кобылок, дождевых червей). В основе лежит процесс переключения птиц на доступные массовые корма, не требующие значительных временных и энергетических затрат на их поиск и добывание. Но, в свою очередь, и различные аномалии в данной ситуации (оседлые популяции, привязанные к постоянным местам концентрации корма) возникают чаще, чем у кочующих птиц.

Таким образом, накопленные данные позволяют выдвинуть несколько предположений, объясняющих распространение у птиц такой патологии как АКД – вирусная инфекция, экотоксические эффекты, близкородственные скрещивания. Литературные данные о комплексных инфекциях у носителей дефектов клюва (Wilkinson et al., 2016), распространенность птиц с несколькими аномалиями одновременно позволяют предполагать, что общим фактором для концентрации разных патологий может быть угнетение иммунной системы, ассоциированное с экологическими условиями местообитания птиц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность Е. Денисовой, А. Рухлядко, Ю. Самойловой – студентам РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева – за помощь в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березовиков Н.Н., 2009. Встречи частичных альбиносов среди воробьиных птиц Казахстана // Русский орнитологический журнал. Т. 18 (459). С. 104–105.
- Березовиков Н.Н., 2018. Галка *Corvus monedula* с коричневым оперением в Усть-Каменогорске // Русский орнитологический журнал. Т. 27 (1704). С. 5921–5922.
- Домбровский К.Ю., 2007. Галки *Corvus monedula* с гипертрофированным надклювьем // Русский орнитологический журнал. Т. 16 (342). С. 125–126.
- Забелин В.И., 1996. О частичном альбинизме оперения в выводке серой вороны // Кавказский орнитологический вестник. Т. 8. С. 9.
- Ильенко А.И., 1976. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М.: Наука. 120 с.
- Караваев А.А., 2013. Заметки по поведению и биологии домового воробья альбиноса // Птицы Кавказа: история изучения, жизнь в урбанизированной среде. Ставрополь. С. 133–135.
- Коблик Е.А., Ильина Т.А., Маловичко Л.В., 2020. Необычная локальная концентрация окрасочных аномалий птиц на Ставрополье // Орнитология. Т. 44. С. 58–64.
- Маловичко Л.В., Рахимов И.И., 2018. Встречи аномально окрашенных птиц // Русский орнитологический журнал. Т. 27 (1692). С. 5507–5511.
- Маловичко Л.В., 2019. Наблюдения за галками *Corvus monedula* с различными морфологическими аномалиями // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Экспресс-выпуск 1853. С. 5482–5491.
- Назин А.С., 2018. О встречах в Оренбургской области птиц с дефектами клюва, травмами конечностей и аномальной окраской оперения // Русский орнитологический журнал. Т. 27 (1697). С. 5679–5687.
- Рахимов И.И., 2001. Об аномальном разрастании клюва у некоторых видов птиц в условиях урбанизированного ландшафта // Орнитология. Т. 29. С. 336–337.
- Резанов А.Г., 2007. Кормовое поведение галок *Corvus monedula* и других птиц, имеющих морфологические дефекты клюва и нижних конечностей // Русский орнитологический журнал. Т. 16 (392). С. 1700–1702.
- Савицкий Р.М., 2011. Альбинизм птиц отряда Passeriformes на юге России // Птицы Кавказа: современное состояние и проблемы охраны. Материалы науч.-практ. конф. Ставрополь. С. 148–149.
- Сотников В.Н., Вотинцева Е.А., Акулинкин С.Ф., Люмах Д.А., 2021. Встречи птиц с аномальными клювами в Кировской области // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-выпуск 2133. С. 5176–5184.
- Carothers S.W., Balda R.P., 1970. Abnormal bill of a western meadowlark, *Sturnella n. neglecta* // The Auk. V. 87. P. 173–174.
- Craves J.A., 1994. Passerines with deformed bills // North Am. Bird Bander. V. 19. P. 14–18.
- Harrison T., 2011. Beak deformities of garden birds // British Birds. V. 104. P. 538–541.
- Tully T.N. Jr., MPC L., Dorrestein G.M., 2000. Handbook of avian medicine. 2nd ed. New York: Butterworth-Heinemann, Elsevier Science Limited. P. 496.
- Van Hemert C., Handel C.M., 2010. Beak deformities in northwestern crows: evidence of a multispecies epizootic // The Auk. V. 127. P. 746–751. <https://doi.org/10.1525/auk.2010.10132>
- Van Hemert C., Handel C.M., O'Hara T.M., 2012. Evidence of accelerated beak growth associated with avian keratin disorder in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) // Journal of Wildlife Diseases. V. 48 (3). P. 686–694. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-48.3.686>
- Wilkinson L.C., Handel C.M., Van Hemert C., Loiseau C., RNM S., 2016. Avian malaria in a boreal resident species: long-term temporal variability, and increased prevalence in birds with avian keratin disorder // International Journal for Parasitology. V. 46. P. 281–290.
- Zylberberg M., Van Hemert C., Dumbacher J.P., Handel C.M., Tihan T., De Risi J.L., 2016. Novel picornavirus associated with avian keratin disorder in Alaskan birds // MBio. V. 7 (4). P. 1–27. <https://doi.org/10.1128/mBio.00874-16>
- Zylberberg M., Van Hemert C., Dumbacher J.P., Handel C.M., Tihan T., DeRisi J.L., 2017. Novel Picornavirus Associated with Avian Keratin Disorder in Alaskan Birds. The Nunnery, Thetford, Norfolk: British Trust for Ornithology, BTO. Available from: <http://www.bto.org/volunteer-surveys/gbw/about/background/projects/bgbw/results/species>
- Zylberberg M., Van Hemert C., Handel C.M., De Risi J.L., 2018. Avian keratin disorder of Alaska black-capped chickadees is associated with Poecivirus infection // Virology Journal. V. 15 (1). P. 100. <https://doi.org/10.1186/s12985-018-1008-5>
- Zylberberg M., Van Hemert C., Handel C.M., Liu R.M., DeRisi J.L., 2021. Poecivirus is present in individuals with beak deformities in seven species of North American birds // Journal of Wildlife Diseases. V. 57 (2). P. 273–281. <https://doi.org/10.7589/JWD-D-20-00017>

CONCENTRATION OF MORPHOLOGICAL ANOMALIES IN BIRDS AND ITS POSSIBLE CAUSES, THE JACKDAW (*CORVUS MONEDULA*, PASSERIFORMES, CORVIDAE) TAKEN AS AN EXAMPLE

L. V. Malovichko^{1, *}, E. A. Koblik^{2, **}, V. I. Glazko^{1, ***}, A. V. Matyukhin^{3, ****}

¹Russian State Agrarian University – RGAU – K. A. Timiryazev Moscow State Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia

²Scientific and Research Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

³Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: l-malovichko@yandex.ru

**e-mail: koblik@zmmu.msu.ru

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

****e-mail: amatyukhin53@mail.ru

An analysis of the morphological aberrations spread across synanthropic jackdaw populations in the European part of the Russian Federation was carried out. Altogether, 78 individuals with anomalies in the structure of the beak, which, in turn, led to aberrations of the feeding behavior, were identified at eight localities. Individuals were revealed that showed various kinds of beak deformations or had missing legs or fingers, expressed alopecia and/or color aberrations (leucism and pheomelanism). In some cases, individuals with two or more anomalies were observed. The presence of birds with such anomalies at different localities was described. Most carriers of beak anomalies were observed at Kaluga. Such defects spreading are assumed to be due to a number of reasons: infection by poecivirus, ecotoxins at a specific locality and/or inbred depression in closed populations. These variants share one thing: a suppressed immune system associated with the ecological conditions of bird habitats.

Keywords: beak defects, Avian Keratin Disorder – AKD, complex anomalies, color aberrations, poecivirus, ecotoxins

УДК 599:551.7(470.5)

ИСКОПАЕМАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ПЕЩЕРЫ ИМАНАЙ (ЮЖНЫЙ УРАЛ, РОССИЯ)

© 2022 г. Т. В. Фадеева^а, *, Д. О. Гимранов^б, **,
П. А. Косинцев^б, ***, А. Г. Яковлев^с, ****

^аГорный институт, Пермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения РАН,
Пермь, 614007 Россия

^бИнститут экологии растений и животных Уральского отделения РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

^сИнститут геологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
Уфа, 450077 Россия

*e-mail: fadееva.tatyana@mail.ru

**e-mail: djulfa250@rambler.ru

***e-mail: kra@ipae.uran.ru

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

Поступила в редакцию 27.01.2022 г.

После доработки 20.03.2022 г.

Принята к публикации 22.03.2022 г.

Исследована ископаемая фауна мелких млекопитающих из отложений пещеры Иманай (53°02' с.ш., 56°26' в.д.) (Южный Урал, Россия). В фауне преобладают виды открытых биотопов, узкочерепная полевка (*Microtus (Stenocranius) gregalis*) является доминирующим видом. Выявлено два типа фауны, которые характеризуют ее состав и структуру в конце позднего плейстоцена и, предположительно, в раннем голоцене. Содоминирующим видом фауны первого типа (нижние и средние отложения пещеры) является степная пеструшка (*Lagurus lagurus*). Для этого типа характерны значительное преобладание доли (83.0–92.2%) степных видов и низкая доля (1.5–3.9%) лесных видов млекопитающих, что является доказательством распространения в позднеледниковье на территории южной части Уральских гор преимущественно открытых ландшафтов. В фауне второго типа (верхние отложения пещеры) содоминируют пищухи (*Ochotona* sp.) и относительно высокая доля лесных видов (14.3–21.4%), что свидетельствует о появлении лесных формаций в конце позднеледниковья или в раннем голоцене на этой территории. Выборки первых нижнекоренных зубов узкочерепных полевок характеризуются высокой долей зубов (>50%) с простыми вариантами строения непарной петли антероноидного отдела (“грегалоидный” морфотип). В выборках зубов степных пеструшек зафиксирована высокая доля (до 51.6%) зубов “транзиентного” морфотипа. Среди зубов в нижней части отложений пещеры обнаружены бескорневые цементные первые нижнекоренные зубы (m1) и третьи верхнекоренные зубы (M3), строение жевательной поверхности которых (широкое слияние треугольников T4-T5 и T2-T3, соответственно) характерно для древних полевок *Microtus (Stenocranius) gregaloides* и *M. (Terricola) arvalidens* из фаун первой половины раннего плейстоцена–второй половины среднего плейстоцена.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, позднеледниковье, голоцен, Южный Урал

DOI: 10.31857/S004451342210004X

Позднеплейстоценовый период характеризовался множественными резкими колебаниями климата (Dansgaard et al., 1993; Wohlfarth et al., 2008; Rasmussen et al., 2014 и др.), которые оказали большое влияние на популяции позвоночных животных. В этот относительно короткий геологический период произошли значительные изменения ареалов видов во времени (Sommer, Nadachowski, 2006; Sommer, Zachos, 2009; Маркова и др., 2008; Cooper et al., 2015; Vasa et al., 2017) и

вымирание многих видов крупных млекопитающих (Stuart, Lister, 2007; Stewart, 2008; Pacher, Stuart, 2009 и др.). Особый интерес вызывает история развития фауны млекопитающих на территории Уральского региона, уникального биогеографического перекрестка Северной Евразии, где в настоящее время обитают представители европейской, сибирской и транспалеарктической фаун (Большаков и др., 2000). Результаты многочисленных исследований позднеплейстоценовой

фауны этой территории в сочетании с информацией о развитии окружающей среды дают сложную картину динамики видов в прошлом и вызывают новые проблемные вопросы по отдельным аспектам четвертичной истории Урала.

Среди пещер южной части Южного Урала по богатству фаунистических находок выделяется обнаруженная в 2009 г. на территории национального парка “Башкирия” (Мелеузовский р-н Республики Башкортостан, Россия) пещера Иманай. У входа пещеры и внутри нее обнаружен богатый комплекс останков плейстоцен-голоценовых млекопитающих (Гимранов и др., 2016; Яковлев и др., 2016; Gimranov, Kosintsev, 2020). В отложениях пещеры найдены многочисленные кости крупных пещерных львов и пещерных медведей (Сотникова, Гимранов, 2017; Гимранов и др., 2016, 2017, 2018, 2021). Подробно исследованы термические свойства, гранулометрический, фазовый, химический и нормативно-минеральный составы элювиальных грунтов пещеры, выявлены минералого-геохимические особенности пещерной фоссиллизации ископаемых костей пещерных медведей и львов (Силаев и др., 2018, 2020). В отложениях пещеры найден комплекс каменных орудий, отнесенных к среднему палеолиту (мустьерской культуре) (Котов и др., 2020). По результатам изучения костных останков мелких млекопитающих с поверхности пола и из отложений разведочного шурфа пещеры (2013 г.) был сделан вывод, что отложение этого материала (до глубины 65 см) происходило в конце позднего неоплейстоцена и в раннем голоцене с последующим внесением позднеголоценовых костей (Яковлев и др., 2016). В результате последующих раскопок этой пещеры (2016 г.) в отложениях до глубины 120 см были обнаружены многочисленные костные останки мелких млекопитающих, количество которых оказалось существенно выше в нижней половине вскрытых отложений. Было выдвинуто предположение, что нижняя половина вскрытых отложений пещеры образована не позже середины позднего плейстоцена. Данное предположение было основано на результатах радиоуглеродного датирования костей крупных млекопитающих (с глубины 0.0–0.1 м 26320 ± 1790 GIN 14244; с глубины 0.1–0.2 м 34250 ± 120 IGAN 8464, 38210 ± 200 IGAN 8466, 46260 ± 350 IGAN 8465; с глубины 0.2–0.3 м 31150 ± 110 IGAN 8462), преимущественная локализация которых зафиксирована в верхней половине отложений пещеры.

В данной статье мы приводим результаты исследования ископаемой фауны мелких млекопитающих из раскопа 2016 г. пещеры Иманай. Цели данного исследования — определить временной период образования отложений пещеры и охарактеризовать соответствующие этому периоду состав и структуру сообществ мелких млекопита-

ющих (Euliphotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) на территории южной части Уральских гор.

Смысл термина “ископаемая фауна” в данной работе трактуется как “набор видов одного конкретного местонахождения” (Агаджанян, 2009). В настоящей работе “типы фауны” рассматриваются как определенные фазы (хронологические этапы) развития фауны, характеризующиеся количественным преобладанием тех или иных таксонов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пещера Иманай расположена в 7 км к северо-востоку от поселка Нугуш ($53^{\circ}02'$ с.ш., $56^{\circ}26'$ в.д.) (рис. 1). Пещера коридорного типа длиной около 100 м. Первая часть пещеры представляет собой узкий лаз (0.7×0.3 м) длиной 18 м, затем следует коридор (2×2 м) длиной 75 м, заканчивающийся гротом размером $5 \times 6 \times 5.6$ м (Гимранов и др., 2016). В центральном гроте пещеры заложен раскоп общей площадью 9.5 м². Отложения состоят из двух слоев: слой 1 суглинок сероватый с известняковой крошкой, попадаются единичные угольки и скопления угольков, отдельные кусочки красной охры, изделия из кремня; мощность слоя — 0.6 м; слой 2 суглинок бурый с единичными камнями известняка и отдельными глыбами; вскрытая мощность — 0.6 м (Гимранов и др., 2021).

Фауна мелких млекопитающих изучена из квадрата Г4 (рис. 1). Из исследованных отложений 12 условных горизонтов (глубина 0–120 см) этой части центрального грота установлена таксономическая принадлежность 15430 зубов и челюстей млекопитающих из четырех отрядов Euliphotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia (табл. 1). Ископаемый костный материал сильно раздроблен и представлен в основном изолированными зубами.

Радиоуглеродное датирование образцов проведено в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН, Москва, и Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии, США. Для отложений квадрата Г4 по костям мелких млекопитающих получено две радиоуглеродные даты: 13255 ± 60 IGAN 9116 (глубина 50–60 см) и 17100 ± 50 IGAN 9117 (100–110 см). Приведены не калиброванные даты.

Первые нижние моляры узкочерепных полевок (*Microtus (Stenocranium) gregalis*) и степных пеструшек (*Lagurus lagurus*) дифференцированы по морфотипам непарной петли антерокиниды (Большаков и др., 1980; Яковлев, 2015). Первые нижнекоренные зубы серых полевок (*Microtus agrestis*, *M. arvalis*) идентифицированы с помощью классификационных функций (Маркова, Бородин, 2005). Видовая идентификация единствен-

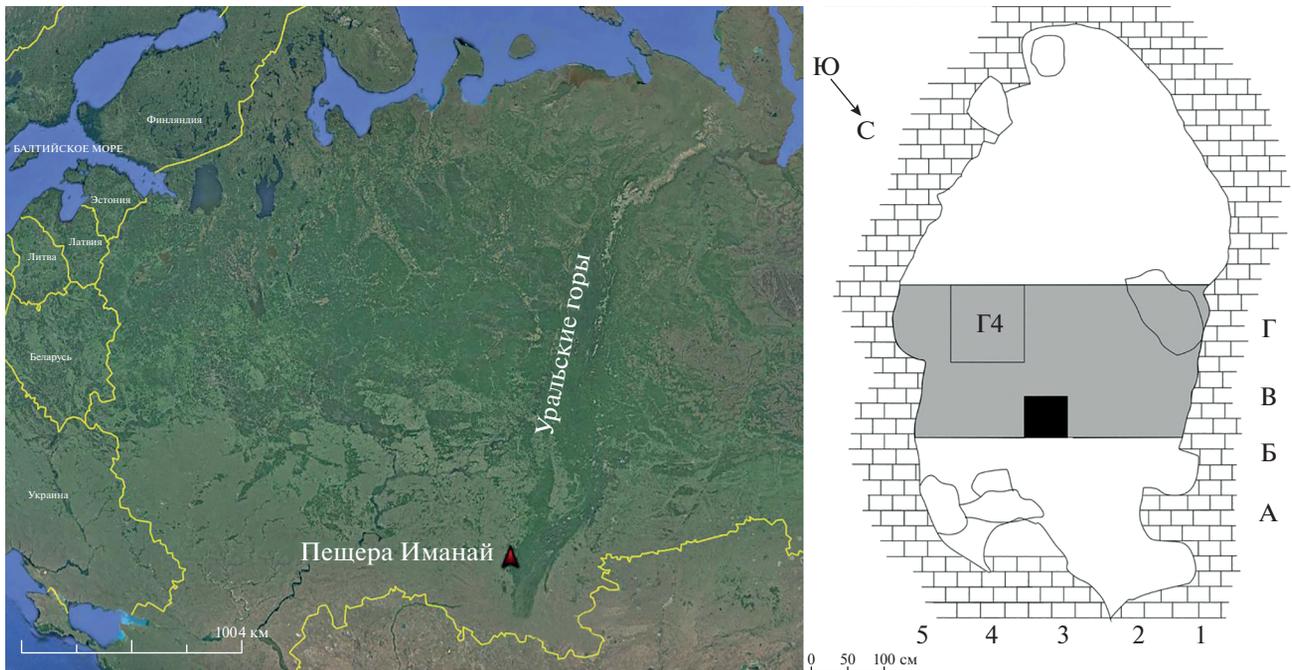


Рис. 1. Географическое положение пещеры Иманай (Южный Урал, Россия) и схема центрального грота пещеры с обозначением исследованных участков раскопа (Г4 и разведочный шурф (черный квадрат)). Серым цветом выделена площадь всего раскопа. Квадраты раскопок обозначены цифрами и буквами.

ного зуба (М3) представителя трибы Lemmini была проведена по соответствующим методикам (Смирнов и др., 1997; Ronomarev et al., 2015). Оцифровка материала проведена с помощью сканирующего электронного микроскопа VEGA 3 LMN в лаборатории геологии месторождений полезных ископаемых Горного института УрО РАН.

Все выявленные виды грызунов из исследованных отложений пещеры отнесены к определенным экологическим группам, исходя из экологических предпочтений рецентных видов (Маркова, 2008). Выделено 6 групп: степные виды: *Spermophilus* sp., *Sicista subtilis*, *Microtus gregalis*, *Lagurus lagurus*, *Allocrietulus eversmanni*, *Cricetulus migratorius*; полупустынные виды: *Allactaga major*, *Alactagulus* sp., *Ellobius talpinus*, *Eolagurus luteus*; лесные виды: *Sylvaemus* sp., *Craseomys rufocanus*, *Myodes* sp., *Microtus agrestis*; луговые: *Cricetus cricetus*, *Microtus arvalis*; интразональные виды: *Arvicola amphibius*, *Alexandromys oeconomus*; тундровый вид: *Lemmus sibiricus*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тафономические особенности. Костный материал из исследованных отложений имеет высокую степень раздробленности. Все кости посткраниального скелета мелких млекопитающих (плечевые, локтевые, лучевые, бедренные, берцовые, тазовые) фрагментированы. Целые черепа и нижние челюсти отсутствуют. Все зубы грызунов

представлены в изолированном виде, часть зубов насекомоядных млекопитающих и рукокрылых сохранились во фрагментированных нижних челюстях. Костный материал по всей глубине отложений желтого цвета. Единичные кости имеют внутренние темно-серые пятна и редкие наружные точечные минеральные образования черного цвета. Депигментированные зубы бурузубок единичны. Исходя из высокой степени раздробленности костного материала, можно предположить, что кости мелких млекопитающих имеют экскрементное происхождение. Зоогенные отложения были образованы в результате жизнедеятельности хищных млекопитающих (лисица, песец), использующих внутренний грот пещеры в качестве временного убежища.

Состав и структура фауны. Наибольшее количество определенных таксонов мелких млекопитающих (18–22) выявлено в верхних условных горизонтах отложений (0–20 см) и в средней части отложений (50–80 см) (табл. 1). По всей глубине отложений преобладают зубы узкочерепной полевки, содоминирующими видами являются степная пеструшка или пищухи (*Ochotona* sp.). Эти три таксона составляют 57.0–74.7% от общего количества определенных зубов и челюстей мелких млекопитающих в отложениях верхних условных горизонтов (0–30 см) и 81.5–90.5% — в отложениях средних и нижних условных горизонтах (30–120 см). В верхних условных горизонтах (0–30 см) содоминантами узкочерепных по-

Таблица 1. Таксономический состав и количество костных останков млекопитающих (Euliphotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) из отложений квадрата Г4 пещеры Иманай

Таксон/глубина отложений, см	110–120	100–110	90–100	80–90	70–80	60–70	50–60	40–50	30–40	20–30	10–20	0–10
<i>Talpa</i> sp.	1	1	–	1	1	1	–	1	–	–	–	1
<i>Crocidura</i> sp.	1	1	–	–	–	–	–	–	–	2	1	2
<i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758	–	–	–	–	–	–	2	–	–	2	4	–
<i>Sorex isodon</i> Turon 1924	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sorex tundrensis</i> Merriam 1900	–	4	5	–	7	3	4	3	2	–	3	11
<i>Sorex minutus</i> Linnaeus 1766	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sorex</i> sp.	1	3	3	2	4	7	19	4	2	6	24	21
<i>Eptesicus nilssonii</i> (Keyserling & Blasius 1839)	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	1
<i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus 1758)	–	3	–	–	–	–	1	–	1	–	2	2
Chiroptera	1	–	2	1	4	1	2	–	1	1	5	73
<i>Ochotona</i> sp.	13	102	88	37	158	141	230	68	29	37	68	–
<i>Lepus</i> sp.	–	–	–	–	1	–	2	3	–	–	1	–
<i>Spermophilus</i> sp.	–	–	2	–	3	4	5	1	–	–	1	3
<i>Sicista subtilis</i> Pallas 1773	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Sicista</i> sp.	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	2
<i>Allactaga major</i> (Kerr 1792)	–	–	2	–	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>Alactagulus</i> sp.	–	–	–	2	1	4	10	2	–	–	1	–
<i>Criceetus cricetus</i> Linnaeus 1758	2	8	10	4	22	5	11	6	–	–	3	11
<i>Alloicetulus evermanni</i> Brandt 1859	2	4	5	2	1	6	24	1	2	–	1	8
<i>Criceetus migratorius</i> Pallas 1773	7	2	5	3	15	14	39	2	1	–	–	–
<i>Ellobius talpinus</i> Pallas 1770	3	9	9	3	21	12	22	6	6	1	9	12
<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr 1792	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Craseomys rufocanus</i> Sundevall 1846 (M2)	–	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	2
<i>Myodes glareolus</i> Schreber 1780 (M2)	2	6	1	2	4	4	7	–	2	–	2	4
<i>Myodes rutilus</i> Pallas 1779 (M2)	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Craseomys</i> sp., <i>Myodes</i> sp.	9	31	12	8	20	22	47	10	7	10	22	23
<i>Lagurus lagurus</i> Pallas 1773	61	494	410	259	830	837	1667	262	68	3	31	32
<i>Eolagurus luteus</i> Eversmann 1840	14	27	41	15	52	64	165	52	4	12	1	–
<i>Arvicola amphibius</i> (Linnaeus 1758)	–	1	–	–	–	–	3	–	2	–	5	8
<i>Alexandromys oecnomus</i> (Pallas 1776) (m1)	1	5	–	2	4	5	8	3	2	–	3	–
<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i> Pallas 1779 (m1)	28	122	98	46	159	167	345	93	20	13	12	20
cf. <i>Microtus (Stenocranius) gregaloides</i> Hinton 1923 (m1)	1	4	2	2	6	2	4	3	–	–	–	–
cf. <i>Microtus (Terricola) arvalidens</i> Kretzoi 1958 (m1)	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Microtus arvalis</i> (Pallas 1779) (m1)	–	2	2	–	5	1	–	3	1	–	2	1
<i>Microtus agrestis</i> (Linnaeus 1761) (m1, M2)	–	2	3	–	1	2	4	2	–	1	2	4
<i>Microtus</i> ex gr. <i>agrestis-arvalis</i> (m1)	–	1	6	3	7	3	6	2	1	–	–	2
<i>Microtus</i> sp.	119	612	466	435	1161	978	2159	332	167	85	148	194
<i>Sylvaeomys</i> sp.	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	4	1
Σ (количество останков)	266	1446	1176	828	2488	2284	4791	860	318	175	357	441
N (количество таксонов)	15	19	17	17	20	18	22	16	13	11	20	21

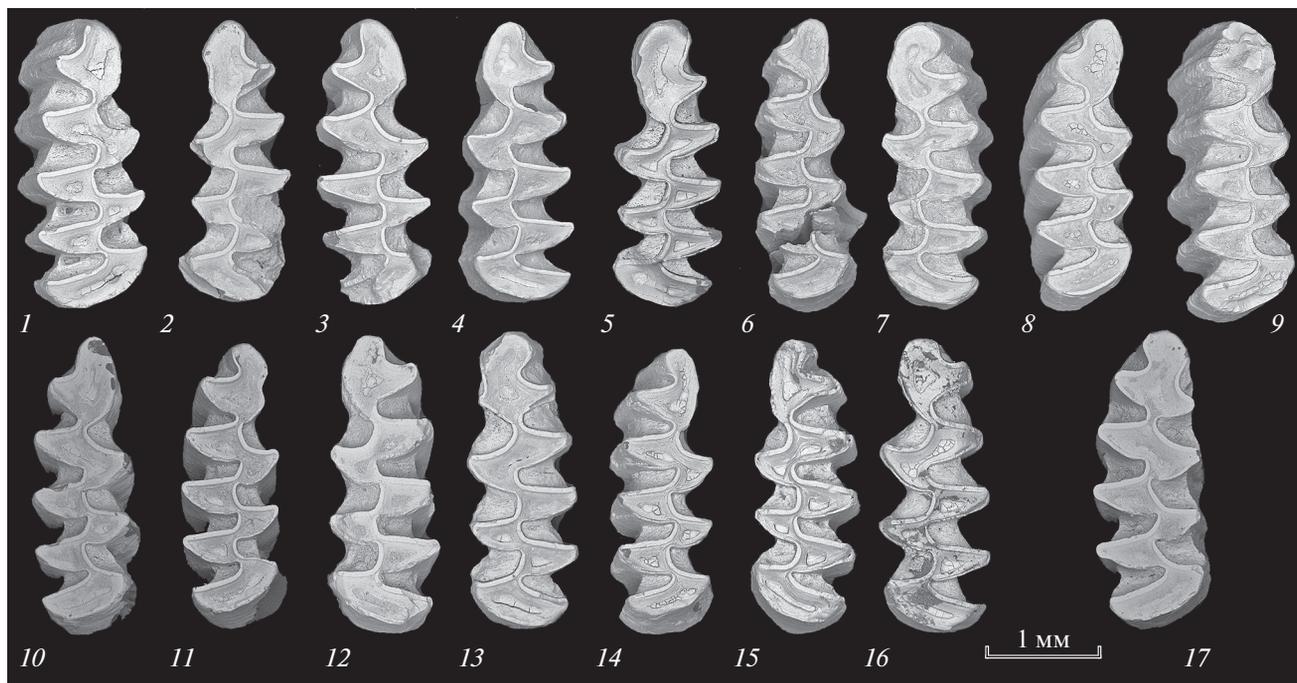


Рис. 2. Зубы полевок из отложений квадрата Г4 пещеры Иманай. cf. *Microtus (Stenocranius) gregaloides* (Hinton 1923): 1, 2 – глубина 40–50 см; 3–5 – 50–60 см; 6–9 – 70–80 см; 10, 11 – 80–90 см; 12 – 90–100 см; 13–15 – 100–110 см; 16 – 110–120 см. cf. *Microtus (Terricola) arvalidens* Kretzoi 1958: 17 – 80–90 см.

левок являются пищухи (19.8–23.4% от общего количества зубов и челюстей всех видов мелких млекопитающих), в средних и нижних условных горизонтах (30–120 см) содоминирующий вид другой – степная пеструшка (16.4–40.5%), а доля зубов пищух становится существенно меньше (4.4–10.9%). Кроме этих различий, можно отметить большую долю бурозубок и лесных полевок в отложениях верхних горизонтов по сравнению с таковой в средних и нижних горизонтах (3.8–9.0 и 6.3–8.7%, 0.0–1.3 и 0.9–3.7%, соответственно). Зубы желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*) единичны в верхних горизонтах (0–20 см) и составляют от 1.5 до 7.6% в нижележащих отложениях. Долевое участие костных останков большинства остальных таксонов, определенных по зубам, составляет менее 1% по всей глубине отложений.

Среди зубов грызунов в нижней половине отложений обнаружены бескорневые цементные первые нижнекоренные зубы (m1) с широким слиянием антероконадных треугольников Т4 и Т5 (рис. 2). Такое “питимисное” строение жевательной поверхности с определенными формами непарной петли антероконадного отдела характерны для древних полевок *Microtus (Stenocranius) gregaloides* и *M. (Terricola) arvalidens* из фаун первой половины раннего плейстоцена–второй половины среднего плейстоцена (Maul, Markova, 2007). Среди бескорневых цементных третьих верхнекоренных зубов (M3) полевок обнаружены

зубы со слиянием Т2 и Т3. По сохранности и цветовым характеристикам эти зубы аналогичны зубам других видов мелких млекопитающих, обнаруженных в исследованных отложениях пещеры.

Фауну мелких млекопитающих из исследованных отложений по долевого участию доминирующих видов условно можно разделить на 2 типа (рис. 3). В первом типе фауны (отложения условных горизонтов с глубины 30–120 см) основную массу идентифицированных зубов составляют зубы узкочерепных полевок и степных пеструшек, лесные виды представлены единичными зубами лесных полевок и фрагментами нижних челюстей бурозубок. Второй тип характерен для отложений верхних условных горизонтов (глубина 0–30 см), где доминируют зубы узкочерепной полевки и пищухи, условно лесные виды (лесные полевки и бурозубки) обычны.

Таксономические замечания

Отряд Rodentia Bowdich 1821

Семейство Cricetidae Fischer von Waldheim 1817

Подсемейство Arvicolinae Gray 1821

Род *Microtus* Schrank 1798

Подрод *Stenocranius* Kastshenko 1901

Microtus (Stenocranius) gregalis Pallas 1779

М а т е р и а л. Определены 1123 изолированных первых нижнекоренных зуба (m1), измерены 236 m1.

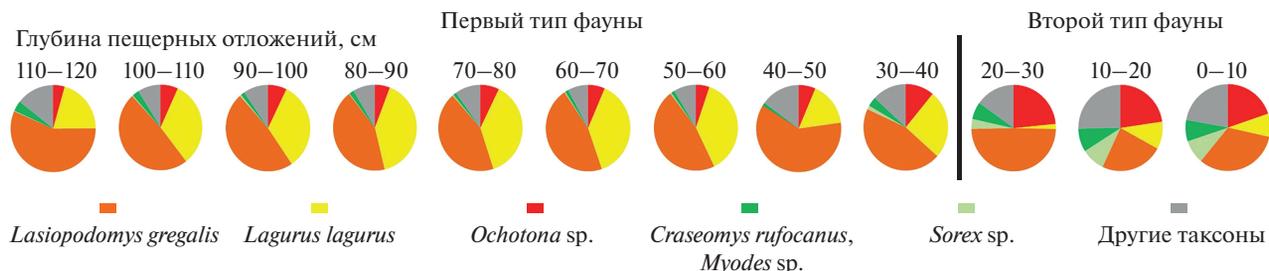


Рис. 3. Два типа ископаемой фауны, дифференцированных по соотношениям количества костных останков доминирующих таксонов мелких млекопитающих. Пещера Иманай, квадрат Г4.

Описание и сравнение. Бескорневые зубы с отложениями наружного цемента во входящих углах. Микротусный тип эмали (толщина эмали заметно тоньше на выпуклых стенках петель). Размерный диапазон длины зубов от 2.15 до 3.30 мм.

В исследуемых выборках зубов зафиксировано однотипное распределение частот всех групп морфотипов (рис. 4; табл. 2). В выборках преобладают (более 50% от всех m1 вида) зубы простого строения непарной петли антероконидного комплекса, без входящего угла на буккальной стороне (“грегалоидный” морфотип). Зубы со сложным строением петли, на буккальной стороне которой входящий угол составляет более 20° (“микротидный” морфотип), немногочисленны. Зубы со сложной морфой составляют около 10% или менее, за исключением выборки из отложений самого верхнего горизонта. Преобладание “грегалоидного” морфотипа зафиксировано и в позднеледниковых-раннеголоценовых выборках зубов узкочерепной полевки из пещеры Байслан-Таш и Максютковского грота, расположенных приблизительно в 30 км юго-восточнее пещеры Иманай на правом берегу р. Белой (табл. 2). Ранее доминирование зубов с “грегалоидным” морфотипом зафиксировано в выборках зубов вида из отложений среднего плейстоцена и первой половины позднего плейстоцена местонахождений Южного Урала (Смирнов и др., 1990; Фадеева и др., 2019; Яковлев, 2020). Однако позднеледниковые выборки зубов вида из местонахождений севера горной части Южного Урала имеют несколько другой морфологический облик с преобладанием “грегалоидно-микротидного” морфотипа (Смирнов и др., 1990). В выборках зубов современных подвидов узкочерепных полевок с территории Урала (за исключением выборки “Ямал”) доминируют зубы сложного строения (“микротидный” морфотип) (Головачев и др., 2001).

Пределы длины зубов из ископаемых выборок местонахождений южной части Южного Урала (Климовка, Максютковский грот, пещеры Бай-

слан-Таш и Иманай) составляют 2.15–3.30 мм. Нижний предел размерного ряда выше (2.30 мм) в ископаемых выборках из местонахождений северной части Южного Урала (Груздевка, Горнова, Красный Яр, пещеры Игнатьевская и Прижим II, навес Устиново). Размерные пределы длины зубов ископаемых узкочерепных полевок Южного Урала ближе всего к таковым современной выборки северного подвида *M. g. gregalis* из окрестностей горы Красный Камень (Северный Урал) (табл. 2).

Род *Lagurus* Gloger 1841

Lagurus lagurus (Pallas 1773)

Материал. Определены 4 954 изолированных коренных зуба, измерены 233 m1.

Описание и сравнение. Бескорневые, бесцементные коренные зубы. Эмаль микротусного типа. Размерный диапазон длины зубов от 2.10 до 2.65 мм.

Выборки первых нижних моляров степных пеструшек из отложений пещеры Иманай отличаются от всех ранее исследованных ископаемых выборок вида с территории Южного Урала высокой долей (28.0–51.6%) “транзиенского” морфотипа, который характерен для зубов ранне-среднеплейстоценового вида *Lagurus transiens* Janossy 1962 (рис. 5; табл. 3). Для территории Урала ранее обнаружены ископаемые выборки зубов степных пеструшек, где максимальное количество зубов “транзиенского” строения составляет не более трети от количества всех зубов в выборке (табл. 3).

Первые нижнекоренные зубы степных пеструшек из отложений пещеры Иманай отличаются от других ископаемых выборок вида из местонахождений Южного Урала сравнительно мелкими размерами (табл. 3). Схожие размеры m1 характерны для современных степных пеструшек с территорий Поволжья и Казахстана (Малева, Воробьева, 1973), однако в этих выборках доля зубов “транзиенского” морфотипа существенно меньше (<7%).

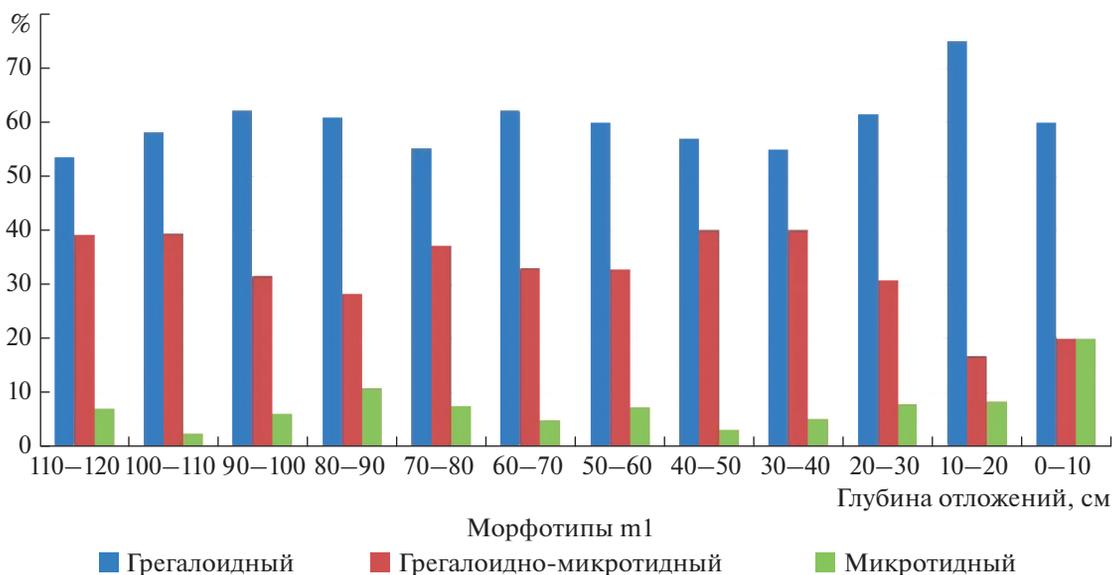


Рис. 4. Соотношение морфотипов первых нижнекоренных зубов (m1) *Microtus (Stenocranius) gregalis*. Пещера Иманай, квадрат Г4.

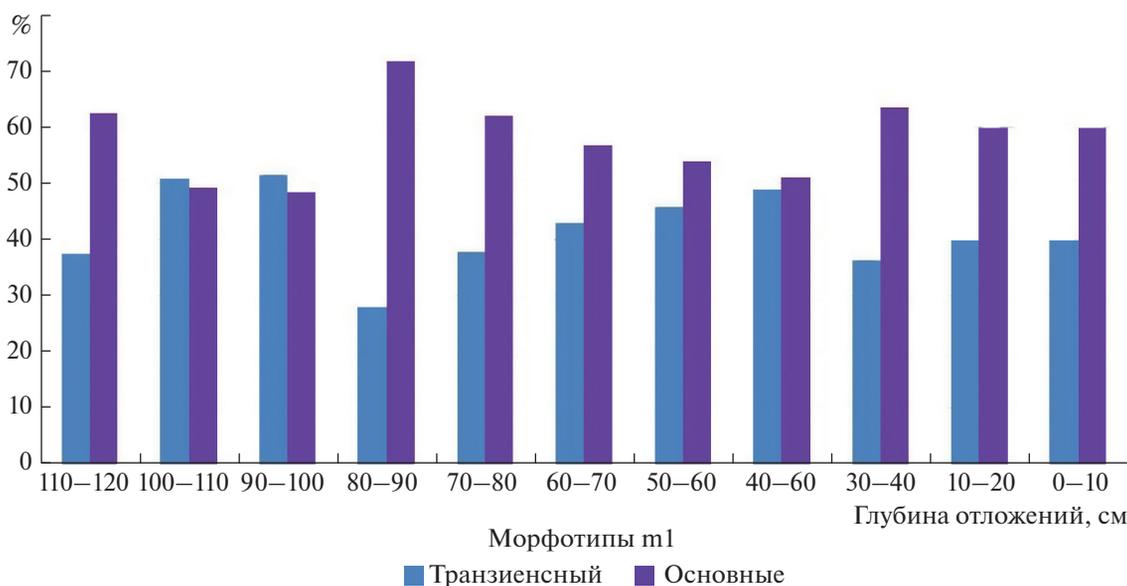


Рис. 5. Соотношение морфотипов первых нижнекоренных зубов (m1) *Lagurus lagurus*. Пещера Иманай, квадрат Г4.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пещера Иманай входит в южную группу пещер горной части Южного Урала, расположенных на широтных участках долин рек Белая и Нугуш (Danukalova et al., 2011, 2020). Для этой территории до сих пор были известны фауны мелких млекопитающих второй половины позднего плейстоцена, среднего и позднего голоцена (Данукалова и др., 2002; Яковлев, 2003, 2014; Яковлев и др., 2004; Yakovlev et al., 2006; Бачура, Косин-

цев, 2010; Kosintsev, Vachura, 2013; Косинцев и др., 2018 и др.). В позднеплейстоценовых и среднеголоценовых фаунах этой территории доминируют узкочерепные полевки, степные пеструшки и пищухи, в среднеголоценовых – лесные полевки. В конце позднего голоцена с этой территории исчезают белозубки, пищухи, тушканчики, серые хомячки, хомячки Эверсмана, слепушонки, желтые пеструшки, степные пеструшки и узкочерепные полевки. В настоящее время здесь

Таблица 2. Соотношение морфотипов и размеры первого нижнего моляра (m1) в выборках зубов *Microtus (Stenopanius) gregalis* из ископаемых и современных местонахождений Урала

Местонахождение	Слой, глубина, см	Радиоуглеродная датировка/период	N	Морфотипы m1			Длина m1 (мм) (минимум – среднее – максимум [n])	Источник
				грегалоидный	грегалоидно-микротидный	микротидный		
Ямал (<i>M. g. major</i>)	–	Современность	59	6.8	55.9	37.3	2.68–2.96–3.30 [59]	Головачев и др., 2001
Красный Камень (<i>M. g. major</i>)	–		109	–	23.8	76.2	2.38–2.69–3.05 [107]	
Паюта (<i>M. g. major</i>)	–	Современность	81	1.2	42.0	56.8	2.55–2.94–3.23 [81]	Смирнов и др., 1990
Бреды (<i>M. g. gregalis</i>)	–		42	–	33.3	66.7	2.25–2.51–2.90 [42]	
Камышловский (<i>M. g. gregalis</i>)	–		42	4.7	40.5	54.8	2.08–2.50–2.88 [42]	
Устиново	Сл. 1	4380 ± 170 ИЭРЖ 47	29	6.9	65.5	27.6	2.30–2.61–2.80 [22]	Смирнов и др., 1990
	Сл. 3	12400 ± 300 ИЭРЖ 49	24	20.8	55.3	23.9	2.35–2.75–3.10 [16]	
Прижим II	Сл. 1–3	16650 ± 400 ИЭРЖ 32, 17070 ± 1017 IEMAE 700	68	33.8	53.0	13.2	2.35–2.74–3.15 [67]	Смирнов и др., 1990
	Сл. 6–8	21085 ± 630 ИЭРЖ 37	86	30.2	55.9	13.9	2.40–2.74–3.25 [83]	
Игнатиевская II	Сл. 2	14038 ± 490 IEMAE 366	177	30.5	54.2	15.3	2.53–2.69–3.25 [175]	Yakovlev et al., 2006; Danuka-Iova et al., 2011; данное исследование
Байслан-Таш	225–450	9616 ± 62 IEMAE 1340, 13560 ± 250 GIN 10853	61	57.4	27.9	14.7	2.50–2.73–3.13 [44]	
Макотовский грот	Сл. 2	15650 ± 150 SOAN 7755	27	44.4	40.7	14.8	2.50–2.71–3.02 [15]	Смирнов и др., 1990
Иманай Г4	50–60	13255 ± 60 IGAN 9116	345	60.0	32.8	7.2	2.15–2.65–3.30 [141]	
	100–110	17100 ± 50 IGAN 9117	122	58.2	39.3	2.5	2.30–2.63–2.95 [95]	
Игнатиевская V раскоп 1985 г.	160–195	>27500 ИЭРЖ 21	34	47.1	41.2	11.7	2.40–2.71–3.15 [34]	Смирнов и др., 1990
	195–255		64	39.1	53.0	7.8	2.30–2.66–3.10 [64]	
	255–315		39	61.5	30.8	7.7	2.35–2.61–3.00 [40]	Фадеева и др., 2019
	315–400		201	42.8	50.7	6.5	2.25–2.60–3.30 [196]	
раскоп 2014 г.	325–400	Конец среднего плейстоцена (?) – начало позднего плейстоцена	594	52.1	37.1	10.8	2.30–2.64–3.30 [254]	Фадеева и др., 2019
	400–520		311	73.2	23.2	3.6	2.20–2.58–2.90 [105]	
Горнова	–	Первая половина позднего плейстоцена	34	38.2	32.4	29.4	2.35–2.61–2.87 [13]	Яковлев, 2020
Климовка	–	Средний плейстоцен	27	37.1	44.4	18.5	2.3–2.67–3.2 [15]	
Груздевка	–	Средний плейстоцен	21	52.4	23.8	23.8	2.5–2.71–3.0 [7]	Яковлев, 2020
Красный Яр	–	Первая половина среднего плейстоцена	77	59.7	27.3	13.0	2.45–2.68–3.0 [40]	

Примечания. Прочерк – нет данных. N – количество зубов в выборках для морфотипического анализа, n – количество зубов в выборках для морфометрического анализа.

Таблица 3. Соотношение морфотипов и размеры первого нижнего моляра (m1) в выборках зубов *Lagurus lagurus* из местонахождений Южного Урала

Местонахождение	Слой, глубина, см	Радиоуглеродная датировка/период	N	Морфотипы			Длина m1 (мм) (минимум—среднее—максимум [n])	Источник
				транзиентный	основные			
					переходный	лагурусный		
Поволжье	—	Современность	29	6.7	66.7	26.6	2.17–2.40–2.69 [29]	Малева, Воробьева, 1973
	Северный Казахстан		30	6.7	73.3	20.0		
Байслан-Таш	225–450	9616 ± 62 IEMAE 1340; 13560 ± 250 GIN 10853	29	21.1	39.5	39.5	2.32–2.63–3.00 [29]	Yakovlev et al., 2006; Danukalova et al., 2011; данное исследование
Максотовский грот	Сл. 2	15650 ± 150 SOAN 7755	8	12.5	25.0	62.5	2.55–2.69–2.90 [6]	
Иманай Г4	50–60	13255 ± 60 IGAN 9116	174	43.0	42.3	14.7	2.10–2.45–2.65 [86]	
	100–110	17100 ± 50 IGAN 9117	59	50.8	28.8	20.3	2.20–2.45–2.65 [35]	
Игнатиевская V (раскоп 2014 г.)	325–400	Конец среднего плейстоцена (?)—начало позднего плейстоцена	70	34.3	17.1	48.6	2.25–2.52–2.90 [36]	Фадеева и др., 2019
	400–430		19	21.1	21.1	57.9	2.45–2.54–2.70 [6]	
Горнова	—	Первая половина позднего плейстоцена	39	2.6	30.8	66.6	2.35–2.56–2.75 [25]	Яковлев, 2015
Климовка	—	Средний плейстоцен	16	18.8	31.3	50.0	2.30–2.65–2.87 [10]	
Грузевка	—	Средний плейстоцен	18	16.7	16.7	66.7	2.27–2.55–2.78 [9]	
Красный Яр	—	Первая половина среднего плейстоцена	519	18.1	41.4	40.5	2.20–2.61–3.02 [100]	

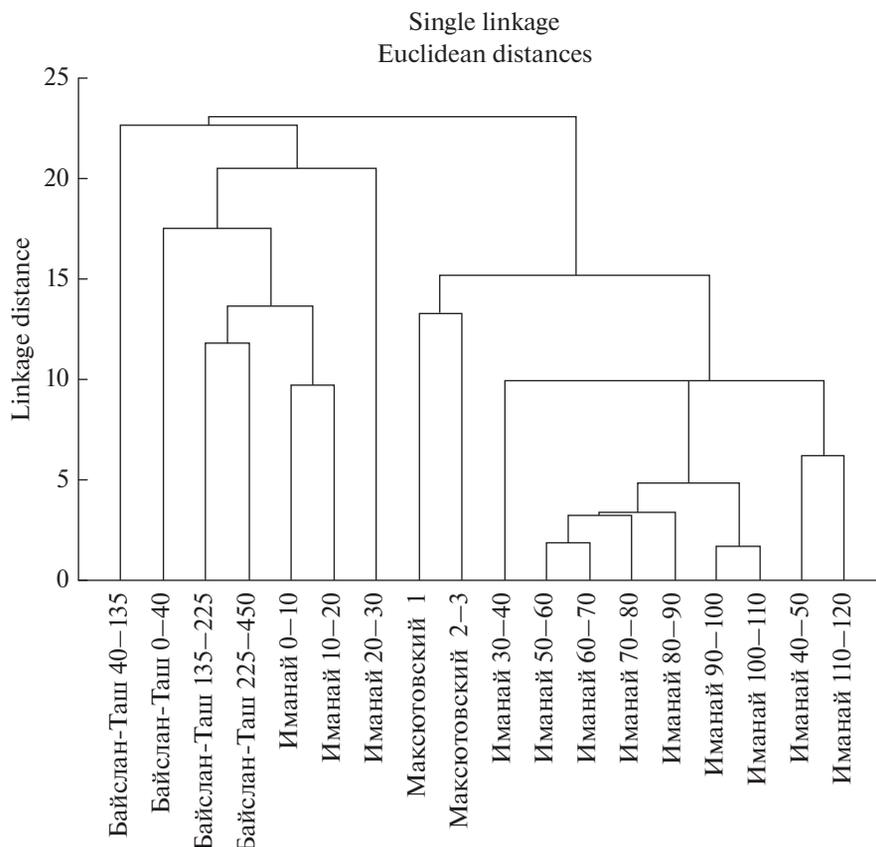


Рис. 6. Кластерный анализ ископаемых фаун южной группы пещер горной части Южного Урала (пещера Иманай, квадрат Г4 (глубины в см); пещера Байслан-Таш (глубины в см); Максютковский грот (номера слоев)).

обитают только представители лесных и интразональных видов мелких млекопитающих (Danukalova et al., 2011).

Выделенные по доле участию доминирующих видов два типа фауны пещеры Иманай (рис. 6) сравнены с позднеледниковыми и голоценовыми фаунами других местонахождений, расположенных на берегу р. Белой, приблизительно в 30 км юго-восточнее пещеры.

Первый тип фауны (нижние и средние условные горизонты) пещеры Иманай и фауна нижних отложений Максютковского грота (сл. 2 – 15650 ± ± 150 SOAN 7755) (Danukalova et al., 2011) образованы в позднеледниковье и характеризуются резким преобладанием степных видов грызунов, доминированием узкочерепной полевки и содоминированием степной пеструшки. Костные останки этих видов грызунов составляют 70.9–84.4% в средних и нижних отложениях Иманая и 62.8–68.6% в отложениях Максютковского грота.

Фауна второго типа (верхние условные горизонты) пещеры Иманай и фауна третьего (135–225 см) и четвертого (225–450 см) слоев исследованных отложений пещеры Байслан-Таш (52°54' с.ш., 56°51' в.д.) очень близки. В пещере

Байслан-Таш третий слой датирован средним голоценом (7140 ± 170 GIN 10854), а самый нижний четвертый слой отнесен к позднеледниковью–раннему голоценому (9616 ± 62 IEMAЕ 1340; 13560 ± ± 250 GIN 10853) (Yakovlev et al., 2006). Сравнимые фауны характеризуются доминированием узкочерепных полевок, содоминированием пищух и степных пеструшек, значительными долями бурозубок и лесных полевок.

Для всех рассмотренных фаун местонахождений южной группы горной части Южного Урала характерно присутствие степных, лесных, интразональных, луговых и полупустынных видов грызунов. Единственный зуб тундрового вида *Lemmus sibiricus* обнаружен только в верхних отложениях пещеры Иманай. В этих верхних отложениях пещеры, так же как и в отложениях пещеры Байслан-Таш, доля костных останков луговых и лесных видов составляет около 30% и более (рис. 7). Среди костных останков мелких млекопитающих в средних и нижних слоях отложений квадрата Г4 пещеры Иманай значительную долю составляют степные виды (83.0–92.2%), в то время как количество останков лесных и луговых представителей сравнительно мало (2.2–6.5%) (рис. 7). Такие

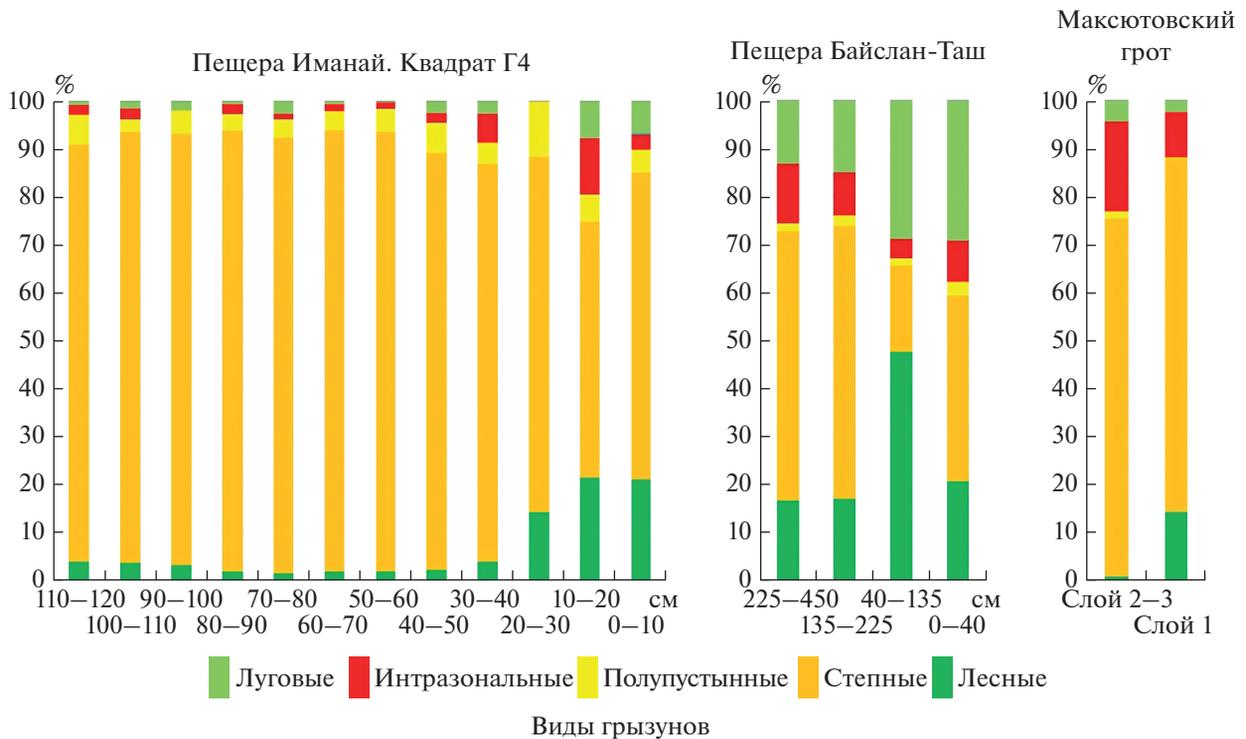


Рис. 7. Соотношения количеств костных останков грызунов из различных экологических группировок (в соответствии с их современными местообитаниями) в отложениях южной группы пещер горной части Южного Урала.

соотношения костных останков видов из различных экологических группировок из этих отложений пещеры Иманай более близки к таковым из отложений Максютковского грота (степные 74.6%; лесные и луговые 5.3–16.6%). Большая доля интразональных видов (18.7%) в позднеледниковых отложениях Максютковского грота сравнительно с таковой в средних и нижних отложениях пещеры Иманай (до 6.1%), вероятно, обусловлена расположением грота на берегу реки.

Морфотипические характеристики выборок ископаемых первых нижнекоренных зубов узкочерепной полевки из пещер Иманай, Байслан-Таш и Максютковского грота очень близки (табл. 2). Морфология зубов этого вида из отложений второй половины позднего плейстоцена из местонахождений южной группы пещер горной части Южного Урала (Иманай, Байслан-Таш, Максютковский грот) сходна с таковой из отложений среднего плейстоцена и первой половины позднего плейстоцена местонахождений северной группы равнинной и горной части Южного Урала (Груздевка, Красный Яр, Горнова, пещера Игнатьевская). Все эти выборки ископаемых зубов вида характеризуются большой долей зубов простого строения антероконидного отдела, что отличает их от ископаемых выборок второй половины позднего плейстоцена–голоцена местонахождений северной группы (пещера Игнатьевская,

Прижим II, Устиново) и современных выборок зубов узкочерепных полевок с территорий Северного и Южного Урала.

Выборки первых нижнекоренных зубов степных пеструшек из отложений пещеры Иманай характеризуются высокой долей зубов “транзиентного” морфотипа (28.0–59.7%). Зубы этого морфотипа составляют около 30% в объединенной выборке зубов вида из отложений первой половины позднего плейстоцена пещеры Игнатьевская. Доли таких зубов в отложениях пещеры Байслан-Таш и Максютковского грота существенно ниже. Кроме того, зубы степных пеструшек из отложений пещеры Иманай имеют более мелкие размеры по сравнению с зубами из всех других ранее изученных выборок из местонахождений Южного Урала. Для понимания причин существенной разницы в морфологических характеристиках первых нижнекоренных зубов степных пеструшек из позднеплейстоценовых местонахождений Южного Урала требуются дополнительные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованных отложениях пещеры Иманай идентифицированы 32 таксона млекопитающих из четырех отрядов (Eulipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia). Во всех условных горизонтах

отложений пещеры Иманай установлен единственный доминирующий вид — *Microtus gregalis*. Нижняя и средняя части отложений характеризуются содоминированием *Lagurus lagurus*, в верхних горизонтах отложений иной содоминант — *Ochotona* sp. Нижняя и средняя части отложений пещеры Иманай, судя по радиоуглеродным датам, образованы в позднеледниковье. Состав и структура фауны из этих отложений (первый тип фауны) очень близки к таковым позднеледниковой ископаемой фауны Максютковского грота. В фауне (второй тип) верхних условных горизонтов пещеры сравнительно более высокая доля лесных видов, схожая с таковой в фауне нижних горизонтов отложений пещеры Байслан-Таш (позднеледниковье—ранний голоцен). Выборки первых нижнекоренных зубов узкочерепных полевок из позднеледниковых отложений южной группы местонахождений горной части Южного Урала (пещеры Иманай, Байслан-Таш, Максютковский грот) характеризуются высокой долей зубов простого строения (“грегалоидный” морфотип). Однако выборки зубов степных пеструшек из отложений пещеры Иманай отличаются от других позднеледниковых выборок местонахождений Южного Урала мелкими размерами и сравнительно высокой долей зубов “транзиенского” морфотипа. К особенностям ископаемой фауны пещеры Иманай относятся и находки зубов с “питимисным” строением жевательной поверхности, характерным для древних (ранний—средний плейстоцен) видов полевок, но их идентичная сохранность с зубами других видов мелких млекопитающих из отложений исключает версию переотложенности материала.

Исходя из составов и структур выделенных типов фауны, можно заключить, что в южной части Уральских гор в позднеледниковье существовали открытые степные ландшафты, которые, предположительно, в конце этого периода или в раннем голоцене трансформировались в лесостепные.

БЛАГОДАРНОСТИ

Сбор материала выполнен в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 20-74-00041).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А.К., 2009. Мелкие млекопитающие плиоцена-плейстоцена Русской равнины // Труды Палеонтологического института РАН. Т. 289. С. 1–676.

Бачура О.П., Косинцев П.А., 2010. Фауны млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене на Южном

Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. № 12 (118). С. 42–48.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А., 2000. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: “Екатеринбург”, 2000. 240 с.

Гимранов Д.О., Котов В.Г., Румянцев М.М., Яковлев А.Г., Сотникова М.В., Нурмухаметов И.М., Сатаев Р.М., Косинцев П.А., 2016. Пещера Иманай — новое палеонтологическое и археологическое местонахождение на Южном Урале // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований: материалы 62-й сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ. С. 231–233.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А., Нурмухаметов И.М., Некрасов А.Е., 2017. Первая находка дикообраза (*Hystrix* sp.) и кабана (*Sus scrofa*) в позднем плейстоцене Южного Урала // Фундаментальные проблемы квартара: Итоги изучения и основные направления исследований: материалы X Всерос. совещания по изучению четвертичного периода. М.: Геос. С. 89.

Гимранов Д.О., Котов В.Г., Румянцев М.М., Силаев В.И., Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Зеленков Н.В., Сотникова М.В., Девяшин М.М., Пластеева Н.А., Зарцкая Н.Е., Нурмухаметов И.М., Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., 2018. Крупнейшее в Евразии захоронение ископаемых львов (*Carnivora, Filidae, Panthera (Leo) ex gr. fossilis spelaea*) // Доклады РАН. Т. 482 (2). С. 234–237.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А., Бачура О.П., Жилин М.Г., Котов В.Г., Румянцев М.М., 2021. Малый пещерный медведь (*Ursus ex gr. savini-rossicus*) как объект охоты древнего человека // Вестник археологии, антропологии и этнографии. Т. 2 (53). С. 5–14.

Головачев И.Б., Смирнов Н.Г., Добышева Э.В., Пономарев Д.В., 2001. К истории современных подвидов узкочерепной полевки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург. С. 49–57.

Данукалова Г.А., Яковлев А.Г., Алимбекова Л.И., Косинцев П.А., Морозова (Осипова) Е.М., Еремеев А.А., 2002. Биостратиграфия четвертичных отложений пещер и речных террас широтного течения р. Белой // Экологические аспекты Юмагузинского водохранилища. Уфа: Гилем. С. 32–57.

Косинцев П.А., Котов В.Г., Пантелеев А.В., Яковлев А.Г., 2018. Использование известнякового сырья в верхнем палеолите Урала (по материалам стоянки в пещере Балатукай) // Вестник Пермского университета. История. Т. 1 (40). С. 5–19.

Котов В.Г., Румянцев М.М., Гимранов Д.О., 2020. Стоянка среднего палеолита в пещере Иманай-1 на Южном Урале: предварительные итоги археологических исследований // *Oriental Studies*. Т. 13 (5). С. 1271–1291.

Малеева А.Г., Воробьева Т.Д., 1973. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.) из состава “смешанной фауны” юга Тюменской области // Фауна Европейско-

- го Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск. С. 49–66.
- Маркова А.К., 2008. Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 29–39.
- Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т., Бохнке Ш., Косинцев П.А., Мол И., Пузаченко А.Ю., Симакова А.Н., Смирнов Н.Г., Верпоорте А., Головачев И.Б., 2008. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 556 с.
- Маркова Е.А., Бородин А.В., 2005. Определение видовой принадлежности полевок подрода *Microtus* Schrank, 1798 Урала и Западной Сибири по программам переднего нижнего зуба // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей. С. 2–10.
- Силаев В.И., Симакова Ю.С., Паришук М.Н., Гимранов Д.О., 2018. Костеносные элювиальные грунты в Иманайской пещере на Южном Урале // Проблемы минералогии, петрографии и металлогении. Научные чтения памяти П.Н. Чирвинского: сборник статей. Пермь: Пермский гос. ун-т. Вып. 21. С. 168–184.
- Силаев В.И., Паришук М.Н., Гимранов Д.О., Филиппов В.Н., Киселева Д.В., Смолева И.В., Тропников Е.М., Хазов А.Ф., 2020. Минералого-геохимические особенности пещерной фоссиллизации ископаемых костей на примере пещеры Иманай (Южный Урал) // Вестник Пермского университета. Геология. Т. 19 (4). С. 323–358.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В., 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 244 с.
- Смирнов Н.Г., Головачев И.Д., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.Ю., 1997. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Рифей. С. 60–90.
- Сотникова М.В., Гимранов Д.О., 2017. О находках гигантских львов в мустьерских слоях (поздний плейстоцен) пещеры Иманай (Южный Урал) // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей: материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ. С. 207–208.
- Фадеева Т.В., Косинцев П.А., Гимранов Д.О., 2019. Млекопитающие горной части Южного Урала в последнее межледниковье // Зоологический журнал. Т. 98. Вып. 11. С. 1304–1322.
- Яковлев А.Г., 2003. Микропалеотериологические исследования неоплейстоцена и голоцена Южного Предуралья и западного макросклона Южного Урала // Четвертичная палеозоология на Урале: Сб. научных трудов. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. С. 116–122.
- Яковлев А.Г., 2014. Поздненеоплейстоценовая фауна мелких млекопитающих из местонахождения в пещере Кульбурт-Тамак (Южный Урал) // Геологический сборник. № 11. Уфа. С. 84–85.
- Яковлев А.Г., 2015. Морфологическая характеристика моляров степных пеструшек (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773) из неоплейстоценовых местонахождений Южного Предуралья // Геологический сборник. № 12. С. 56–61.
- Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Яковлева Т.И., Алимбекова Л.И., Морозова (Осипова) Е.М., 2004. Биостратиграфическая характеристика голоценовых отложений местонахождения “Грот Ташмурун” (Южный Урал) // Геологический сборник. № 4. Уфа. С. 101–105.
- Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Гимранов Д.О., 2016. Мелкие позвоночные (земноводные, пресмыкающиеся и млекопитающие) из местонахождения Иманай 1 (Южный Урал) // Геология, полезные ископаемые и проблемы геоэкологии Башкортостана, Урала и сопредельных территорий: Материалы и доклады. 11-я Межрегиональная науч.-практ. конференция, посвященная 65-летию Института геологии УНЦ РАН, Уфа, 17–19 мая 2016 г. Уфа: ДизайнПресс. С. 81–83.
- Яковлев А.Г., 2020. Морфологическая характеристика первых нижних коренных зубов (m1) узкочерепных полевок *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas, 1779 из неоплейстоценовых местонахождений Южного Предуралья // Геологический вестник. № 2. С. 39–44.
- Vaca M., Nadachowski A., Lipecki G., Mackiewicz P., Marciszak A., Popović D., Socha P., Stefaniak K., Wojtal P., 2017. Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinctions of mammals in Europe: four case studies // Geological Quarterly. V. 61. P. 291–304.
- Cooper A., Turney C., Hughen K.A., Brook B.W., McDonalld H.G., Bradshaw C.J., 2015. Abrupt warming events drove Late Pleistocene Holarctic megafaunal turnover // Science. V. 349. P. 602–606.
- Dansgaard W., Johnsen S.J., Clausen H.B., Dahl-Jensen D., Gundestrup N.S., Hammer C.U., Hvidberg C.S., Steffensen J.P., Sveinbjornsdottir A.E., Jouzel J., Bond G., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record // Nature. V. 364. P. 218–220.
- Danukalova G., Yakovlev A., Osipova E., Alimbekova L., Yakovleva T., Kosintsev P., 2011. Biostratigraphy of the Late Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene) to Holocene deposits of the Belaya River valley (Southern Urals, Russia) // Quaternary International. V. 231 (1–2). P. 28–43.
- Danukalova G., Kosintsev P., Yakovlev A., Yakovleva T., Osipova E., Kurmanov R., van Kolfshoten T., Izvarin E., 2020. Quaternary deposits and biostratigraphy in caves and grottoes located in the Southern Urals (Russia) // Quaternary International. V. 546. P. 84–124.
- Gimranov D.O., Kosintsev P.A., 2020. Quaternary large mammals from the Imanay Cave // Quaternary International. V. 546. P. 125–134.
- Kosintsev P.A., Bachura O.P., 2013. Late Pleistocene and Holocene mammal fauna of the Southern Urals // Quaternary International. V. 284. P. 161–170.

- Maul L.C., Markova A.K., 2007. Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe // *Quaternary International*. V. 160. P. 81–99.
- Pacher M., Stuart A.J., 2009. Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear *Ursus spelaeus* // *Boreas*. V. 38. P. 189–206.
- Ponomarev D., Puzachenko A., Isaychev K., 2015. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia // *Acta Zoologica*. V. 96. P. 14–29.
- Rasmussen S.O., Bigler M., Blockley S.P., Blunier T., Buchardt S.L., Clausen H.B., Cvijanovic I., Dahl-Jensen D., Johnsen S.J., Fischer H., Gkinis V., Guillevic M., Hoek W.Z., Lowe J.J., Pedro J.B., Popp T., Seierstad I.K., Steffensen J.P., Svensson A.M., Vallelonga P., Vinther B.M., Walker M.J.C., Wheatley J.J., Winstrup M., 2014. A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy // *Quaternary Science Reviews*. V. 106. P. 14–28.
- Sommer R.S., Nadachowski A., 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records // *Mammal Review*. V. 36. P. 251–265.
- Sommer R.S., Zachos F.E., 2009. Fossil evidence and phylogeography of temperate species: “glacial refugia” and postglacial recolonization // *Journal of Biogeography*. V. 36. P. 2013–2020.
- Stewart J.R., 2008. The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas // *Quaternary Science Reviews*. V. 27. P. 2499–2508.
- Stuart A.J., Lister A.M., 2007. Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. V. 259. P. 289–299.
- Wohlfarth B., Veres D., Ampel L., Lacourse T., Blaauw M., Preusser F., Andrieu-Ponel V., Keravis D., Lallier-Verges E., Björck S., Davies S., de Beaulieu J.L., Risberg J., Hormes A., Kasper H.U., Possnert G., Reille M., Thouveny N., Zander A., 2008. Rapid ecosystem response to abrupt climate changes during the last glacial period in Western Europe, 40–16 kyr BP // *Geology*. V. 36. P. 407–410.
- Yakovlev A., Danukalova G., Kosintsev P., Alimbekova L., Morozova (Osipova) E., 2006. Biostratigraphy of the Late Palaeolithic site of “Bajslan-Tash cave” (the Southern Urals) // *Quaternary International*. V. 149 (1). P. 115–121.

FOSSIL FAUNA OF SMALL MAMMALS FROM THE IMANAY CAVE, SOUTHERN URALS, RUSSIA

T. V. Fadeeva^{1,*}, D. O. Gimranov^{2,**}, P. A. Kosintsev^{2,***}, A. G. Yakovlev^{3,****}

¹Mining Institute, Perm Federal Research Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Perm, 614007 Russia

²Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia

³Institute of Geology, Ufa Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Ufa, 450077 Russia

*e-mail: fadeeva.tatyana@mail.ru

**e-mail: djulfa250@rambler.ru

***e-mail: kpa@ipae.uran.ru

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

The fossil fauna of small mammals from the Imanay cave deposits (53°02' N, 56°26' E), southern Urals, Russia was studied. Species of open habitats prevailed, the Narrow-skulled vole (*Microtus (Stenocranius) gregalis*) having been dominant. Two types of fauna were identified that characterize its composition and structure at the end of the Late Pleistocene and, presumably, in the Early Holocene. A co-dominant species of the first type of fauna (lower and middle cave deposits) was the Steppe lemming (*Lagurus lagurus*). That type was characterized by a sharp predominance (83.0–92.2%) of steppe species and a low proportion (1.5–3.9%) of forest mammal species, open landscapes must have dominated and been common in the Late Glacial in the southern part of the Ural Mountains. The Pika (*Ochotona* sp.) codominated in the fauna of the second type (upper cave deposits), relatively high proportions of forest species (14.3–21.4%) indicating the appearance of forest formations in the Late Glacial or Early Holocene in the area. Samples of the first lower molars of narrow-skulled voles were characterized by a high proportion of teeth (> 50%) with simple variants of the structure of the anteroconid cap (“gregaloid” morphotype). High proportions (up to 51.6%) of the “transiens” morphotype were recorded among the first lower molars of the Steppe lemming. Among the teeth (in the lower part of the cave deposits) rootless cemented first lower molars (m1) and third upper molars (M3) were found with wide merging triangles T4–T5 (m1) and T2–T (M3). This structure of the chewing surface of the molars was typical of the ancient voles *Microtus (Stenocranius) gregaloides* and *M. (Terricola) arvalidens* from the faunas of the first half of the Early Pleistocene and second half of the Middle Pleistocene.

Keywords: palaeozoology, Late Glacial, Holocene

УДК 599.323.41-152.3"345":57.081.15

ДАЛЬНИЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*SYLVAEMUS URALENSIS*, MURIDAE): СКОРОСТЬ И ДИСТАНЦИЯ, ВЫЯВЛЕННЫЕ ПРИ ГРУППОВОМ МЕЧЕНИИ

© 2022 г. Е. Б. Григоркина^а, *, Г. В. Оленев^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.02.2022 г.

После доработки 04.03.2022 г.

Принята к публикации 17.03.2022 г.

Представлены новые сведения о миграционных паттернах (расселении и переселении) малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* (Pallas 1811)) за пределами домашнего участка обитания, полученные при изучении дальних перемещений мелких млекопитающих в Восточно-Уральском радиационном заповеднике (Челябинская обл., Южный Урал). Мы использовали метод группового мечения животного населения родамином В. Впервые получены данные о перемещении *S. uralensis* на расстояние 1500 м за 14 ч в темное время суток. Это позволяет судить о возможной скорости передвижения зверьков. Учитывая, что основная активность грызунов приходится на вечерние и утренние сумерки, фактическое время вполне могло быть значительно меньшим. Мигрантами оказались самцы-сеголетки разного функционального статуса: размножающийся (май 2019 г.) и неразмножающийся – перед уходом в зиму (сентябрь 2021 г.). Таким образом, оценены ночная дистанция, скорость передвижения *S. uralensis*, а также выявлен эпизод внешнего загрязнения биомаркером транзитного самца (октябрь 2021 г.), посетившего площадку мечения в период расселения. Наши результаты позволяют заключить, что дальние перемещения особей за пределами обычного домашнего участка являются нормой для *S. uralensis*.

Ключевые слова: грызуны, мониторинг, миграция, родамин В

DOI: 10.31857/S0044513422110046

Нерезидентная активность мелких млекопитающих за пределами участков обитания мало изучена, что обусловлено методическими и техническими сложностями их получения (Хляп, 1980; Щипанов, Купцов, 2004; Карасева и др., 2008; Kozakiewicz et al., 2007; Калинин, 2019). Неизвестно, как осуществляются переходы животных на большие расстояния, длительность и скорость их передвижения. Важность изучения дальних перемещений мышевидных грызунов в зонах локального загрязнения напрямую связана с вопросами адаптации популяций к антропогенной среде. Миграционные процессы имеют большое значение в распространении биологических эффектов техногенного воздействия на сопредельные территории (Theodorakis et al., 2001; Ryabokon, Goncharova, 2006; Ракитин и др., 2016; Bashlykova et al., 2019).

Цель работы – изучение миграционной подвижности мелких млекопитающих за пределами домашнего участка обитания с возможной оценкой скорости их перемещения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в Восточно-Уральском радиационном заповеднике (Челябинская обл.) (Атлас ..., 2013), который находится в лесостепной зоне Урала. Объект исследования – малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* (Pallas 1811)) – абсолютный доминант в биотическом сообществе, доля которого в уловах существенно возросла после засухи 2010 г. (Оленев, Григоркина, 2016) и в совокупном материале сборов 2021 г. (6 отловочных сессий) составила 91%.

Для изучения миграций использован метод группового мечения родамином В (RB), который неизбирательно маркирует животное население (Lindsey, 1983; Weerakoon et al., 2013; Tolkachev, 2019; Григоркина, Оленев, 2021). В организме животных RB связывается со структурами, содержащими кератин (вибриссы, волосы, когти) (Fisher, 1999). Метка долго сохраняется и определяется по характерной желтой флуоресценции в зеленом свете при осмотре всей поверхности тела зверьков (Толкачев, Беспамятных, 2019).

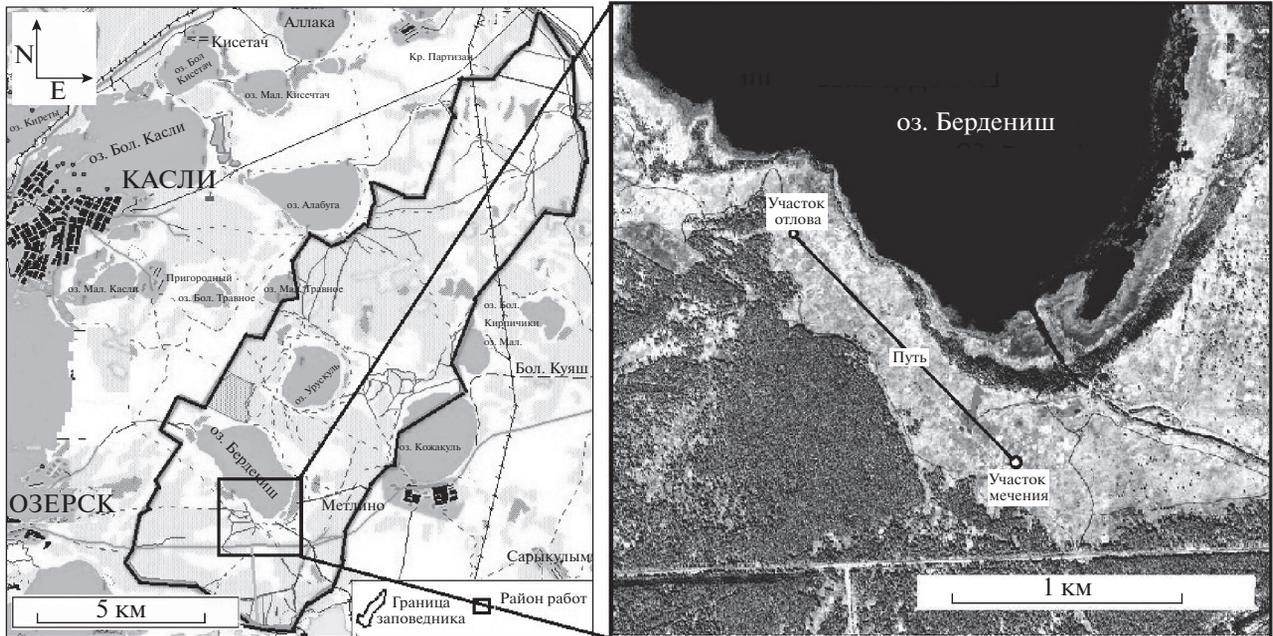


Рис. 1. Карта-схема Восточно-Уральского радиационного заповедника (Челябинская обл. Южный Урал). На врезке (район исследований) обозначены участки мечения и отлова мелких млекопитающих, удаленные один от другого на расстояние 1500 м.

Приманку с RB готовили на основе овсяных хлопьев по методике Толкачева и Беспамятных (2019), перед раскладыванием на экспериментальном участке опрыскивали нерафинированным подсолнечным маслом. На один эксперимент использовано 5 кг приманки с родамином (800 мг), которую равномерно распределяли в 17-00 на площади 1 га. Представлены материалы двух полевых экспериментов, проведенных весной 2019 и осенью 2021 гг., дизайн которых был сходен. В обоих случаях приманка была разложена на площадке мечения ($55^{\circ}46'20''$ с.ш., $60^{\circ}53'37''$ в.д.) (рис. 1) в сухую малооблачную погоду. По данным логгеров, 22.05.2019 температура воздуха составила $+15.0^{\circ}\text{C}$, 28.09.2021 г. — $+8.0^{\circ}\text{C}$. Кусочки размещали преимущественно в естественных укрытиях для их большей сохранности и доступности для изучаемых животных. Этот способ оказался наиболее эффективным, поскольку зверьков с меткой отлавливали спустя 129 дней после мечения (Григоркина, Оленев, 2021; Григоркина и др., 2022). Контрольный отлов проведен на участке ($55^{\circ}44'56''$ с.ш., $60^{\circ}52'39''$ в.д.), удаленном на расстоянии 1500 м от площадки мечения (рис. 1). Используются крючковые давилки с деревянным основанием, установленные на сутки линией (20 штук с интервалом 10 м). У добытых животных определяли вид, пол. Диагностика функционального статуса (зимовавшие-сеголетки) проведена по комплексу показателей: вес тела, состояние генеративной системы, индекс тимуса. Для

возрастной диагностики учитывали одонтологические признаки (Колчева, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Весной 2019 г. (через 14 час после раскладывания приманки) на участке отлова (рис. 1) в выборке из 8 особей *S. uralensis* был обнаружен самец с четкой системной (фиксированной в тканях) меткой (табл. 1). При внешнем осмотре тушки и морфологической обработке выявлены признаки поступления биомаркера с приманкой (рис. 2А, 2В). По функциональному статусу это размножающийся самец-сеголеток, родившийся в середине марта.

Аналогично, осенью 2021 г., на расстоянии 1500 м от площадки мечения (рис. 1) в улове из 7 особей *S. uralensis* оказался неразмножающийся самец-сеголеток, родившийся в середине августа, с несистемной (не фиксированной в тканях) меткой (табл. 1). Тип метки свидетельствует о внешнем загрязнении животного (рис. 2С) при случайном соприкосновении с приманкой или при ее обнюхивании. Признаков поедания корма с красителем не было обнаружено. Остальные мыши в обоих уловах были без меток.

Известно, что мышевидные грызуны и мелкие насекомоядные не ограничиваются передвижениями в пределах определенных границ, а время от времени расширяют знакомое пространство. При изучении подвижности — оседлости исполь-

Таблица 1. Характеристика самцов *S. uralensis*, преодолевших расстояние 1500 м в ночное время суток

№	Дата мечения, отлова, время между ними	Локализация родаминовой метки	Способ получения метки	Вес тела (г)	Вес тимуса, надпочечника, семенников (мг)	Функциональное состояние, возраст
1	22.05.19 23.05.19 14 ч	Системная метка: шерсть на морде, передних лапах, в области уретры; в петлях кишечника, диафрагме	Ел приманку	23.0	10, 6–8, 226/222	Размножающийся сеголеток, 70 дней
2	28.09.21 29.09.21 14 ч	Несистемная метка: свечение частиц приманки с маркером на шерсти разных частей тела	Нюхал, коснулся приманки	16.0	12, 2, 14/14	Неразмножающийся сеголеток, 45 дней

зуют термин “нерезидентность”, предложенный Щипановым и Купцовым (2004) для обозначения перемещений животных за пределами участка обитания, т.к. эта активность включает экскурсии, переселения, собственно расселение и бродяжничество. Мы придерживаемся этой классификации, и обоим зверькам, преодолевшим известное расстояние за определенное время, расцениваем как дальних нерезидентов (мигрантов). Ими оказались самцы-сеголетки альтернативных типов онтогенеза, которые различаются комплексом характеристик (скоростью роста, по-

лового созревания, уровнем метаболизма, продолжительностью жизни, скоростью старения, радиорезистентностью и др.) и которые выполняют в популяции разные функции (Оленев, 2002). Зарегистрированные паттерны мы рассматриваем как переселение (breeding dispersal) (Kozakiewicz et al., 2007) и расселение (natal dispersal) – перемещение особи от места рождения до места возможного размножения (Howard, 1960). Причем осеннему зверьку присваиваем миграционный статус транзитного, прошедшего сквозь площадку мечения в ходе расселения. Макси-

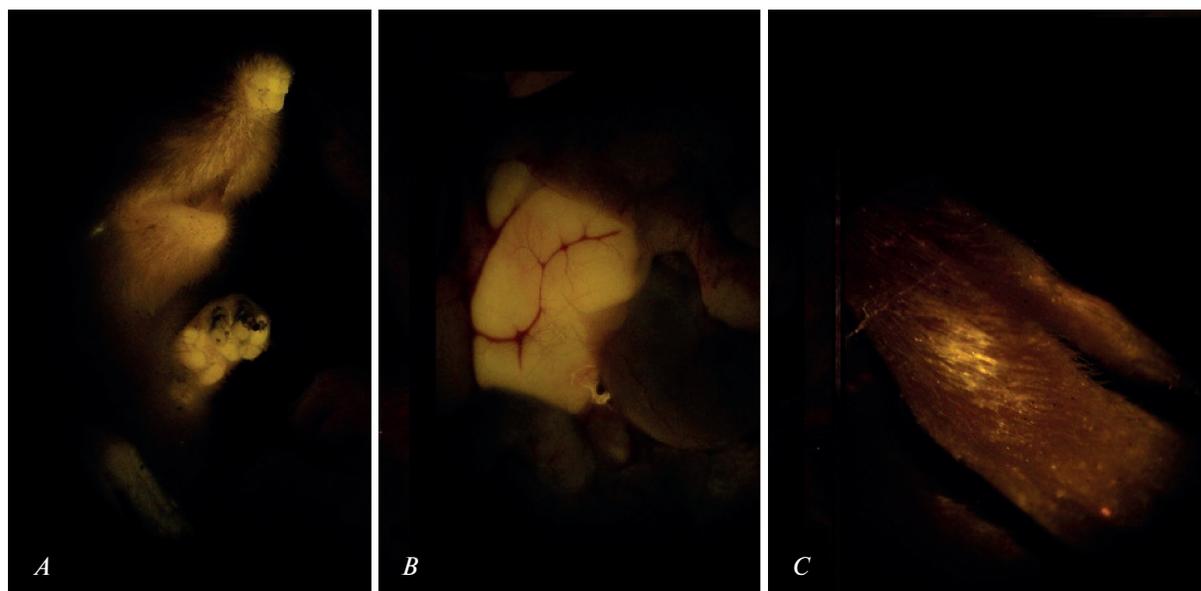


Рис. 2. Родаминовые метки у самцов-сеголеток *S. uralensis*, преодолевших расстояние 1500 м в ночное время суток: *A*, *B* – системная метка при поедании приманки с родамином В (желтое свечение) (*A* – на морде и лапе, *B* – в кишечнике); *C* – несистемная метка (внешнее загрязнение) при случайном соприкосновении животного с приманкой, содержащей краситель.

мальный суточный пробег *S. uralensis* по литературным источникам составляет 1.5–1.6 км (Хляп, 1980; Watts, 1970; Большаков, Баженов, 1988; Громов, 2008). Ранее эти данные позволяли оценить скорость перемещений лишь за сутки.

Таким образом, получены новые сведения о миграционных паттернах *S. uralensis* за пределами обычного домашнего участка обитания. Документально зафиксированные случаи дальних перемещений впервые позволяют предметно судить о скорости передвижения зверьков на расстояние 1500 м не более чем за 14 час. Учитывая, что основная активность грызунов приходится на вечерние и утренние сумерки, фактическое время вполне могло быть значительно меньшим. Используемый метод позволил не только оценить ночную дистанцию и скорость передвижения *S. uralensis*, но и выявить эпизод внешнего загрязнения биомаркером транзитного самца, случайно посетившего площадку мечения.

Полученные результаты исследования приводят к заключению, что дальние перемещения грызунов и землероек-бурозубок (6–9 км), которые регистрировались нами (Григоркина, Оленев, 2018, 2021) в ходе группового мечения тетрациклином и RB, не являются редкостью и могут рассматриваться как привычное явление. В зонах локального радиоактивного загрязнения следствиями дальних перемещений животных являются перенос радиационно-индуцированных эффектов (накопленного генетического груза) на сопредельные участки, изменение генетической структуры популяций и сохранение устойчивости надорганизменных систем (Lidicker, 1985; Большаков, Баженов, 1988; Theodorakis et al., 2001; Щипанов, 2002; Ryabokon, Goncharova, 2006; Ракитин и др., 2016; Bashlykova et al., 2019).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

В работе с животными соблюдались применяемые этические нормы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим О.В. Толкачева за детекцию метки и фотографии, Н.Е. Колчеву – за определение возраста животных, а также анонимного рецензента за ценные замечания и конструктивное обсуждение рукописи.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и поддержана РФФИ (проект № 20-04-00164).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Восточно-Уральского и Карачаевского радиоактивных следов, включая прогноз до 2047 года, 2013. М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН. 140 с.
- Большаков В.Н., Баженов А.В., 1988. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука. 157 с.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., 2018. Миграции грызунов в зоне локального радиоактивного загрязнения на разных фазах динамики численности и их следствия // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 123–132.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., 2021. Нерезидентная активность бурозубок (*Sorex araneus*, Eulipotyphla): массовое мечение // Экология. № 4. С. 316–320.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Толкачев О.В., 2022. Способ выявления точного места рождения мелких млекопитающих в исследованиях с применением группового мечения родамином // Экология. № 2. С. 153–158.
- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.
- Калинин А.А., 2019. Последствия учетов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. № 3. С. 211–216.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ. 416 с.
- Колчева Н.Е., 2009. Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяций // Вестник ОГУ. Спецвыпуск. С. 77–80.
- Оленев Г.В., 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б., 2016. Эволюционно-экологический анализ стратегий адаптации популяций грызунов в экстремальных условиях // Экология. № 5. С. 375–381.
- Ракитин С.Б., Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., 2016. Анализ микросателлитной ДНК у грызунов из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа и сопредельных территорий // Генетика. Т. 52. № 4. С. 453–460.
- Толкачев О.В., Беспамятных Е.Н., 2019. Новый метод детекции родаминовой метки и возможности его применения в зоологических исследованиях // Журнал СФУ. Биология. Т. 12. № 4. С. 352–365.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоологический журнал. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н.А., Куцов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. Вып. 124. № 1. С. 28–43.

- Хляп Л.А., 1980. Основные проблемы изучения связей мелких млекопитающих с территорией // Фауна и экология грызунов. Вып. 14. С. 44–62.
- Bashlykova L., Rascosha O., Starobor N., 2019. Induction of abnormal sperm heads in small mammals under chronic ionizing radiation // Turkish Journal of Zoology. V. 43. P. 540–544.
- Fisher P., 1999. Review of using Rhodamine B as a marker for wildlife studies // Wildl. Soc. Bull. V. 27. P. 318–329.
- Howard W.E., 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // American Midland Naturalist. V. 63. P. 152–161.
- Kozakiewicz M., ChoŁuj A., Kozakiewicz A., 2007. Long-distance movements of individuals in a free-living bank vole population: an important element of male breeding strategy // Acta Theriologica. V. 52 (4). P. 339–348.
- Lidicker W.Z. Jr., 1985. Dispersal. The American Society of Mammalogists. Special publication. V. 8. P. 420–454.
- Lindsey G.D., 1983. Rhodamine B: a systemic fluorescent marker for studying mountain beavers (*Aplodontia rufa*) and other animals // Northwest Science. V. 57 (1). P. 16–21.
- Ryabokon N.I., Goncharova R.I., 2006. Transgenerational accumulation of radiation damage in small mammals chronically exposed to Chernobyl fallout // Radiat. Environ. Biophys. V. 45. P. 167–177.
- Theodorakis C.W., Bickham J.W., Lamb T. Medica P.A., Lyne T.B., 2001. Integration of genotoxicity and population genetic analyses in kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) exposed to radionuclide contamination at the Nevada Test Site, USA // Environ. Toxicol. and Chem. V. 20. № 2. P. 317–326.
- Tolkachev O., 2019. A new baiting scheme and simple method of rhodamine B detection could improve biomarking of small mammals // European Journal of Wildlife Research. V. 65. № 10. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1243-5>
- Watts C.H.S., 1970. Long distance movement of bank voles and wood mice // J. Zool., Lond. V. 161. P. 247–256.
- Weerakoon M.K., Price C.J., Banks P.B., 2013. Hair type, intake, and detection method influence Rhodamine B detectability // J. Wildl. Manag. V. 77. P. 306–312.

LONG-DISTANCE LOCOMOTION OF THE PYGMY WOOD MOUSE (*SYLVAEMUS URALENSIS*, MURIDAE): MOVEMENT SPEED AND DISTANCE REVEALED WITH GROUP BIOMARKING

E. B. Grigorkina¹*, G. V. Olenev¹

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia
*e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Using the method of group biomarking with rhodamine B, new data on migratory patterns (natal dispersal and breeding dispersal) of the Pygmy wood mouse (*Sylvaemus uralensis* (Pallas 1811)) outside its home range were received by studying the long-distance locomotion of small mammals at the Eastern Urals Radiation Reserve (Chelyabinsk Region, southern Urals). Long-distance locomotion (1500 m) for 14 h per dark part of the day was registered for two yearling males for the first time, allowing for a possible speed of *S. uralensis* movement to be estimated. Taking into account that the main activities of rodents occur during evening and morning twilight, the actual time could be considerably shorter. Both dispersers were under-yearling males of different functional status. One of them was a young animal captured during spring reproduction (May, 2019) in the year of birth. The other male was young, captured before leaving in winter (October, 2021) and not reproducing in the year of birth. Group biomarking with rhodamine B made it possible to estimate a night distance and the speed of *S. uralensis* movement, also allowing an episode of external contamination by biomarker of the transient specimens (October, 2021) that visited the marking plot, but did not touch the baits to be revealed. Our results allow us to conclude that long-distance locomotion of individuals of different functional status beyond the home area as being normal in *S. uralensis*.

Keywords: rodents, monitoring, migration, rhodamine B

УДК 599.4:556.5(470.2)

РУКОКРЫЛЫЕ (СHIРОПТЕРА) НА ОЗЕРНО-РЕЧНЫХ СИСТЕМАХ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 г. В. В. Белкин^а, В. А. Илюха^а, Е. А. Хижкин^а *,
А. Н. Ляпунов^б, А. О. Толстогузов^а

^аИнститут биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск, 185910 Россия

^бЦентр дистанционного образования детей, Киров, 610044 Россия

*e-mail: hizhkin84@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.

После доработки 14.04.2022 г.

Принята к публикации 18.04.2022 г.

В 2016–2020 гг. изучали видовой состав и распространение рукокрылых в Республике Карелия и Архангельской области, особенности использования летучими мышами водных объектов различных категорий. Апробирован метод точечного учета с использованием пассивного ультразвукового детектора на 90 озерах и 192 реках при проведении ночных автомобильных маршрутных учетов (5810 км). В подзоне средней тайги Карелии выполнены 14 учетов рукокрылых на берегах озер и рек с использованием паутинных сетей и ультразвукового детектора, а также 15 водных учетов с детектором на модельном водоеме с моторной лодки. На стоячих водоемах и водотоках зарегистрировано 234 случая идентификации летучих мышей, на модельном водоеме – 88 случаев, паутинными сетями отловлено 90 летучих мышей. На озерно-речных системах зарегистрирован весь перечень рукокрылых региона, определены самые северные точки их регистрации: *M. nattereri* и *M. brandtii/mystacinus* 64.120° N, *M. daubentonii* и *M. dasycneme* – 64.870° N, *E. nilssonii* – 66.275° N. В широтном направлении на озерно-речных системах Карелии отмечены ультразвуковые сигналы *P. auritus* и *N. noctula* до 66.275° N, а сигналы *V. murinus* – до 65.218° N, что значительно севернее видовых ареалов, показанных на картах МСОП (IUCN Red List). Относительное обилие рукокрылых на озерно-речных системах севера европейской части России определяется фактором “видовая принадлежность” ($\eta = 89.7\%$, $F = 8.73$, $p < 0.01$). На всех категориях водных объектов в регионе и его частях прослеживается общая закономерность – преобладание в сообществах рукокрылых *E. nilssonii*. Встречаемость летучих мышей на озерно-речных системах Севера составляет 56.4% и определяется факторами “видовая принадлежность” ($\eta = 47.0\%$, $F = 15.57$, $p < 0.0001$), географическое расположение частей региона ($\eta = 22.9\%$, $F = 52.54$, $p = 0.001$), а также совместным влиянием этих факторов ($\eta = 16.9\%$, $F = 5.54$, $p < 0.05$). Показана зависимость показателей встречаемости и относительного обилия рукокрылых (%) от ряда природных факторов, выявлены некоторые региональные и зональные особенности в системе “водные объекты–рукокрылые”.

Ключевые слова: летучие мыши, видовой состав, распространение, относительное обилие, встречаемость

DOI: 10.31857/S0044513422100038

Озерно-речные системы Европейского Севера России – важнейший элемент ландшафта, который используется для нагула и водопоя всеми видами рукокрылых региона. Стоячие водоемы и водотоки, наряду с прибрежными местообитаниями (водоохранные леса), имеют исключительную значимость как экологические русла расселения видов (Громцев и др., 2009). В отличие от более южных регионов России и западной Европы, север России обладает обширной гидрологической сетью и, как следствие, большей доступностью для рукокрылых.

На территории, расположенной в пределах Балтийского кристаллического щита (Республика Карелия, РК) и Русской равнины (Архангельская обл.), эта систематическая группа животных оказалась наименее изученной в фаунистическом и зоогеографическом отношении (Богдарина, Стрелков, 2003). Заполнению такого пробела способствуют широкие возможности использования акустических наблюдений в экологических исследованиях (Jones et al., 2013), в том числе и на северных пределах распространения видов (Белкин и др., 2018; Michaelsen, 2016; Tidenberg et al., 2019; Rydell et al., 2020). Они позволяют более

оперативно фиксировать происходящие динамические процессы в видовом составе и распространении отдельных видов рукокрылых, выявлять некоторые общие и региональные особенности их экологии.

Цель работы — изучение пространственных закономерностей состояния сообществ летучих мышей на озерно-речных системах севера европейской части России. Нами были поставлены задачи: изучение с использованием статического ультразвукового детектора видового состава, распространения, встречаемости и относительного обилия рукокрылых на озерах и реках региона и его частей; изучение видовых особенностей использования рукокрылыми стоячих водоемов и водотоков; изучение влияния размерных характеристик водных объектов на показатели использования их летучими мышами. В работе проверена гипотеза о возможности и эффективности кратковременной акустической съемки летучих мышей на озерно-речных системах в процессе автомобильных маршрутных учетов для решения зоогеографических и экологических задач. Среди них — сохранение стабильности высоких показателей встречаемости и относительного обилия доминирующего вида — северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* (Keyserling Blasius 1839)), а также увеличение этих показателей у водяной ночницы (*Myotis daubentonii* (Kuhl 1817)) и прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* (Voie 1825)) в характерной для них среде обитания.

Отечественными исследователями рукокрылых подобные задачи не ставились и не решались. Как правило, работы сводились к изучению летучих мышей с использованием паутинных сетей или их комбинации с ультразвуковой регистрацией рукокрылых на отдельных водоемах и водотоках заповедников и национальных парков подзоны южной тайги, подтаежных и широколиственных лесов (Vlaschenko et al., 2016; Belkin et al., 2021). Большинство зарубежных исследований, так же как и в России, базировались на сборе материалов на отдельных водных объектах, на локальных территориях и посвящены одному или нескольким видам рукокрылых, чаще всего *M. daubentonii* (Salvarina, 2016). Результаты таких работ зачастую не позволяют использовать их для экстраполяции на другие водные объекты и более обширные территории.

Автомобильные маршрутные учеты с ультразвуковым детектором летучих мышей апробированы в западной Европе и в центральной России достаточно давно (Jones et al., 2013), но лишь в Словакии (Cel'uch et al., 2016) одновременно с маршрутным проведением учет летучих мышей на водных объектах, а в северной Финляндии (Siivonen, Wermundsen, 2008) — специальный учет рукокрылых на серии водоемов и водотоков. При

этом результаты работ в Финляндии отражают регистрацию видов на 26 озерах и реках в широтном градиенте, а в Словакии — относительное обилие летучих мышей в целом на 1040 км маршрутов. В этом исследовании мы сконцентрировали внимание на интегрированном анализе результатов точечной регистрации рукокрылых на широкой выборке стоячих водоемов и водотоков. Такой подход, наряду с масштабом охваченных территорий, можно считать новаторским как для российских, так и для зарубежных исследований летучих мышей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы проведены в различающихся по геологическому строению и рельефу Республике Карелия (Балтийский кристаллический щит) и Архангельской обл. (Русская равнина). На территории Карелии и Архангельской обл. зарегистрировано 61.1 и 59.4 тыс. озер, 23.6 и 71.8 тыс. рек соответственно. Озерность Карелии (суммарная площадь поверхности озер, % от общей площади республики) составляет 11.4%, Архангельской обл. — на порядок ниже (1.0%). В обеих частях региона преобладают малые озера площадью до 10 км² (Карелия 99.8%, Архангельская обл. 93.0%). Густота речной сети на обеих территориях одинакова — 0.5–0.6 км/км². В Карелии реки мелкие и порожистые, в Архангельской обл. — равномерного типа с плавным продольным профилем (Назарова и др., 2003; Громцев и др., 2019; Попов и др., 2020).

Протяженность ночных автомобильных маршрутов по учету рукокрылых в конце июля—в августе 2016–2019 гг. составила 5810 км (рис. 1). Маршруты проходили вдоль 90 стоячих водоемов (озера), среди которых 30 ламб (мелких озер диаметром от 100 до 300 м без видимого стока воды), и через 192 водотока (ручьи и реки с шириной русла от 3 до 120 м). В Карелии учет проведен на 77 стоячих водоемах и 134 водотоках, в Архангельской обл. — на 13 и 58 водных объектах, соответственно.

Автомобильные учеты предусматривали остановки на всех мостах через пересекавшие маршруты водотоки и на берегу водоемов, находившихся в непосредственной близости (5–20 м). Продолжительность учета 5 мин (Cel'uch et al., 2016). При большой ширине русла водотока и для регистрации видов со слабым ультразвуковым сигналом учеты проводились на двух концах моста по 5 мин на каждый учет. Аналогичные по продолжительности точечные учеты рукокрылых на автомобильных маршрутах ранее апробировались на остановках вне водных объектов (Fisher-Phelps et al., 2017).

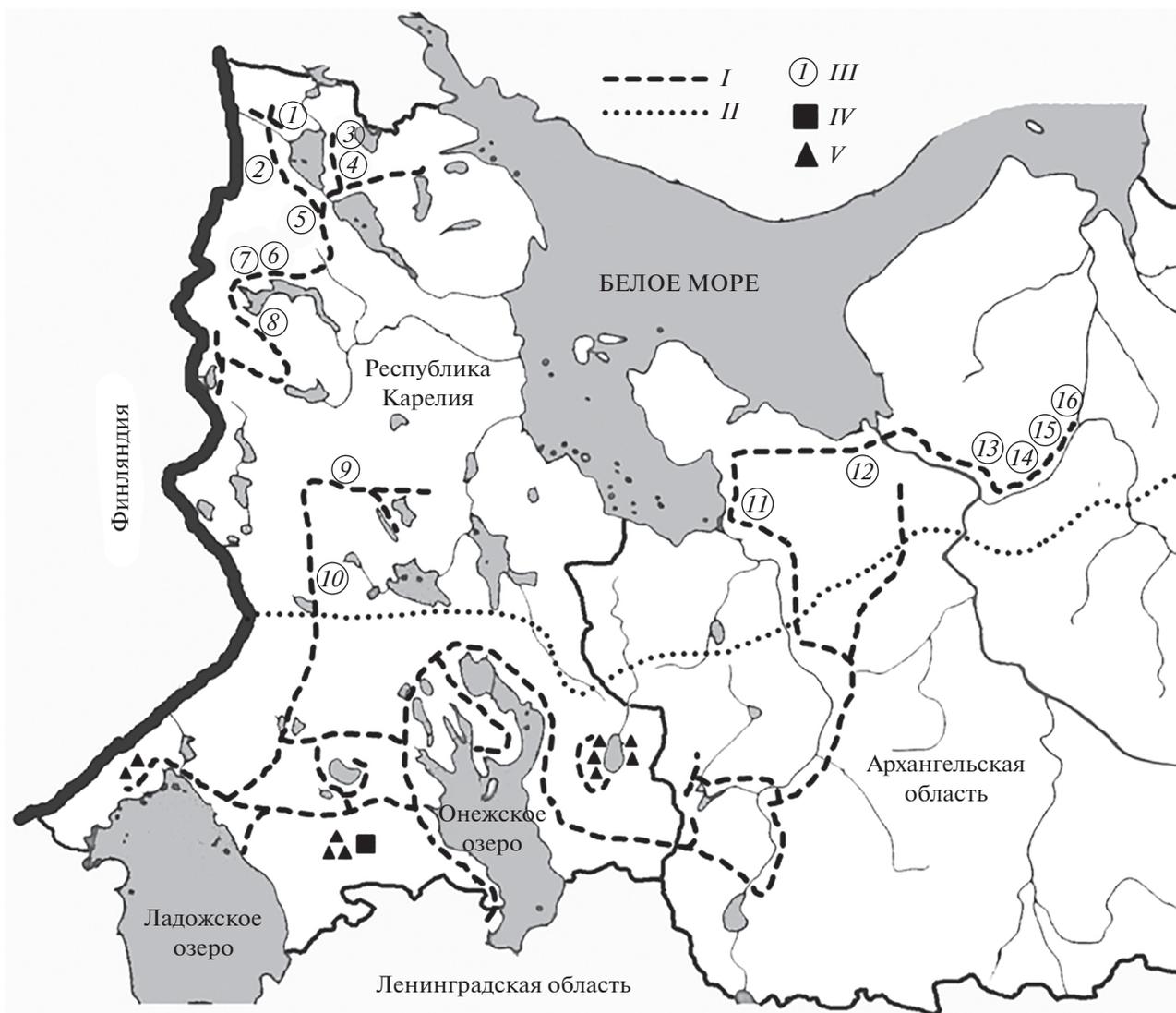


Рис. 1. Распределение учетных маршрутов на севере европейской части России: *I* – учетные маршруты, *II* – граница подзона средней и северной тайги, *III* – самые северные точки регистрации (1–16) рукокрылых на озерно-речных системах, *IV* – модельный водоем оз. Каскеснавлоковское, *V* – места отлова рукокрылых паутинными сетями.

В подзоне средней тайги Карелии в 2018–2020 гг. с конца июля по середину августа проведено 14 учетов рукокрылых на 6 стоячих водоемах и 4 водотоках с использованием паутинных сетей. Эти учеты начинали за 1 час до захода солнца и заканчивали в 3 часа ночи. Отловлено 90 экз. летучих мышей. В 2016–2018 гг. с мая по октябрь выполнено 15 учетов рукокрылых на модельном водоеме с использованием ультразвукового детектора в сочетании с визуальными наблюдениями. Ночные учеты с моторной лодки, как и на автомобильных маршрутах, начинали через 45 мин после захода солнца. На озере продолжительность каждого учета составила 1.5–2 ч. На автомобильных маршрутах учеты заканчивали за 30 мин до восхода солнца. Учет на модельном во-

доеме проводили на удалении 20–30 м от изрезанной береговой линии длиной 12.6 км. Скорость движения около 10 км/ч – была обусловлена характером береговой линии, малой глубиной озера и изобилием зарослей макрофитов. Для определения видового состава и относительного обилия рукокрылых сопоставляли несколько показателей: видовую идентификацию, время регистрации летучих мышей и время прохождения береговых контрольных точек, время и расстояние между смежными регистрациями одного вида, характер полета и размеры рукокрылых. За три летних сезона на модельном водоеме зарегистрировано 88 случаев идентификации летучих мышей, что, вероятно, можно оценивать как минимальный показатель.

Для проверки объективности регистрации рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula* (Schreber 1774)) и характеристик ее эхолокационных сигналов на севере европейской части России мы использовали наши учеты в конце июля 2020–2021 гг. в Ленинградской обл. (окрестности г. Старый Петергоф – 59.896° N, 29.839° E). Учет летучих мышей проводили на берегу небольшого пруда с использованием паутинных сетей и ультразвукового детектора. Отловлено 112 экз., среди которых 9 *N. noctula*.

На учетах применяли статический ультразвуковой детектор Song Meter SM2 Bat+ (США) с всенаправленным выносным микрофоном. Использовалась система прямой записи, которая с высокой скоростью дискретизации оцифровывает звук полного спектра на носитель. Диапазон записываемых сигналов 8–120 кГц. Определение видов осуществлялось в автоматическом режиме с помощью программного обеспечения Kaleidoscope Pro ver. 3.1.1., которое идентифицирует и удаляет шумовые файлы, выделяет файлы с минимальным количеством импульсов (менее двух), предоставляет для каждой серии импульсов ряд частотно-временных характеристик. Использовали классификатор для Финляндии, что при низком разнообразии летучих мышей в нашем регионе повышает точность идентификации видов, которая, по мнению ряда специалистов, пока еще недостаточно надежна и результаты которой следует принимать с осторожностью, особенно в регионах с высоким разнообразием летучих мышей (Russo, Voigt, 2016; Rydell et al., 2017). При обработке материалов учетов ночница Брандта (*Myotis brandtii* (Eversmann 1845)) и усатая ночница (*Myotis mystacinus* (Kuhl 1817)) объединены в условную группу *M. brandtii/mystacinus*.

При автоматической идентификации в каждом файле использовалось общее количество обнаруженных импульсов (N) и выдавались средние значения переменных. Применялись 12 параметров, которые апробированы достаточно давно (Russo, Jones, 2002; Redwell et al., 2009; Armitage, Ober, 2010): F_c – средняя характеристическая частота (кГц), “тело” вызова – это часть вызова, состоящая из наиболее плоского наклона, где характеристическая частота обычно представляет собой частоту в самой последней части тела вызова; S_c – средняя характеристическая крутизна (октав в секунду) – это крутизна тела вызова. Положительные значения соответствуют уменьшению частоты, а отрицательные значения – увеличению частоты; Dur – средняя продолжительность (мс) – это продолжительность вызова; F_{max} – средняя максимальная частота (кГц) – максимальная обнаруженная частота вызова; F_{min} – средняя минимальная частота (кГц) – минимальная обнаруженная частота вызова; F_{mean} –

средневзвешенная частота (кГц) – взвешенная по времени частота вызова; ТВС – среднее время между вызовами (мс) – если “ N ” выше единицы, это средний период от начала одного вызова до начала следующего; F_k – средняя частота колена (кГц) – частота в начале вызова; T_k – среднее время до колена (мс) – время от начала вызова до начала тела вызова; S_1 – средний начальный наклон (октавы в секунду) – начальный наклон вызова; T_c – среднее время характеристики (мс) – время от начала вызова до окончания тела вызова; Qual – среднее качество вызова (%) – показатель гладкости вызова, где меньшие значения указывают на более плавный вызов. Часть параметров представлена в табл. 1. Для точной идентификации видов наиболее важными были признаны частотные характеристики (F_{max} , F_{min} , F_k , F_c), а также S_c и Dur. Среди них F_c в среднем была самой важной переменной для всех поставленных задач классификации (Armitage, Ober, 2010). При этом отказ от наименее эффективных временных характеристик (T_k , T_c , ТВС) может привести к неприемлемой потере точности идентификации.

Авторы не ставили своей задачей дать оценку эффективности работы и надежности использования оборудования и программного обеспечения. Результаты, полученные при автоматической обработке широкого перечня анализируемых показателей, приняты как данность, реально отражающая уровень идентификации при низком видовом составе фауны рукокрылых региона. Вместе с тем, следует отметить, что приведенные в табл. 1 характеристики не всегда соответствуют истинным показателям эхолокационных сигналов у рассматриваемых видов рукокрылых.

На каждой точке за единицу учета (один случай идентификации вида) принимали только одну серию импульсов (от 7 до нескольких десятков) каждого регистрируемого вида. Такая серия импульсов записывалась в один файл. Чаще всего определение было безальтернативным. Таким образом, общее количество случаев идентификации летучих мышей на водных объектах складывается из количества случаев идентификации отдельных видов, зарегистрированных на каждой точке учета. На водоемах Карелии зарегистрировано 89 случаев идентификации летучих мышей, Архангельской обл. – 13; на водотоках Карелии – 112, Архангельской обл. – 20 случаев идентификации рукокрылых.

Показатель относительного обилия вида (%) определяли как долю от общего количества случаев идентификации летучих мышей, встречаемость (%) – как долю водных объектов с регистрацией рукокрылых от общего количества обследованных объектов, а многовидовой нагул (%) – как долю случаев одновременной идентификации регистрации 2–4 видов на точке учета от общего ко-

Таблица 1. Характеристика эхолокационных сигналов рукокрылых на севере европейской части России, $M \pm \pm \text{mean (min-max)}$

Виды	Количество проанализированных импульсов	Dur	F_c	F_{max}	F_{min}	F_{mean}
<i>M. nattereri</i>	253	2.45 ± 0.24 (2.17–2.94)	49.45 ± 0.40 (42.14–56.32)	74.76 ± 0.90 (64.85–98.42)	35.68 ± 0.30 (31.85–37.70)	51.96 ± 0.40 (46.39–58.22)
<i>M. brandtii/mystacinus</i>	782	2.67 ± 0.15 (2.24–3.30)	46.70 ± 0.24 (40.47–52.43)	71.92 ± 0.55 (54.48–86.04)	36.78 ± 0.18 (32.00–41.28)	51.17 ± 0.25 (44.32–58.75)
<i>M. daubentonii</i>	1254	2.89 ± 0.13 (2.32–4.21)	45.06 ± 0.22 (40.45–49.88)	64.87 ± 0.50 (50.05–74.87)	36.13 ± 0.17 (32.35–39.86)	48.25 ± 0.23 (41.57–52.15)
<i>M. dasycneme</i>	403	2.97 ± 0.21 (2.27–4.40)	37.26 ± 0.35 (33.32–39.71)	46.62 ± 0.80 (38.07–58.77)	33.31 ± 0.27 (30.73–36.38)	39.07 ± 0.36 (34.33–43.15)
<i>P. auritus</i>	321	4.45 ± 0.30 (2.31–6.05)	11.76 ± 0.50 (10.25–12.71)	11.93 ± 1.14 (10.40–12.84)	11.61 ± 0.38 (10.04–12.51)	11.75 ± 0.51 (10.25–12.67)
<i>N. noctula</i>	941	5.56 ± 0.21 (2.04–12.37)	17.85 ± 0.34 (14.85–21.15)	18.17 ± 0.78 (15.01–21.62)	17.57 ± 0.26 (14.65–20.69)	17.86 ± 0.35 (14.84–21.10)
<i>E. nilssonii</i>	1288	5.54 ± 0.15 (3.48–12.36)	29.72 ± 0.25 (27.87–31.15)	35.11 ± 0.57 (30.82–42.42)	29.06 ± 0.19 (27.27–30.56)	31.01 ± 0.26 (29.39–33.35)
<i>V. murinus</i>	312	5.06 ± 0.23 (3.14–7.72)	25.93 ± 0.39 (23.08–27.89)	27.32 ± 0.88 (23.40–32.96)	25.41 ± 0.29 (22.65–27.21)	26.18 ± 0.40 (23.05–28.98)

личества водных объектов с регистрацией рукокрылых.

Полученный цифровой материал обрабатывали общепринятыми статистическими методами, используя пакеты программ MS Excel и Statgraphics Plus 5.0. Сравнение выборок проводили с применением параметрического (t-критерий Стьюдента) или непараметрических (U-критерий Вилкоксона-Манна-Уитни, χ^2 -критерий согласия Пирсона) критериев. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Степень влияния различных факторов на изучаемые показатели оценивали с использованием многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На озерно-речных системах севера европейской части России зарегистрирован весь перечень летучих мышей региона: ночница Наттерера (*Myotis nattereri* (Kuhl 1817)), *M. brandtii/mystacinus*, *M. daubentonii*, *M. dasycneme*, бурый ушан (*Plecotus auritus* (L. 1758)), *N. noctula*, *E. nilssonii*, двцветный кожан (*Vespertilio murinus* (L. 1758)). В Карелии и на стоячих водоемах, и на водотоках зарегистрированы все девять видов рукокрылых, тогда как в Архангельской обл. в точечные учеты не попали *M. nattereri* и *M. brandtii/mystacinus*.

В широтном направлении регистрация ультразвуковых сигналов *P. auritus* и *N. noctula* на озерно-речных системах Карелии отмечена до 66.275° N, а *V. murinus* – до 65.218° N, что значительно север-

нее видовых ареалов, показанных на картах МСОП (IUCN Red List). Самые северные точки регистрации других видов также относятся к подзоне северной тайги: *M. nattereri* и *M. brandtii/mystacinus* – 64.120° N, *M. daubentonii* и *M. dasycneme* – 64.870° N, *E. nilssonii* – 66.275° N. В Архангельской обл. зарегистрированные виды, кроме *E. nilssonii* и *V. murinus*, отмечены значительно южнее – в подзоне средней тайги.

Относительное обилие рукокрылых на озерно-речных системах севера европейской части России определяется фактором “видовая принадлежность” ($\eta = 89.7\%$, $F = 8.73$, $p < 0.01$). На всех категориях водных объектов в регионе и его частях (Республика Карелия и Архангельская обл.) прослеживается общая закономерность – преобладание в сообществах рукокрылых *E. nilssonii* (табл. 2).

Среднее количество видов, зарегистрированное на одном водном объекте севера европейской части России, составляет 0.83 и достоверно ($p < 0.01$) выше на водоемах, чем на водотоках. В Карелии и Архангельской обл. различия этого показателя на водоемах не достоверны (1.16 и 1.00, соответственно), а на водотоках существенно различаются (0.84 и 0.35, $p < 0.001$).

На относительное обилие рукокрылых на стоячих водоемах Европейского севера России (табл. 3) оказывает влияние ряд факторов: географическое расположение частей региона ($\eta = 38.1\%$, $F = 75.4$, $p = 0.0001$), видовая принадлежность ($\eta = 27.4\%$, $F = 9.28$, $p < 0.01$), размер водоема ($\eta = 11.5\%$, $F =$

Таблица 2. Видовой состав, относительное обилие и встречаемость рукокрылых на стоячих водоемах (1) и водотоках (2) севера европейской части России

Виды, показатели	Относительное обилие, %			Встречаемость, %		
	1	2	в целом	1	2	в целом
<i>M. nattereri</i>	1.0	3.8*	2.6	1.1	2.6*	2.1
<i>M. brandtii/mystacinus</i>	2.0	3.0*	2.6	2.2	2.1	2.1
<i>M. daubentonii</i>	8.8	9.1	9.0	10.0	6.3*	7.5
<i>M. dasycneme</i>	6.9	3.8*	5.1	7.8	2.6*	4.3
<i>P. auritus</i>	14.7	5.3*	9.4	16.7	3.7*	7.8
<i>N. noctula</i>	19.6	16.7	17.9	22.2	11.5*	14.9
<i>E. nilssonii</i>	33.3	53.0*	44.4	37.8	36.5	36.9
<i>V. murinus</i>	13.7	5.3*	9.0	15.6	3.7*	7.5
Среднее количество видов на один обследованный водный объект	1.13	0.69*	0.83			
Встречаемость рукокрылых, %				68.9	50.5	56.4

Примечания. * – различия между водоемами и водотоками достоверны (критерий χ^2 , $p < 0.05$).

Таблица 3. Относительное обилие рукокрылых на стоячих водоемах Карелии и Архангельской обл. по результатам ультразвуковой регистрации, %

Виды, показатель	Республика Карелия			Архангельская область		
	озера	ламбы	всего	озера	ламбы	всего
<i>M. nattereri</i>	1.6	0	1.1	0	0	0
<i>M. brandtii/mystacinus</i>	3.2	0	2.2	0	0	0
<i>M. daubentonii</i>	9.7	0	6.8	30.0	0	23.1
<i>M. dasycneme</i>	9.7	3.7	7.9	0	0	0
<i>P. auritus</i>	16.1	14.8	15.7	10.0	0	7.7
<i>N. noctula</i>	16.1	25.9	19.1	30.0	0	23.1
<i>E. nilssonii</i>	32.3	33.4	32.6	30.0	66.7	38.4
<i>V. murinus</i>	11.3	22.2	14.6	0	33.3	7.7
Среднее количество видов на один обследованный водоем	1.22	1.04	1.16	1.11	0.75	1.00

= 27.14, $p < 0.01$), а также совместное влияние двух факторов – расположение частей региона и размер водоема ($\eta = 6.3\%$, $F = 14.89$, $p < 0.01$) и видовая принадлежность и расположение частей региона ($\eta = 14.6\%$, $F = 4.95$, $p < 0.05$).

Эти же факторы, но в другой последовательности по силе влияния, отмечены для водотоков (табл. 4): видовая принадлежность ($\eta = 41.9\%$, $F = 11.79$, $p = 0.0001$), географическое расположение частей региона ($\eta = 12.6\%$, $F = 24.84$, $p < 0.001$), ширина водотока ($\eta = 7.95\%$, $F = 7.83$, $p < 0.01$). Значимое совместное влияние двух факторов отмечено для ширины водотока и частей региона ($\eta = 7.9\%$, $F = 7.77$, $p < 0.01$), а также для видовой принадлежности и частей региона ($\eta = 13.2\%$, $F = 3.72$, $p < 0.05$).

Встречаемость летучих мышей на озерно-речных системах севера европейской части России составляет 56.4% и определяется факторами “видовая принадлежность” ($\eta = 47.0\%$, $F = 15.57$, $p < 0.0001$), географическое расположение частей региона ($\eta = 22.9\%$, $F = 52.54$, $p = 0.001$), а также совместным влиянием этих факторов ($\eta = 16.9\%$, $F = 5.54$, $p < 0.05$). Карелия и Архангельская обл. различаются по этому показателю и на стоячих водоемах ($p < 0.05$), и на водотоках ($p < 0.001$).

Многовидовой нагул рукокрылых на озерно-речных системах определяется размером водоема ($\eta = 23.1\%$, $F = 6.29$, $p < 0.05$) и шириной русла водотока ($\eta = 32.0\%$, $F = 4.05$, $p < 0.05$). Для региона этот показатель составил 28.3% и в Карелии был значительно выше, чем в Архангельской обл. (31.8 и 11.1%, соответственно, $p < 0.05$).

Таблица 4. Относительное обилие рукокрылых на водотоках разной ширины Карелии и Архангельской обл. по результатам ультразвуковой регистрации, %

Виды, показатель	Республика Карелия				Архангельская обл.			
	<10 м	11–50 м	>50 м	всего	<10 м	11–50 м	>50 м	всего
<i>M. nattereri</i>	0	7.1	0	4.5	0	0	0	0
<i>M. brandtii/mystacinus</i>	6.7	2.9	0	3.6	0	0	0	0
<i>M. daubentonii</i>	10.0	11.4	8.3	10.7	0	0	0	0
<i>M. dasycneme</i>	0	5.7	0	3.6	0	0	20.0	5.0
<i>P. auritus</i>	3.3	5.7	8.3	5.3	0	16.7	0	5.0
<i>N. noctula</i>	23.3	17.2	8.3	17.9	11.1	0	20.0	10.0
<i>E. nilssonii</i>	50.0	45.7	66.8	49.1	88.9	83.3	40.0	75.0
<i>V. murinus</i>	6.7	4.3	8.3	5.3	0	0	20.0	5.0
Среднее количество видов на один обследованный водоток	0.48	1.21*	0.92*	0.84	0.26	0.35**	0.83	0.35**

Примечания. * – различия достоверны по сравнению с водотоками с шириной русла менее 10 м (критерий χ^2 , $p < 0.05$); ** – различия достоверны по сравнению с аналогичными водотоками Карелии (критерий χ^2 , $p < 0.05$).

Результаты дискриминантного анализа показали, что на основе указанных в табл. 1 параметров можно однозначно идентифицировать *P. auritus*, *N. noctula* и *E. nilssonii* в 100% случаев, а *M. dasycneme* и *V. murinus* – в 96.7 и 96.0% случаев правильной классификации, соответственно (рис. 2). Для остальных трех видов существует значительная область перекрытия, однако при попарном анализе по характеристикам ультразвуковых сигналов правильность их определения составляет более 80%. При этом первая дискриминантная функция охватывает 93.89% общей

дисперсии (лямбда Уилкса – 0.003, $p < 0.001$), а основной вклад в нее вносят F_{max} и F_{mean} , в то время как вторая – только 5.27% (лямбда Уилкса – 0.17, $p < 0.001$), а основными предикторами являются F_{min} и F_{mean} , но последний уже с отрицательным знаком.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Европе и Северной Америке акустическая съемка является наиболее распространенным методом для оценки использования летучими мы-

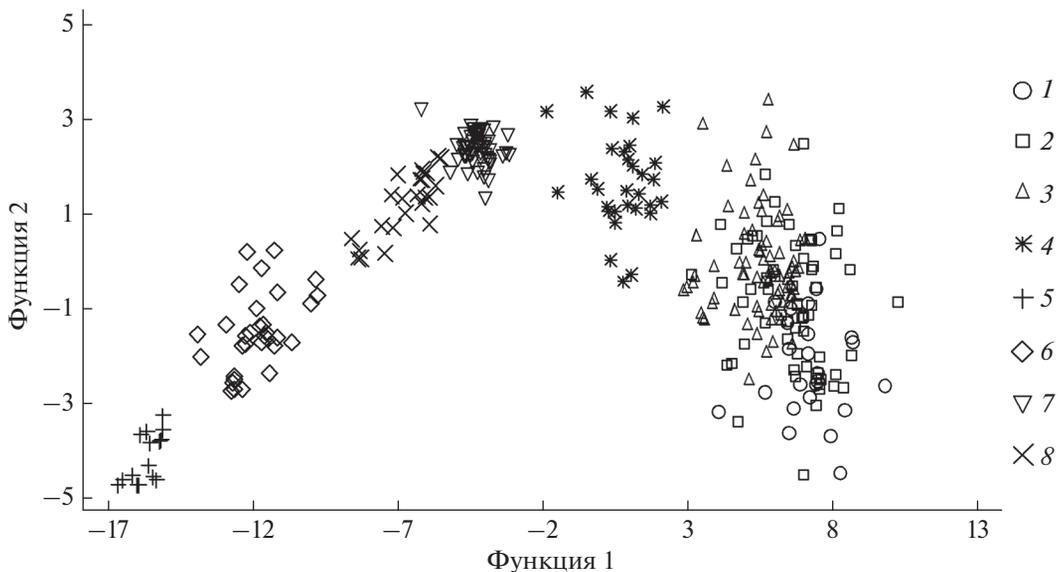


Рис. 2. Распределение изученных видов летучих мышей в области дискриминантных функций, построенных на основе параметров эхолокационных сигналов: 1 – *M. nattereri*, 2 – *M. brandtii/mystacinus*, 3 – *M. daubentonii*, 4 – *M. dasycneme*, 5 – *P. auritus*, 6 – *N. noctula*, 7 – *E. nilssonii*, 8 – *V. murinus*.

шами среды обитания (Salvarina, 2016). Огромный массив данных по региональным особенностям экологии рукокрылых на водных объектах можно свести к одному основному обобщению: эти биотопы играют важную роль в жизнедеятельности всех летучих мышей как места нагула, водопоя и как экологические русла расселения видов (Mysłajek et al., 2007; Siivonen, Wermundsen, 2008; Hagen, Sabo, 2011; Krüger et al., 2012; Burns et al., 2015; Ciechanowski, 2015; Bruckner, 2016; Ciechanowski et al., 2017; Todd, Waters, 2017), но лишь для *M. daubentonii* и *M. dasycneme* выступают как основные видоспецифичные местообитания.

Полученные нами характеристики эхолокационных сигналов летучих мышей, в том числе по низкочастотным сигналам *P. auritus* и *N. noctula* (табл. 1), укладываются в лимиты, приводимые для европейских видов (Дзенаевич, 1997; Anděra, Gausler, 2012; Jones et al., 2013; Dietz, Kiefer, 2016; Brabant et al., 2016; Limits ..., 2022). Характеристики эхолокационных сигналов *N. noctula*, полученные нами в Ленинградской обл. при одновременном отлове и регистрации детектором летучих мышей, совпадают с полученными в Карелии и Архангельской обл.

Результаты наших учетов показывают, что видовой состав рукокрылых на озерно-речных системах аналогичен наблюдаемому на автомобильных маршрутах в лесных биотопах. Однако регистрация 88.8% *M. daubentonii* и 90.9% *M. dasycneme* на автомобильных маршрутах приурочена именно к водным объектам. В Финляндии и Великобритании для *M. daubentonii* получены сходные данные (Vaughan et al., 1997; Wermundsen, Siivonen, 2008). Известно (Bruckner, 2016), что высокое видовое разнообразие на водоемах может быть результатом краткосрочных посещений их рукокрылыми закрытых местообитаний.

Регистрация видов в широтном направлении наблюдается значительно дальше к северу, чем предполагалось до начала работ (рис. 1). Самые северные точки регистрации *M. nattereri* отмечены на р. Нурдас (точка № 9 на рис. 1) и на р. Бола (№ 10); ночниц условной группы *M. brandtii/mystacinus* – на безымянном озере (№ 9); *M. daubentonii* – на р. Сельвана (№ 8), р. Нурдас и на безымянном озере (№ 9), р. Бола (№ 10); *M. dasycneme* – на р. Кюреля (№ 8), р. Понноки (№ 9); *P. auritus* – на оз. Паанаярви, р. Оланга (№ 1), оз. Петроярви (№ 3); *N. noctula* – на оз. Паанаярви, р. Оланга (№ 1), р. Китис, р. Нурис (№ 2); *E. nilssonii* – на р. Оланга (№ 1), р. Мюгра (№ 4), р. Понча (№ 5), на Белом море (№ 11), р. Корода (№ 12), р. Юра (№ 13), р. Гбач, р. Чуса, р. Чуплега (№ 14), р. Карьела, р. Белая (№ 15); *V. murinus* – на р. Ухта (№ 6), на безымянной ламбе (№ 7), р. Нурдас (№ 9) и на безымянной ламбе (точка № 16 на рис. 1).

M. nattereri встречается в Финляндии выше 61° N (Siivonen, Wermundsen, 2008), в Швеции – до 63° N (Mitchell-Jones et al., 1999). В Архангельской обл. *M. brandtii* была отловлена А.Н. Ляпуновым в 2018 г. в паутинные сети на р. Северная Двина ниже г. Котлас (61.130° N, 46.599° E) и нами в 2019 – 2020 гг. в Карелии на оз. Водлозеро (62.413° N, 37.100° E), оз. Келкозеро (62.468° N, 36.684° E), оз. Каскеснаволоокское (61.598° N, 33.366° E) и на ручьях Навдручей (62.138° N, 36.752° E) и Тервоярви (61.388° N, 30.031° E) (Белкин и др., 2020). *M. mystacinus* обнаружена А.П. Кутенковым на берегу р. Суна в Карелии (62.276° N, 33.980° E), что, наряду с нашими отловами (Belkin et al., 2021), является одной из самых северных точек встреч вида на севере европейской части России. Финские исследователи (Siivonen, Wermundsen, 2008) зарегистрировали *M. brandtii/mystacinus* на р. Оуланкайоки, впадающей в оз. Паанаярви (66.218° N, 29.200° E), а *M. daubentonii* – даже севернее Полярного круга. Визуально и одновременно с использованием детектора мы зарегистрировали *M. daubentonii* на оз. Каскеснаволоокское, на р. Суоёки (62.231° N, 32.464° E) и р. Сельвана (64.818° N, 30.713° E), *M. dasycneme* – на оз. Каскеснаволоокское, *N. noctula* – на двух безымянных озерах у д. Суднозеро (65.029° N, 30.393° E). В Финляндии *N. noctula* регистрируется до 64° N (Tidenberg et al., 2019). Исследования с использованием метода стабильных изотопов (Lehnert et al., 2014; Voigt et al., 2016) предсказывали происхождение части *N. noctula* значительно севернее, чем нынешний ареал этого вида в базе IUCN. Наши самые северные визуальные встречи и одновременная регистрация детектором *E. nilssonii* отмечены на р. Суоёки, ламбе у д. Суднозеро, на р. Понча (65.772° N, 31.057° E). В Мурманской обл. *E. nilssonii* встречен на р. Патсойоки на границе с Норвегией – 69.016° N, 29.077° E (Катаев, 2018). Экземпляр *V. murinus* был получен в Архангельской обл. с р. Емца – 63° N (Богдарина, Стрелков, 2003). В Карелии вид был пойман нами в 2021 г. в количестве 2 экз.: на берегу оз. Каскеснаволоокское и в здании на набережной Онежского озера в г. Петрозаводск (61.791° N, 34.379° E). Один экземпляр *V. murinus* в августе 2020 г. попал в орнитологические сети в окрестностях д. Гумбарицы (Нижне-Свирский заповедник) на границе Карелии и Ленинградской обл. (60.693° N, 32.940° E). В южной Финляндии, так же как в Норвегии, *V. murinus* отмечен до широты 63° N (Tidenberg et al., 2019).

Показатели относительного обилия и встречаемости рукокрылых на озерах и реках определяются биотопическими и поведенческими особенностями нагула отдельных видов летучих мышей (Ekman, Jong, 1996; Haupt, Schmidt, 2007; Mysłajek et al., 2007; Siivonen, Wermundsen, 2008; Wermundsen, Siivonen, 2008; Krüger et al., 2012; Ciechanows-

Таблица 5. Встречаемость рукокрылых на озерно-речных системах севера европейской части России по результатам ультразвуковой регистрации, %

Виды, показатель	Республика Карелия			Архангельская обл.		
	стоячие водоемы	водотоки	всего	стоячие водоемы	водотоки	всего
<i>M. nattereri</i>	1.3	3.7*	2.8	0**	0**	0**
<i>M. brandtii/mystacinus</i>	2.6	3.0	2.8	0**	0**	0**
<i>M. daubentonii</i>	7.8	9.0	8.5	23.1**	0*, **	4.2**
<i>M. dasycneme</i>	9.1	3.0*	5.2	0**	1.7*, **	1.4**
<i>P. auritus</i>	18.2	4.5*	9.5	7.7	1.7*, **	2.8**
<i>N. noctula</i>	22.1	14.9	17.5	23.1	3.5*, **	7.0**
<i>E. nilssonii</i>	37.7	41.0	39.8	38.5	25.9**	28.2**
<i>V. murinus</i>	16.9	4.5*	9.0	7.7	1.7*, **	2.8**
Встречаемость рукокрылых, %	68.8	59.0	62.6	69.2	31.0	38.0**

Примечания. * – различия достоверны при сравнении водоемов и водотоков в одном регионе (критерий $\chi^2, p < 0.05$); ** – различия достоверны при сравнении показателей по Карелии и Архангельской обл. (критерий $\chi^2, p < 0.05$).

ki, 2015; Ciechanowski et al., 2017), силой ультразвуковых сигналов и дальностью их регистрации (Skiba, 2003; Varataud, 2015), на севере – белыми ночами и продолжительностью темного времени суток в течение летнего периода (Frafjord, 2013), ночными температурами (Todd, Waters, 2017), а также наличием и близостью водных объектов к убежищам и колониям рукокрылых (Ciechanowski et al., 2017).

Высокая встречаемость рукокрылых на водоемах обеих частей региона (68.8 и 69.2%) и на водотоках Карелии (59.0%) говорят о благоприятных качественных характеристиках этих водных объектов для летучих мышей, что способствует относительной равномерности распределения рукокрылых (табл. 5). Низкая встречаемость летучих мышей на реках Архангельской обл. (31.0%), возможно, связана с обширными сельскохозяйственными полями, расположенными по берегам архангельских рек, особенно в подзоне средней тайги.

При точечных учетах на водных объектах обследованного нами региона встречаемость и относительное обилие *E. nilssonii* характеризовались самыми высокими и стабильными показателями. У *M. daubentonii* и *M. dasycneme*, так же как в Словакии (Cefuch et al., 2016), эти показатели не отличались от показателей других рукокрылых. Это обстоятельство позволяет говорить лишь о частичном (в отношении *E. nilssonii*) подтверждении выдвинутой нами гипотезы о возможном доминировании отдельных видов в таких учетах на севере европейской части России.

Более показательными методами, характеризующими реальное использование *M. daubentonii* и *M. dasycneme* водных объектов, выступают уче-

ты паутиными сетями на берегах озер и рек и водные учеты с ультразвуковым детектором на модельном водоеме. Они показали, что при отловах доля *M. daubentonii* составила 34.4%, а при водных учетах – 40.9%. *M. dasycneme* в паутинные сети не поймана, но на модельном водоеме ее относительное обилие составило 25.0%. Наблюдаются достоверные различия между видами *M. daubentonii* и *M. dasycneme* (табл. 5) по встречаемости на разных типах водных объектов Карелии, Архангельской обл. и в целом по региону (критерий $\chi^2, p < 0.05$). Известно (Ciechanowski, 2015), что в северной Польше *M. daubentonii* относят к стенотопным видам, а встречаемость *M. dasycneme* в Бельгии максимальна над широкими реками, каналами и над городскими рвами, но не над большими прудами (Van de Sijpe et al., 2004). Относительное обилие *E. nilssonii* при отлове составило 25.6%, а при учете на модельном водоеме – 22.7%. В странах Западной Европы с низкой численностью вида его встречаемость на водоемах минимальна (Haupt et al., 2006; Bruckner, 2016).

Многовидовой нагул рукокрылых на стоячих водоемах Карелии значительно выше, чем в Архангельской обл. (41.5 и 22.2%, соответственно, $p < 0.05$). На водотоках наблюдается та же закономерность – 25.3 и 5.6%, соответственно (табл. 6). Одной из причин такого соотношения показателей многовидового нагула на водных объектах может быть более высокая относительная численность рукокрылых в РК (0.340 случаев идентификации на 1 км), чем в Архангельской обл. – 0.131 случаев идентификации на 1 км маршрута (Белкин и др., 2020). В южной Финляндии пока-

Таблица 6. Многовидовой нагул рукокрылых на озерно-речных системах севера европейской части России по результатам ультразвуковой регистрации, %

Место учета	Стоячие водоемы			Водотоки				В целом озерно-речные системы
	озера	лабмы	всего	<10 м	11–50 м	>50 м	всего	
Подзона северной тайги РК	35.3	35.7	35.5*	33.3	27.6	25.0	28.9*	31.6
Подзона средней тайги РК	58.8	20.0	50.0	16.7	23.5	20.0	20.6	32.1
Республика Карелия в целом	47.1	31.6	41.5**	25.0	26.1	22.2	25.3	31.8**
Архангельская обл. в целом	14.3	50.0	22.2	0	0	33.3	5.6	11.1
В целом по региону	41.5	33.3	38.7	18.2	23.1	25.0	21.7	28.3

Примечания. * – различия достоверны по сравнению с аналогичными показателями подзоны средней тайги (критерий χ^2 , $p < 0.05$); ** – различия достоверны по сравнению с аналогичными показателями Архангельской обл. (критерий χ^2 , $p < 0.05$).

затель многовидового нагула составил 18% на озерах и 19% на реках (Wermundsen, Siivonen, 2008).

Многовидовой нагул рукокрылых в подзоне северной тайги Карелии характеризуется схожими показателями на стоячих водоемах и водотоках различных категорий (25.0–35.7%). В подзоне средней тайги Карелии наблюдается преобладание многовидового нагула на озерах (58.8%), тогда как на всех других водных объектах он ниже и сопоставим по своей величине (16.7–23.5%). В целом многовидовой нагул на водотоках преобладает в подзоне северной тайги (28.9%) по сравнению со средней (20.6%, $p < 0.05$), а на стоячих водоемах – в подзоне средней тайги РК (50.0 и 35.5% соответственно, $p < 0.05$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изобилие озерно-речных систем на севере европейской части России, особенно в Республике Карелия, обуславливает их высокую доступность и разнообразие условий жизнедеятельности рукокрылых. Использование метода точечных учетов на водных объектах при маршрутных автомобильных учетах можно рассматривать как один из вариантов мониторинга рукокрылых. Такой методический подход позволяет охватить исследованиями большие выборки водоемов и водотоков, что дает возможность получить общую характеристику населения летучих мышей обширных территорий. Выдвинутая нами гипотеза о стабильности высоких показателей встречаемости и относительного обилия некоторых видов на водных объектах региона подтвердилась лишь в отношении доминирующего вида – *E. nilssonii*. Густая сеть водных объектов способствует поддержанию относительной равномерности распределения рукокрылых и, наряду с полосой водоохраных лесов, выступает как экологические русла расселения летучих мышей в регионе.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белкин В.В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Федоров Ф.В., Морозов А.В., Якимова А.Е., 2018. Видовой состав и распространение рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в Карелии // Принципы экологии. № 3. С. 13–23.
- Белкин В.В., Федоров Ф.В., Ляпунов А.Н., 2020. Летнее население летучих мышей ООПТ и смежных с ними территорий на Востоке Фенноскандии // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 5. С. 17–28.
- Богдарина С.В., Стрелков П.П., 2003. Распространение рукокрылых (Chiroptera) на севере европейской России // Plecotus et al. № 6. С. 7–28.
- Громцев А.Н., Антипин В.К., Бахмет О.Н., Данилов П.И., Кузнецов О.Л. и др., 2009. Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 112 с.
- Громцев А.Н., Кузнецов О.Л., Шкиперова Г.Т., 2019. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2018 году. Петрозаводск. 314 с.
- Дзенаевич О.С., 1997. Адаптивные особенности акустической сигнализации и эхолокации бурого ушана (*Plecotus auritus*). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 16 с.
- Катаев Г.Д., 2018. Аннотированный список видов млекопитающих (зверей) // Позвоночные животные заповедника “Пасвик”. Петрозаводск. С. 193–207.
- Назарова Л.Е., Сыстра Ю.Й., Лукашов А.Д., Демидов И.Н., Литвиненко А.В. и др., 2003. Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 259 с.
- Попов И.Н., Шашин Э.В., Андриянов В.В., Перхурова О.В., Воронова Э.А. и др., 2020. Доклад “Состояние и охрана окружающей среды Архангельской области за 2019 год”. Архангельск. 482 с.

- Anděra M., Gaisler J., 2012. Savci České republiky. Popis, rozšíření, ekologie, ochrana. Praha: Academia. 285 p.
- Armitage D.W., Ober H.K., 2010. A comparison of supervised learning techniques in the classification of bat echolocation calls // Ecological Informatics. V. 5. P. 465–473.
- Barataud M., 2015. Acoustic ecology of european bats: Species identification, study of their habitats and foraging behavior. Paris: Biotope & National Museum of Natural History. 352 p.
- Belkin V.V., Fyodorov F.V., Plyukha V.A., Yakimova A.E., 2021. Characteristics of the bat (Chiroptera) population in protected areas in the Northern and Middle taiga sub-zones of European Russia // Заповедная наука. Nature Conservation Research. V. 6. № S1. P. 17–31.
- Brabant R., Laurent Y., Lafontaine R.-M., Vandendriessche B., Degraer S., 2016. First offshore observation of parti-coloured bat *Vespertilio murinus* in the Belgian part of the North Sea // Belgian Journal of Zoology. V. 146. P. 62.
- Bruckner A., 2016. Recording at water bodies increases the efficiency of a survey of temperate bats with stationary, automated detectors // Mammalia. V. 80. P. 645–653.
- Burns L.E., Segers J.L., Broders H.G., 2015. Bat activity and community composition in the northern boreal forest of South-central Labrador, Canada // Northeastern Naturalist. V. 22. № 1. P. 32–40.
- Celuch M., Uhrin M., Bačkor P., Ševčík M., 2016. Monitoring netopierov pomocou autotransektov – prvé výsledky zo Slovenska // Vespertilio. V. 18. P. 41–54.
- Ciechanowski M., 2015. Habitat preferences of bats in anthropogenically altered, mosaic landscapes of northern Poland // Eur. J. Wildl. Res. V. 61. P. 415–428.
- Ciechanowski M., Zapart A., Kokurewicz T., Rusiński M., Lazarus M., 2017. Habitat selection of the pond bat *Myotis dasycneme* during pregnancy and lactation in Northern Poland // Journal of Mammalogy. V. 98. № 1. P. 232–245.
- Dietz C., Kiefer A., 2016. Bats of Britain and Europe. UK: Bloomsbury Publishing. 400 p.
- Ekman M., de Jong J., 1996. Local patterns of distribution and resource utilization of four bat species (*Myotis brandtii*, *Eptesicus nilssoni*, *Plecotus auritus* and *Pipistrellus pipistrellus*) in patchy and continuous environments // Journal of Zoology. V. 238. P. 571–580.
- Fisher-Phelps M., Schwilk D., Kingston T., 2017. Mobile acoustic transects detect more bat activity than stationary acoustic point counts in a semi-arid and agricultural landscape // Journal of Arid Environments. V. 136. P. 38–44.
- Frafford K., 2013. Influence of night length on home range size in the northern bat *Eptesicus nilssonii* // Mammalian Biology. V. 78. № 3. P. 205–211.
- Hagen E., Sabo J., 2011. A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers: Does channel confinement and insect availability influence the response of bats to aquatic resources in riverine landscapes? // Oecologia. V. 166. P. 751–760.
- Haupt M., Menzler S., Schmidt S., 2006. Flexibility of habitat use in *Eptesicus nilssonii*: Does the species profit from anthropogenically altered habitats? // Journal of Mammalogy. V. 87. № 2. P. 351–361.
- Haupt M., Schmidt S., 2007. Small scale activity patterns of *Eptesicus nilssonii* – an indication of habitat preference or interspecific processes // Acta Chiropterologica. V. 9. № 2. P. 503–516.
- Jones K.E., Russ J.A., Bashta A.-T., Bilhari Z., Catto C.M. et al., 2013. Indicator bats program: a system for the global acoustic monitoring of bats // Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gap between global commitment and local action. London: John Wiley-Blackwell. P. 213–247.
- Krüger F., Harms I., Fichtner A., Wolz I., Sommer R., 2012. High Trophic similarity in the sympatric north European trawling bat species *Myotis daubentonii* and *Myotis dasycneme* // Acta Chiropterologica. V. 14. P. 347–356.
- Lehnert L.S., Kramer-Schadt S., Schönborn S., Lindecke O., Niermann I., Voigt C.C., 2014. Wind farm facilities in Germany kill noctule bats from near and far // PLoS ONE. V. 9. № 8. e103106.
- Limits of echolocation calls of european bats [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.zoogdiervvereniging.nl/sites/default/files/imce/nieuwewebsite/Zoogdiersoorten/Gewone%20dwergvleermuis/downloads/ge-luidentable_EN_1_0.pdf. Дата обновления: 15.03.2022.
- Michaelsen T.C., 2016. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway // Mammalia. V. 80. № 1. P. 1–9.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Krystufek B., Reijnders P.J., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B., Vohralik V., Zima J., 1999. The Atlas of European Mammals. London: T&A. D. Poyser. 484 p.
- Mysłajek R., Nowak S., Henel K., 2007. Community structure and activity levels of bats above waters in the Łęczczok Reserve, southern Poland // Vespertilio. V. 11. P. 103–107.
- Redgwell R.D., Szweczek J.M., Jones G., Parsons S., 2009. Classification of echolocation calls from 14 species of bat by support vector machines and ensembles of neural networks // Algorithms. V. 2. P. 907–924.
- Russo D., Jones G., 2002. Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls // Journal of the Zoological Society of London. V. 258. P. 91–103.
- Russo D., Voigt C.C., 2016. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: A cautionary note for a sound analysis // Ecological Indicators. V. 66. P. 598–602.
- Rydell J., Elfström M., Eklöf J., Sánchez-Navarro S., 2020. Dramatic decline of northern bat *Eptesicus nilssonii* in Sweden over 30 years // R. Soc. open sci. V. 7. № 2. 191754 p.
- Rydell J., Nyman S., Eklof J., Jones G., Russo D., 2017. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: a request for prudence // Ecological Indicators. V. 78. P. 416–420.
- Salvarina I., 2016. Bats and aquatic habitats: a review of habitat use and anthropogenic impacts // Mammal Review. V. 46. № 2. P. 131–143.
- Siivonen Y., Wermundsen T., 2008. Distribution and foraging habitats of bats in northern Finland: *Myotis daubentonii* occurs north of the Arctic Circle // Vespertilio. V. 12. P. 41–48.

- Skiba R., 2003. Europäische Fledermäuse: Kennzeichen, Echoortung und Detektoranwendung. Die neue Brehm-Bücherei. V. 648. 212 p.
- Tidenberg E.-M., Liukko U.-M., Stjernberg T., 2019. Atlas of Finnish Bats // *Annales Zoologici Fennici*. V. 56. № 1–6. P. 207–250.
- Todd V.L.G., Waters D.A., 2017. Small scale habitat preferences of *Myotis daubentonii*, *Pipistrellus pipistrellus*, and potential aerial prey in an upland river valley // *Acta Chiropterologica*. V. 19. № 2. P. 255–272.
- Van de Sijpe M., Vandendriessche B., Voet P., Vandenberghe J., Duyck J., Naeyaert E., Manhaeve M., Martens E., 2004. Summer distribution of the pond bat *Myotis dasycneme* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the west of Flanders (Belgium) with regard to water quality // *Mammalia*. V. 68. P. 377–386.
- Vaughan N., Jones G., Harris S., 1997. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broad-band acoustic method // *Journal of Applied Ecology*. V. 34. № 3. P. 716–730.
- Vlaschenko A., Kravchenko K., Prylutska A., Ivancheva E., Sitnikova E., Mishin A., 2016. Structure of summer bat assemblages in forests in European Russia // *Turkish Journal of Zoology*. V. 40. № 6. P. 876–893.
- Voigt C.C., Lindecke O., Schönborn S., Kramer-Schadt S., Lehmann D., 2016. Habitat use of migratory bats killed during autumn at wind turbines // *Ecol. Appl.* V. 26. № 6. P. 771–783.
- Wermundsen T., Siivonen Y., 2008. Foraging habitats of bats in southern Finland // *Acta Theriologica*. V. 53. P. 229–240.

CHIROPTERANS (CHIROPTERA) AT LAKE-RIVER SYSTEMS OF EUROPEAN RUSSIA'S NORTH

V. V. Belkin¹, V. A. Ilyukha¹, E. A. Khizhkin¹*, A. N. Lyapunov², A. O. Tostoguzov¹

¹*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

²*Distance Education Center for Children, Kirov, 610044 Russia*

*e-mail: hizhkin84@mail.ru

In 2016–2020, we studied the species composition and distribution of chiropterans in the Republic of Karelia and the Arkhangelsk Region, as well as patterns in the use of different categories of water-bodies by bats. The method of fixed point sampling using a passive ultrasonic detector was tested at 90 lakes and 192 rivers during nighttime car transect surveys (5810 km). Fourteen bat censuses were carried out on lake shores and at river banks by mist netting and ultrasonic detection, and 15 censuses with a detector were performed on a model water-body from aboard a motorboat. Surveys of standing lakes and streams yielded records of 234 cases of bat identification, surveys of the model water-body produced records of 88 cases of the identification of bats, and 90 bats were captured in mist nets. All bat species known for the region were recorded at the lake-river systems, and their northernmost occurrences were recorded: *Myotis nattereri* and *M. brandtii/mystacinus* – 64.120° N, *M. daubentonii* and *M. dasycneme* – 64.870° N, *Eptesicus nilssonii* – 66.275° N. Ultrasound signals of *Plecotus auritus* and *Nyctalus noctula* were recorded at Karelia's lake-river systems up to 66.275° N, and *Vespertilio murinus* signals up to 65.218° N, which is much farther north than the species' distributions indicated on IUCN maps (IUCN Red List). The factor determining the relative abundance of chiropterans at lake-river systems of European Russia's North is the "species affiliation" ($\eta = 89.7\%$, $F = 8.73$, $p < 0.01$). A common pattern for all categories of water-bodies in the region and its parts is the prevalence of *E. nilssonii* in bat communities. The frequency of occurrence of bats at the northern lake-river systems is 56.4%, being determined by the "species affiliation" factors ($\eta = 47.0\%$, $F = 15.57$, $p < 0.0001$), the geographic locations of the region's parts ($\eta = 22.9\%$, $F = 52.54$, $p = 0.001$), and a combined effect of these factors ($\eta = 16.9\%$, $F = 5.54$, $p < 0.05$). We demonstrate how the occurrence and relative abundance of bats (%) depend on certain environmental factors and highlight some regional and zonal features of the "water-bodies–bats" system.

Keywords: bats, species composition, distribution, relative abundance, occurrence

НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ “РОССИЙСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГИМАЛАЕВ И ТИБЕТА – 2021: ПРИРОДА И КУЛЬТУРА” – ЗООЛОГИЧЕСКАЯ ТЕМАТИКА

© 2022 г. Е. А. Коблик^а, *, Л. Я. Боркин^б, **, Н. Ю. Феоктистова^с, ***

^аНаучно-исследовательский зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^сИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: koblik@zmmu.msu.ru

**e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

***e-mail: feoktistovanyu@gmail.ru

Гималаи, особенно Тибет с примыкающими районами Центральной Азии, – традиционное поле исследований российских путешественников и ученых разных специальностей на протяжении более 200 последних лет, в первую очередь зоологов. 23–24 ноября 2021 г. в Санкт-Петербурге в историческом зале Русского географического общества и в Зоологическом институте РАН были проведены Первый съезд и научная конференция Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета. Доклады были посвящены истории путешествий, географии, исследованиям в области ботаники и зоологии, этнографии, языкознания, культурологии и фольклористики. Исследования, освещенные на зоологической секции, были самыми многочисленными и разнообразными. Тибет является местом происхождения и эндемизма для многих видов растений и животных. Показана роль Цинхай-Тибетского плато в расселении холодолюбивых видов позвоночных животных. С октября 2021 г. работает сайт <https://gaigit.ru>, где можно получить разнообразную информацию о деятельности ассоциации.

Ключевые слова: Гималаи, Тибет, горные экосистемы, эндемизм, биологическое разнообразие, научные коллекции

DOI: 10.31857/S0044513422110071

Гималаи, особенно Тибет с примыкающими районами Центральной Азии – традиционное поле исследований российских путешественников и ученых разных специальностей на протяжении более 200 последних лет. В последние годы в рамках естественно-научной тематики в регионе интенсивно работают экспедиции Русского географического общества (РГО), Санкт-Петербургского союза ученых, нескольких институтов и других подразделений РАН (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, ЗИН, БИН им. В.Л. Комарова, ПИН им. А.А. Борисяка, ГБС им. Н.В. Цицина и др.), Московского и Санкт-Петербургского государственных университетов, Российского университета дружбы народов, некоторых региональных научных центров. В рамках гуманитарной тематики осуществляются систематические исследования РГО, СПбСУ, академических Института востоковедения, Института восточных рукописей, Института языкознания, а также Государственного музея искусств народов Востока, Государственного Эрмитажа, Государственного институ-

та искусствознания и др. Все эти исследования, естественно, были бы невозможны без тесной кооперации с китайскими, индийскими и непальскими коллегами в рамках совместных проектов и грантов.

На базе неформального объединения биологов, причастных к гималайским исследованиям, в мае 2014 г. оформился Центр гималайских научных исследований при Санкт-Петербургском союзе ученых, а в 2016 г. возникла идея проведения всероссийской междисциплинарной научной конференции с международным участием “Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра”. Менее чем через полтора года была создана Российская ассоциация исследователей Гималаев и Тибета (РАИГиТ), учредительный съезд состоялся 5 марта 2019 г. в Санкт-Петербургской штаб-квартире РГО (Бобров 2019; Боркин, Сапелко, 2019). Несколько позже были изданы научные материалы, посвященные рос-

сийским исследованиям в Непале (Альбедиль, Боркин, 2020; Коблик, Боркин, 2019).

23–24 ноября 2021 г. в Санкт-Петербурге в историческом зале Русского географического общества и в Зоологическом институте РАН были проведены Первый съезд Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета, а также научная конференция, которая приобрела статус международной, поскольку, помимо россиян, включала участников из Индии, Китая, Белоруссии. К этому времени РАИГиТ насчитывала уже 84 члена, а еще один исследователь был принят в ассоциацию непосредственно на съезде. Доклады были посвящены истории путешествий, географии, исследованиям в области ботаники и зоологии, этнографии, языкознанию, культурологии и фольклористике. В соответствии с этим в дни работы конференции были организованы пленарное заседание (география, история исследований) и два секционных заседания (востоковедение и естественные науки).

Доклады, посвященные зоологической тематике, оказались самыми многочисленными и разнообразными.

Один из пленарных докладов (Л.Я. Боркин, А.И. Тихонов, Е.П. Тихонова, ЗИН РАН) был посвящен найденным в ходе ревизии материалам научного архива Зоологического института РАН зоологических рисунков соратника Н.М. Пржевальского – В.И. Роборовского. Из 27 оригиналов рисунков большинство удалось атрибутировать как сделанные в ходе Первой (1879–1880) и Второй (1883–1885) тибетских экспедиций Пржевальского. Это – выполненные простым графитным карандашом очень четкие и красивые рисунки нескольких яков, голубого барана, антилопы оронго, белогрудого аргали, кианга, тибетского волка, черепов различных копытных. Большинство снабжено промерами, датировками, подписью автора. Только шесть из них были ранее опубликованы. Научное и историко-культурное значение этой находки трудно переоценить!

Секционные зоологические доклады были выстроены очень логично и затронули много интересных и актуальных проблем. Известно, что происхождение некоторых холодолюбивых видов млекопитающих севера Евразии связывают с Тибетским плато. Оно могло послужить важной “тренировочной” площадкой для адаптаций этих видов к холодным условиям позднего плейстоцена и голоцена (Tseng et al., 2014; Wang, 2015). Такими “выходцами” из Тибета является древнейший шерстистый носорог (*Coelodonta thibetana*), предполагаемый предок песца (*Vulpes qiuzhudingi*) и некоторые другие. Кроме того, Тибетское плато является местом возникновения целого ряда родов и видов холодноводных гидробионтов. И если еще недавно формирование холодноводных фаун Тибетского плато и других регионов Евразии рассматривались как два независимых процесса, то

последние исследования позволяют по-новому взглянуть на эту проблему. Результаты как палеогеографических, так и филогеографических исследований показали, что по мере подъема Тибетского плато на нем возникали новые виды и роды холодолюбивых гидробионтов, мелких и крупных млекопитающих. Однако не все эти виды остались эндемиками Тибета. В частности, если эндемичный вид – прудовик Дгебуадзе (*Radix dgebuadzei*) – до сих пор обитает в водоемах Циньлиня, то его ближайший родственник *Radix euphratica* обнаружен в Передней и Средней Азии. Представители расщепобрюхих рыб (*Schizothorax prophyllax*), возникших, судя по всему, на Тибетском плато, ныне обитают в оз. Эгердир на юго-западе Турции. Усатые гольцы рода *Tutcinomacheilus* населяют в основном бассейны Тигра и Евфрата, но наиболее примитивный вид этого рода обитает в Непале. Таким образом, расселение расщепобрюхих рыб усатых гольцов происходило, скорее всего, вдоль южного гористого побережья Паратетиса.

Молекулярно-генетический анализ также позволяет предполагать, что водные системы Тибетского плато, относящиеся к бассейну древнего Паратетиса, послужили местом возникновения всем хорошо известных благородных лососей рода *Salmo*. И наиболее древний гаплотип (по гену CO1) в настоящее время обнаружен в популяциях кумжи в водоемах Памира. Он же встречен в популяциях Кавказа и Средиземноморья, маркируя постепенное расселение благородных лососей на запад. Это расселение завершилось выходом в Атлантику и Северный Ледовитый океан, где сформировался новый вид – атлантический лосось (*Salmo salar*).

Дальнейший подъем Тибетского плато сделал его неподходящим местом обитания как для лососевых рыб, так и для многих других гидробионтов (в том числе и холодноводных). Это привело к разрыву их ареалов на две части – западную и восточную (Карабанов и др., 2020). Об этих интересных и актуальных исследованиях и гипотезах было рассказано в докладах московских, петербургских и архангельских ихтиологов и гидробиологов (В.С. Артамонова, А.А. Махрова, ИПЭЭ РАН; И.Н. Болотова, ФИЦ комплексного изучения Арктики УО РАН), а также отдельном докладе М.В. Винарского (СПБУ).

Что касается мелких млекопитающих, то для многих из них, в частности насекомоядных, мелких грызунов Тибетское плато является местом происхождения и формирования разнообразия. Периодическая изоляция тибетских горных вершин с хвойными лесами (“небесные острова”) способствовала интенсивному видообразованию среди местных бурозубок (*Sorex*) и землеройковых кротов (*Uropsilus*), тибетских хомячков рода *Urocrictetus* (Romanenko et al., 2021). Об этом рассказали в своем докладе сотрудники ИПЭЭ РАН и МГУ (Б.И. Шефтель, А.А. Банникова, И.Д. Яку-

шов, С.В. Павлова, В.С. Лебедев). Продолжил тему доклад большой группы исследователей из ИПЭЭ РАН, МГУ и Китайской академии наук (Н.Ю. Феоктистова, Г.И. Шенброт, В.С. Лебедев, А.А. Банникова, Ю. Фан, Ю. Сун, А.В. Суров). В своем сообщении они раскрыли историю происхождения двух видов подсемейства Cricetinae — длиннохвостого хомячка (*Cricetulus longicaudatus*) и хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*). Моделирование исторического ареала *C. longicaudatus* показало, что его южная (китайская) часть была относительно стабильной в течение последних 200 тыс. лет, в то время как северная (монгольская) значительно сокращалась во время холодных периодов. Эти данные согласуются с гипотезой происхождения *C. longicaudatus* на Тибетском плато в раннем или среднем плейстоцене и последующим всплеском радиации в конце среднего плейстоцена с единственной экспансией на север за пределы Тибета (Lebedev et al., 2021). Напротив, моделирование исторического ареала еще одного вида, обитающего в настоящее время на Тибетском плато (*Phodopus roborovskii*), показало, что у него, напротив, в последние 200 тыс. лет отсутствовали серьезные колебания ареала. Историческое моделирование ареала этого вида в совокупности с филогеографическим анализом продемонстрировало связь происхождения хомячка Роборовского с пустынями Алашань и Гоби.

Продолжил тему палеореконструкций доклад о позднеголоценовых млекопитающих, обитавших в районе одного из озер на юго-западе Тибета. Доклад был подготовлен зоологами и палеолимнологом из трех академических институтов Санкт-Петербурга, объединенными Центром гималайских научных исследований Санкт-Петербургского союза ученых (Л.Я. Боркин, Г.Ф. Барышников, С.Н. Литвинчук, Т.В. Сапелко, ЗИН, Ин-т цитологии и Ин-т озероведения). На берегах оз. Ракшастал были найдены 9 костей, отнесенных к четырем видам млекопитающих, проведен также палинологический анализ донных отложений. Сделан вывод о потеплении и иссушении местного климата, но пока такие изменения сказываются на териофауне региона в незначительной степени.

Зоогеографическому анализу амфибий Гималаев было посвящено сообщение Л.Я. Боркина и С.Н. Литвинчука (ЗИН и Ин-т цитологии РАН). В регионе найдено 132 вида из 43 родов, 10 семейств из всех трех отрядов. Батрахофауна в целом имеет ориентальное происхождение, наблюдается заметное повышение таксономического разнообразия и обилия амфибий с запада на восток, вместе с тем эндемизм выражен лишь на видовом уровне (25%). Четко прослеживается вертикальный градиент распространения — выше 2500 м над ур. м. найдено лишь 27% видов. Особенности видообразования зеленых жаб на западе региона — гибридное происхождение, триплои-

дия и клональное наследование, что вообще является уникальным случаем среди позвоночных.

Сразу несколько докладов московских зоологов посвящено результатам проводимого на протяжении последнего десятка лет цикла комплексных полевых исследований на востоке Тибет-Цинхайского плато в пределах китайских провинций Ганьсу, Цинхай и Сычуань. Сообщение В.В. Боброва (ИПЭЭ РАН) характеризует герпетофауну региона, раскрывает ареалогические и фаунистические связи восьми видов лягушек, жаб, ящериц и змей.

Доклад Е.А. Коблика и Б.И. Шефтеля (Зоологический музей МГУ, ИПЭЭ РАН) посвящен сравнению осенних аспектов авифауны островных участков хвойных лесов, протянувшихся от восточного макросклона плато до Циньлина. Таксономическое разнообразие варьирует в пределах 25–92 видов (общее число для девяти участков — 181 видов). Лесная авифауна региона в целом палеарктическая, с высокой долей эндемиков и незначительной примесью видов тропического происхождения, значительную долю осенью составляют северные мигранты.

А.А. Никольский (Российский университет дружбы народов) в своем докладе привел аргументы, свидетельствующие о том, что гималайский сурок (*Marmota himalayana*), расселившись к юго-востоку от других видов сурков, оказался “заперт” в островном ареале Тибета. Разные аспекты биологии этого вида уже неоднократно освещались автором на конференциях гималайско-тибетской тематики.

Сообщение К.Е. Михайлова (ПИН РАН) было посвящено закономерностям распределения мелких певчих птиц в высоких поясах Непальских Гималаев. В результате семи поездок в регион исследователь детально выяснил картину вертикального и биотопического распределения мелких воробьиных птиц в гнездовое время (апрель–июнь). Выявлены четыре экологические группировки, предъявляющие разные требования к местообитаниям. Этот доклад также представляет собой развитие темы, поднятой автором на предыдущих конференциях.

Анализ генетического разнообразия домашних кур индийского штата Химачал-Прадеш (Западные Гималаи) был представлен в докладе К.С. Матвеевой, А.Г. Дёмина, А. Шармы и С.А. Галкина (СПбГУ, СПбСУ, Саратовский государственный медицинский университет, Гималайское общество охраны природы). По результатам анализа митохондриальной ДНК было обнаружено, что в исследуемой выборке есть представители гаплогрупп А, В, С и E1–E3, широко распространенных на планете. Наибольший вклад в гаплотипическое разнообразие внесли куры с гаплотипом E1, что может свидетельствовать о влиянии коммерческих пород на местную популяцию домашних кур.

Отметим, что на прошедшей конференции, в отличие от предыдущих, не было докладов по насекомым. Хочется надеяться, что на следующей конференции это упущение будет исправлено. Всего в Конференции “Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура” и на съезде РАИГиТ приняли участие более 60 человек. При финансовой поддержке А.В. Голубева (Общественный фонд “Евразийский союз ученых”, Уральск, Казахстан) был издан сборник материалов конференции, объемом 6.5 п. л., содержащий 34 публикации 50 авторов (Боркин, 2021). С октября 2021 г. работает сайт ассоциации <https://raigit.ru/>, где можно получить разнообразную информацию о деятельности ассоциации и скачать указанный сборник (https://raigit.ru/conference_2021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альбедиль М.Ф., Боркин Л.Я. (ред.)*, 2020. Непал: взгляд из России. Сборник научных и научно-популярных статей. Санкт-Петербург: Петербургское Востоковедение. 183 с.
- Бобров В. В.* 2019. В России создана Ассоциация исследователей Гималаев и Тибета // Социально-экологические технологии. Москва. Т. 9. № 3. С. 379–385.
- Боркин Л.Я. (ред.)*, 2017. Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. Сборник научных статей. Санкт-Петербург: Европейский Дом. 242 с.
- Боркин Л.Я. (ред.)*, 2021. Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура. Материалы конференции, Санкт-Петербург, 23–24 ноября 2021 г. Санкт-Петербург: Европейский Дом. 104 с.
- Боркин Л.Я., Сапелко Т.В.*, 2019. Российская ассоциация исследователей Гималаев и Тибета // Известия Русского географического общества. Санкт-Петербург. Вып. 3. С. 91–94.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Паишков А.Н., Решетников А.Н., Махров А.А.*, 2020. “Путешествие на запад”: в инвазии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) участвуют представители трёх филогенетических линий // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 81–95.
- Коблик Е.А., Боркин Л.Я.*, 2019. Всероссийская научная конференция “Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра” // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 108–110.
- Lebedev V.S., Maslova N.S. (Poplavskaya), Lisenkova A.A., Bannikova A.A., Sheftel B.I., Feoktystova N.Yu., Japeng Qu, Yongke Zhu, Yun Fang, Yuehua Sun, Surov A.V., Shenbrot G.I.*, 2021. Pylogeographic pattern and Pleistocene range reconstruction in the long-tailed hamster *Cricetus longicaudatus* (Rodentia, Cricetidae) support its Tibetan origin // Mammal Research. V. 66. P. 635–648.
- Romanenko S.A., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Pavlova S.V., Serdukova N.A., Feoktistova N.Yu., Qu Jiapeng, Sun Yuehua, Surov A.V., Graphodatsky A.S.*, 2021. The endemic Tibetan hamster *Urocrictetus kamensis* (Satunin, 1902) belongs to a separate divergent lineage of Cricetinae: karyotypic and phylogenetic evidence // Scientific Reports (2021) 11:10557. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89890-1>
- Tseng Z.J., Wang X., Slater G.J., Takeuchi G.T., Li Q., Liu J., Xie G.*, 2014. Himalayan fossils of the oldest known pantherine establish ancient origin of big cats. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281 (1774).
- Wang N.*, 2015. Cenozoic vertebrate evolution and paleoenvironment in Tibetan Plateau: Progress and prospects // Gondwana Research. V. 27. № 4. P. 1335–1354.

SCIENTIFIC CONFERENCE “RUSSIAN STUDIES ON THE HIMALAYA AND TIBET – 2021: NATURE AND CULTURE”

Е. А. Koblik^{1, *}, L. J. Borkin^{2, **}, N. Yu. Feoktistova^{3, *}**

¹Scientific and Research Zoological Museum, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

³Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: koblik@zmmu.msu.ru

**e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

***e-mail: feoktistovanyu@gmail.ru

The Himalaya and, especially, Tibet with the adjacent regions of Central Asia have been a traditional field of research for Russian travelers and scientists in different research fields for more than 200 years, and first of all zoologists. On November 23–24, 2021 a Congress and scientific conference of the Russian Association of Himalayan and Tibetan researchers was held in a historical hall of the Russian Geographical Society and Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in St. Petersburg. Papers were devoted to travel history, geography, studies in botany and zoology, ethnography, linguistics, cultural studies, and folkloristics. The research covered in the zoological section was the most representative and varied. Tibet is the area of origin and endemism for many plant and animal species. The roles of the Qinghai-Tibetan Plateau in the dispersal of cold-loving vertebrate species have long been acknowledged. Since October 2021, information concerning the association's activities is available at <https://raigit.ru>.

Keywords: mountain ecosystems, endemism, biodiversity, scientific collections