

СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 8, 2021

Геобиохимические и эволюционные предпосылки кембрийской скелетной революции <i>Е. Б. Наймарк</i>	843
Щестоды землероек (Soricidae) Северного Кавказа <i>С. А. Корниенко, В. В. Стахеев, А. А. Макариков</i>	867
Морфологические особенности ультраструктуры хориона яиц в роде <i>Catocala</i> (Lepidoptera, Erebidae) <i>К. А. Колесниченко, А. В. Сидоров</i>	877
Новые данные о распространении видов рода <i>Bittacus</i> (Mecoptera, Bittacidae) в европейской части России и Казахстане и замечания об их диагностике <i>В. Ю. Савицкий, А. В. Тимохов</i>	885
Современная структура авифауны и особенности распределения птиц Крыма <i>С. Ю. Костин</i>	897
Биология размножения хрустана (<i>Eudromias morinellus</i>) на плато Путорана, Средняя Сибирь <i>А. А. Романов, В. В. Тарасов</i>	914
Биоакустическая, генетическая и морфологическая изменчивость некоторых подвидов варакушки (<i>Suanesula svecica</i> , Muscicapidae, Aves) в центральной части ареала <i>О. А. Дмитриева, В. В. Иваницкий, Я. А. Редькин, М. М. Белоконов, Е. Л. Мацына, И. М. Марова</i>	927
Количественная оценка величины нерезидентной составляющей в локальных популяциях обыкновенных бурозубок (<i>Sorex araneus</i>) <i>Н. А. Щипанов</i>	938
Оценка плотности популяций видов жертв и конкурентов леопарда (<i>Panthera pardus</i>) в Гирканском национальном парке (Азербайджан) <i>Э. Аскеров, С. А. Трепет, Т. Г. Ескина, К. В. Бибина, А. И. Наркевич, А. Б. Пхитиков, Н. Зазанашвили, К. Ахмедова</i>	947

Хроника и информация

К 85-летию Евгения Николаевича Панова <i>Редколлегия "Зоологического журнала"</i>	956
--	-----

Contents

Volume 100, No 8, 2021

Geochemical and Evolutionary Prerequisites for the Cambrian Skeletal Revolution <i>E. B. Naimark</i>	843
Cestodes of Shrews (Soricidae) in the Northern Caucasus <i>S. A. Kornienko, V. V. Stakheev, A. A. Makarikov</i>	867
Morphological Features of the Fine Structure of the Egg Chorion in <i>Catocala</i> (Lepidoptera, Erebidae) <i>K. A. Kolesnichenko, A. V. Sidorov</i>	877
New Data on the Distribution of Species of the Genus <i>Bittacus</i> (Mecoptera, Bittacidae) in the European Part of Russia and in Kazakhstan, with Notes on Their Diagnoses <i>V. Yu. Savitsky, A. V. Timokhov</i>	885
Current Structure of the Fauna of and Features of Bird Distribution in Crimea <i>S. Yu. Kostin</i>	897
Breeding Biology of the Eurasian Dotterel (<i>Eudromias morinellus</i>) on the Putorana Plateau, Central Siberia <i>A. A. Romanov, V. V. Tarasov</i>	914
Bioacoustics, Genetics and Morphological Variability of Some Subspecies of the Bluethroat (<i>Cyanecula svecica</i> , Muscicapidae, Aves) in the Central Part of Its Distribution Range <i>O. A. Dmitrieva, V. V. Ivanitskii, J. A. Red'kin, M. M. Belokon, E. L. Matsyna, I. M. Marova</i>	927
A Quantitative Assessment of the Non-Resident Component in Local Populations of the Common Shrew (<i>Sorex araneus</i>) <i>N. A. Shchipanov</i>	938
Estimation of the Population Densities of Species Prey or Competitor to the Leopard (<i>Panthera pardus</i>) in the Hyrcan National Park, Azerbaijan <i>E. Askerov, S. A. Trepet, T. G. Eskina, K. V. Bibina, A. I. Narkevich, A. B. Pkhitikov, N. Zazanashvili, K. Akhmadova</i>	947

Chronicle and Information

For the 85th Birthday of Evgeniy Nikolaevich Panov <i>Editorial Board "Zoologichesky Zhurnal"</i>	956
--	-----

УДК 575.87

ГЕОБИОХИМИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ КЕМБРИЙСКОЙ СКЕЛЕТНОЙ РЕВОЛЮЦИИ

© 2021 г. Е. Б. Наймарк*

Палеонтологический институт РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: naimark_e@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2020 г.

После доработки 31.07.2020 г.

Принята к публикации 04.08.2020 г.

Повышение содержания планетарного кислорода в позднем докембрии запустило целый комплекс взаимосвязанных процессов: животные получили возможность увеличивать размеры за счет многоклеточности, многоклеточные животные начали быстро наращивать морфологическое и экологическое разнообразие; увеличение размеров и диверсификация неизбежно потребовали наличия опорных и двигательных структур. Становление многоклеточности также обозначает эволюцию комплекса адгезивных молекул и внеклеточного матрикса, включающего коллаген и хитин. Адгезивный комплекс, коллаген и хитин в силу своих химических свойств имеют высокую аффинность к положительно заряженным катионам кальция, магния и других металлов. При росте количества растворенного кальция в океане — а этот рост тоже связан с оксигенизацией планеты — появление минерализованных структур у организмов с таким молекулярным хозяйством становится высоковероятным. Эти минеральные структуры, как показывает разносторонний набор данных, никак не унаследованы от одноклеточных скелетных предшественников. Сначала появляются животные с простыми поверхностно минерализованными тканями, затем минерализованные структуры усложняются и стабилизируются. Их формирование может быть реализовано за счет самых разных, относительно простых и изменчивых, биохимических средств. Появление в составе тканей многоклеточных животных макромолекул с высоким сродством к катионам металлов означает не только возможность биоминерализации, но также повышение вероятности консервации мягких тканей соединениями Al, Si, P в илистых осадках, что означает образование богатой летописи мягкотелых многоклеточных. Все эти процессы складываются в мозаику взаимосвязанных явлений, обуславливающих как быструю диверсификацию многоклеточных, появление у них органических и затем минеральных скелетов, так и сохранение мягких и минерализованных структур в различных осадочных породах — все это компоненты кембрийского “взрыва”.

Ключевые слова: эволюция многоклеточных, кембрий, скелеты, тафономия, комплекс адгезивных молекул

DOI: 10.31857/S0044513421080080

Кембрийский феномен — внезапное появление на границе кембрия и докембрия разнообразных многоклеточных животных — одно из самых загадочных явлений в эволюционной истории. Во времена Ч. Дарвина оно казалось необъяснимым, сам Дарвин считал (гл. 10 Происхождения видов), что докембрийские остатки организмов погребены в глубоких осадках на океанском дне, при этом бесскелетная часть эволюции, как он писал, имела крайне мало шансов оставить след в ископаемой летописи. До начала 20-го века обсуждалась биологическая природа Eozoön, описанного в 1865 г. Уильямом Доусоном. На тот момент эозоон был единственным, кого можно было рассматривать как вероятное докембрийское ископаемое. Позже, в 1894 г., эозоон признали метаморфической структурой, формирующейся

при высоких температурах, и кембрийская жизнь снова осталась без возможных предшественников. В следующем десятилетии было выдвинуто предположение, что на границе кембрия и докембрия живые организмы обзавелись минеральными скелетами, которые и обеспечили сохранение остатков отмерших организмов в виде окаменелостей (Daly, 1907). Отсюда, если учесть ничтожный, по мнению ученых того времени, потенциал фоссилизации мягкотелых животных, и следовал феномен видимого в ископаемой летописи внезапного появления жизни на планете.

Однако в середине 20-го века во всем мире была открыта богатая докембрийская бесскелетная фауна. Стало понятно, что минеральные скелеты для архивирования прошлой жизни не обязательны: в ископаемой летописи тем или иным обра-

зом сохраняются остатки мягкотелых многоклеточных организмов. Мало того, от бактерий и их полисахаридного чехла, как стало понятно к концу 20-го века, тоже остаются фоссилии, наглядно демонстрирующие раннюю историю земной жизни (обзор в: Schopf, 1999).

Логичным следствием всего этого комплекса открытий стало переосмысление кембрийского феномена. Если сохранение бесскелетных форм возможно, то отсутствие фоссилий говорит об отсутствии животных, следовательно, многоклеточные животные могли возникнуть именно тогда, на границе кембрия и докембрия. Данная версия противоречит постепенности эволюционных преобразований, так как эдиакарские и раннекембрийские представители многоклеточных животных имеют сравнительно сложную морфологию. Альтернативная позиция допускает наступление на планете неких условий, обеспечивших образование фоссилий как скелетных, так и бесскелетных форм. Эта версия страдает отсутствием теоретических концепций о формировании фоссилий бесскелетных форм и скудостью соответствующей феноменологии.

С разработкой и удешевлением методик молекулярного анализа были предложены реконструкции филогенезов различных групп многоклеточных с датировками точек ветвления. В результате стало очевидно, что в эволюционной истории всех известных групп животных обособляется особый интервал, от которого не остается следов в ископаемой летописи, но который предшествует как диверсификации группы, так и появлению ее скелетных представителей (обзоры: Erwin et al., 2011; Reiss et al., 2015; Cunningham et al., 2017). Природа этого разрыва пока не ясна. Даже больше: вопрос о его природе начал оформляться лишь в последнее десятилетие, когда набрались результаты молекулярных реконструкций разных таксонов, и статистики начали осторожнее интерпретировать имеющийся набор исходных данных (Budd, Mann, 2020).

Как в эту острую проблематику (практически мировоззренческого толка) вписывается вопрос о происхождении минерализованных скелетов? Ясно, что главный интерес эволюционистов уже сместился к мягкотелым животным, так как минерализованные скелетные формы — и не первые представители многоклеточных животных (молекулярные реконструкции), и не первые сохранившиеся в ископаемой летописи (летопись мягкотелых). Однако все же проблематика кембрийской скелетной революции исключительно интересна для эволюционистов. В ней соединяются биологические и геохимические процессы — косное и живое, порождая в результате видимый эффект скелетизации. В этом смысле изучение скелетной эволюции шире, чем изучение эволю-

ции мягкотелых, и шире, чем изучение эволюции геохимических условий жизни.

Эволюционная проблематика минерального скелетообразования в настоящее время фокусируется на следующих вопросах. Насколько сближено во времени появление скелетных и бесскелетных форм у различных групп, и какова природа этой близости? Почему скелеты появляются в различных группах в узком временном интервале именно вокруг границы докембрия/кембрия? Какова роль скелетов, в том числе и минеральных, в мире ранних многоклеточных? Почему скелеты у разных животных, одноклеточных и многоклеточных, строятся из несходных минералов? К этим вопросам с обязательностью примыкают и датировка ранних скелетных и бесскелетных ископаемых, и их морфологическая интерпретация, а также широкий круг взаимосвязанных задач по тафономии, расшифровке механизмов фоссилизации у мягкотелых и скелетных форм, выявление факторов среды, отвечающих за эти процессы. В данной статье предлагается обзор имеющихся сведений по данным темам.

Под скелетными минеральными образованиями здесь подразумеваются наружные покровные структуры (панцири, раковины), внутренние покровные и осевые структуры (таблички, склериты, шипы, спикулы), а также части ротового вооружения (ротовые и глоточные зубы). Здесь не рассматриваются патологические биоминеральные образования, постройки строматолитов, органо-минеральные молекулы, которые тоже иногда включают в перечень биоминеральных образований.

РАННИЕ ИСКОПАЕМЫЕ ФОРМЫ С МИНЕРАЛЬНЫМИ СКЕЛЕТАМИ

Очевидно, что в истории жизни одноклеточные формы животных предвляли многоклеточные, поэтому логично было бы ожидать появления в ископаемой летописи одноклеточных скелетных животных до многоклеточных. Рассмотрим, какие одноклеточные эукариоты с минеральными скелетами известны в докембрийской ископаемой летописи?

В современной филогении эукариот выделяется шесть клад: Opisthokonta, Amoebozoa, Plants, Chromalveolata, Rhizaria, Excavata (рис. 1). Порядок отделения этих клад от общего предкового корня пока не определен. Клада Opisthokonta объединяет животных, грибы и хоанофлагеллят. В Amoebozoa входят группы одноклеточных и колониальных (многоклеточных) Dictyostelia и Mucogastria. Среди амебозой имеются представители с минерализованными наружными раковинами — это группа одноклеточных раковинных амев, скорее всего, сборная (Lahr et al., 2013).

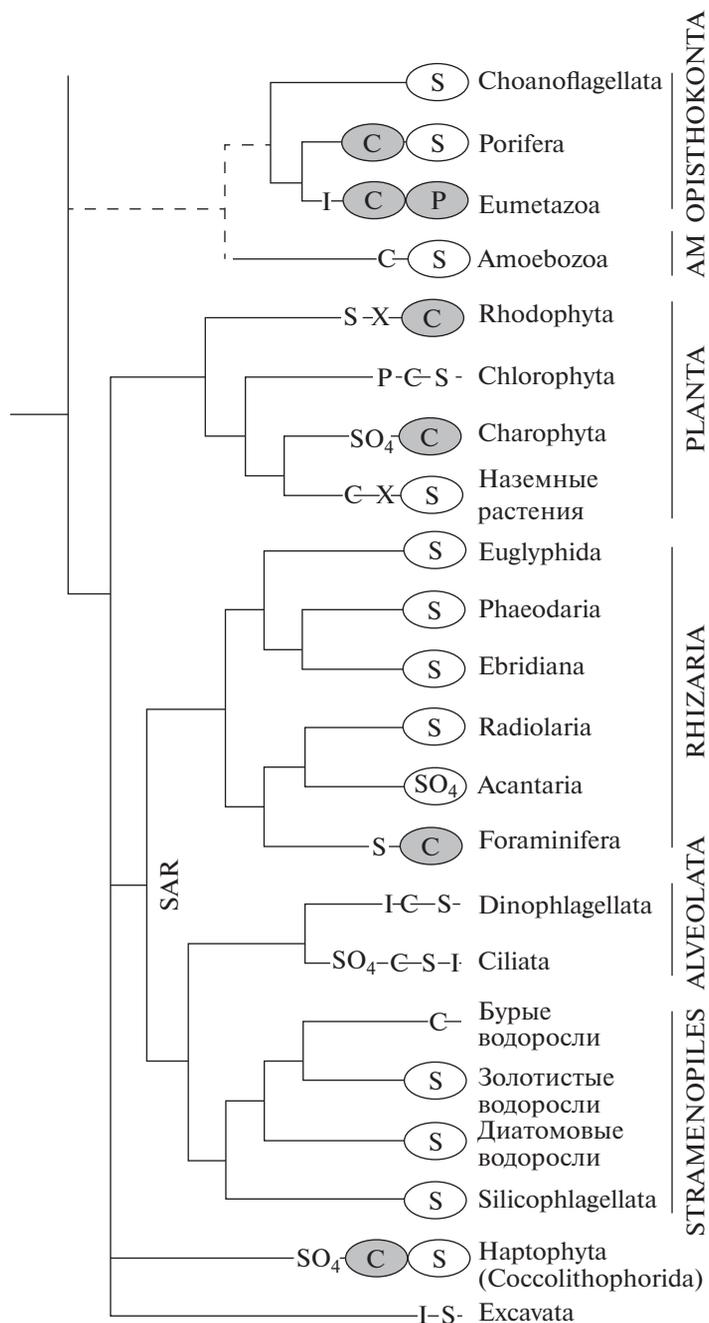


Рис. 1. Реконструкция филогенетических связей основных клад эукариот; вертикальными линиями показаны основные клады, AM – Amoebozoa, клада Excavata (внизу) не обозначена линией. Эллипсами показано преобладание в кладе форм с минеральными скелетами. Характерные биоминералы: С – известковые, S – кремниевые, SO₄ – сульфат Sr у радиолярий, сульфат Ba/Sr у харовых водорослей и фораминифер (по: Křeji et al., 2011), фосфаты у зеленых водорослей по: Domozuch et al., 1991; I – оксиды и сульфиды железа, X – оксалаты. Схема с изменениями по: Knoll, Kotrc, 2015, данные по биоминералам по: Hendry et al., 2018.

Самые ранние находки раковинных амёб 778–742 ± 6 млн лет (Porter, Knoll, 2000; Porter et al., 2003) известны из неопротерозойской формации Квагунт (Kwagunt) в Аризоне. Из 9 видов раковинных амёб, описанных из этой формации, 8 предположительно имели органическую рако-

вину, а девятый вид, *Melicerion poikilon* Porter et al. 2003, имел раковинку с интересной сотообразной структурой. В ископаемом виде эта раковинка выглядит в виде вазы с минеральными округлыми бляшками, промежутки между которыми выполнены соединениями железа. Такие формы, по

мнению авторов работы (Porter, Knoll, 2000), могли получиться, если на органических промежутках между исходно минеральными чешуями осаждалось железо в том или ином виде. Таким образом, *M. poikilon* видится на сегодняшний день древнейшим представителем протистов с минерализованным секретлируемым скелетом.

Опубликованы описания находок раковинных амёб из архейских слоев Лехтинской структуры в Карелии (2.8 млрд лет) с видимой характерной чешуйчатой минерализованной раковиной, однако сами авторы признали их засорением (Розанов, Астафьева, 2020). Другие находки микроорганизмов из тех же образцов, в которых авторы усматривают очень мелких раковинных амёб, тоже, возможно, являются современным загрязнением, так как доказательства их первичного присутствия в образцах выглядят недостаточными (изучались недавно сделанные сколы).

Несколько моложе раковинные амёбы из Юкона, формация Коал Крик (Coal Creek), возраст вмещающих слоев 742 ± 6 млн лет (Strauss et al., 2014). Раковины этих амёб, возможно, были органическими, а не минерализованными. Это следует из их тафономии: в одном слое встречены одинаковые по морфологии формы со стенками и из кремнезема, и из фосфата или карбоната кальция. Поэтому предполагается, что в ходе захоронения исходно органическая раковина могла замещаться различными минералами. Этот и предыдущий примеры показывают, что отличить исходную биоминерализацию от диагенетической является задачей совсем не тривиальной.

Амёбы с агглютинированной раковиной найдены в позднепротерозойских слоях в Намибии и Монголии. К сожалению, для слоев с этими находками пока даны широкие возрастные рамки: 746–635 млн лет для формации Растхоф (Rasthof) в Намибии, 659–635 млн лет для формации Тайшир (Taishir, входит в цаганоломскую группу) в Монголии (Bosak et al., 2011; Moore et al., 2017). В Замбии, в слоях формации Каконтве (Kakontwe), перекрывающих осадки стурского оледенения (т.е. возможная нижняя граница 727 млн лет, а датировок верхней границы нет), найдены предположительные остатки амёб с агглютинированной раковиной (Moore et al., 2017). Не менее интересны вазообразные формы из формации Урукам (Urukum) в Бразилии, возраст которой определен широким интервалом 889–587 млн лет: но это, по всей вероятности, раковинные амёбы с исходно органической стенкой, окремненной в ходе диагенеза (Morais et al., 2017). К настоящему времени известно более двадцати позднепротерозойских местонахождений в разных частях света, в которых описаны различные виды раковинных амёб (обзор в Morais et al., 2017). Однако из них, по-ви-

димому, лишь *M. poikilon* были исходно минерализованными.

Помимо раковинных амёб следует упомянуть остатки одноклеточных организмов и отдельные склериты из формации Фифтинмайл (Fifteenmile) в северо-восточной Канаде. Слои с этими ископаемыми датируются возрастным интервалом 810.6–717.4 млн лет. Изначально, исходя из внешнего сходства с Chrysophyta, предполагалось, что данные склериты были кремниевыми, а их носителей отнесли к самым ранним биоминерализаторам (Allison, Hilgert, 1986). Однако последующий анализ показал, что они сложены органическими молекулами и фосфатом кальция, а их филогенетическое родство не ясно (Knoll, Kotrc, 2015). Позже микроструктурный анализ выявил упорядоченность в укладке апатитовых гранул в этих склеритах, и была выдвинута гипотеза, что фосфатизация данных склеритов первичная, а не вторично-диагенетическая (Cohen et al., 2017). Эти склериты иллюстрируют короткий (по-видимому) эпизод самой ранней биоминерализации; он мог быть следствием временного повышения концентрации фосфора в палеоокеане (Cohen et al., 2017).

Кроме раковинных амёб и “безродных” склеритов из Юкона обсуждаются находки и других одноклеточных простейших. Например, органостенные кубки из известняков Монголии, возрастом 710–635 млн лет, напоминающие инфузорий Tintiniida (Bosak et al., 2011). Следует также упомянуть публикацию Баттерфилда (Butterfield, 2009), где из коллекции органостенных ископаемых из формации Винниат (Wynniatt) в Арктической Канаде (возраст 743 млн лет) выделено одно ископаемое, напоминающее губку или хоанофлагеллята. Однако, по мнению Антклиффа с соавторами (Antcliffe et al., 2014), для подобной интерпретации нет никаких “морфологических” оснований. Других одноклеточных эукариот со скелетами или без них, ведущих к линии животных, пока не найдено.

Фораминиферы вместе с радиоляриями представляют кладу Rhizaria. Диверсификация фораминифер начинается, по-видимому, только в кембрии (Culver, 1994), при этом известны и более ранние представители этой группы. Фораминиферы со скелетом — *Platysolenites* с трубчатой агглютинированной раковиной — зарегистрированы в поздневендском материале скважины Восток 3 в западной Сибири (Конторович и др., 2008). К ранним однокамерным агглютинированным фораминиферам может также относиться вазообразная форма из позднего эдиакария южного Китая (Hua et al., 2010). Однако к данной интерпретации следует относиться с известной осторожностью: у южнокитайских организмов поверхностный минерализованный слой крем-

ниевый, что для агглютинированных фораминифер совсем не характерно. Помимо упомянутых форм, есть интересная и взвешенная морфологическая трактовка скелетного организма *Palaeopascichnus linearis* из поздней эдиакарской эпохи. Это, вероятно, представитель многокамерных фораминифер с агглютинированной “окантовкой” из кристаллов кальцита (Kolesnikov et al., 2018). Кстати, авторы обращают внимание также на двойника *Palaeopascichnus* – на *Orbisiana linearis* из южного Китая, представителя ланьяньской биоты (632–576 млн лет: Yuan et al., 2011), у которого нет следов такой окантовки. Если принять данную интерпретацию *Palaeopascichnus*, то происхождение фораминифер с многокамерными скелетными элементами нужно удревнить до позднего докембрия. Фораминиферы с известковой раковиной появляются только в ордовике.

Самые ранние скелетные радиолярии зарегистрированы в раннем кембрии Южного Китая (верхи терреновской эпохи, Stage 2: Chang et al., 2018). Чуть моложе радиолярии атдабанского ботомского возраста, Stage 3, они известны не только из Южного Китая, но и из Горного Алтая (Ma et al., 2019; Obut, Danelian, 2019). Достоверность более ранних находок оспаривается (обзор ранних радиолярий в Aitchison et al., 2017).

Скелеты у многоклеточных животных появляются в ископаемой летописи около 550 млн лет назад: их находки известны из поздней эдиакарской эпохи Намибии, Сибири, Испании, Китая, Монголии, Бразилии, Парагвая, США и Канады. Из них к ранним скелетным многоклеточным относятся 15 ископаемых родов. Среди них проблематичные остатки *Suvorovella*, *Sinotubulites*, а также *Namapoikia*. Эти три рода, возможно, близки к *Rorifera* (Wood, Penny, 2018). Также найдены скелетные представители *Cloudina* и *Namacalathus*. Первые – это возможные представители кишечнополостных, а менее вероятно, кольчатых червей, судя по наличию у них продольного деления (Schiffbauer et al., 2020). *Namacalathus* сближают с лототрохозоями (Zhuravlev et al., 2012; Wood et al., 2017). У всех этих форм, кроме *Namacalathus*, скелеты организованы в виде тонкой, относительно простой поверхностной структуры из арагонита или магнезиального кальцита (Wood et al., 2017).

Наилучшим образом изучена микроструктура скелетов *Namacalathus*: их минеральный скелет представляет собой слой толщиной около 60 мкм, состоящий из параллельно уложенных удлиненных кристаллов кальцита. Скелет *Cloudina* состоит из слоев с разными характеристиками кристаллов: тонкие слои грануловидных кристаллов перемежаются с более толстыми слоями из удлиненных кристаллов. Маловероятно, что подобные образования являются продуктом посмертной поверхностной минерализации (Zhuravlev

et al., 2012; Schiffbauer et al., 2020). Поэтому их с полным основанием можно считать скелетными животными, а не тафономическими артефактами.

Для трех ранних многоклеточных форм с минеральными скелетами известны морфологические аналоги, но без следов биоминерализации или скелетов. Это пары *Suvorovella* – *Eoporpita medusa*, *Cloudina* – *Conotubus*, *Sinotubulites* – *Corumbella*. По всей вероятности, скелеты у этих ранних эдиакарских животных формировались в результате простой минерализации наружных тканей в условиях повышенного содержания кальция и магния в морской воде (Wood et al., 2017). Минерализация происходила, по-видимому, по упорядоченно организованной белковой матрице.

Самые ранние беспорные скелетные губки, а точнее их спикулы, описаны из китайской формации Яньцзяхэ (Yanjiahe), из базального слоя раннего кембрия (Chang et al., 2017). В химическом составе данных спикул преобладает кремний, и это не вторичное окремнение, а именно исходный состав спикул. Вместе с кремнистыми спикулами были найдены образования из фосфата кальция, похожие по форме на спикулы. Но эти последние признаны псевдоморфозами минеральной (абиотической) природы. Аналогичные по составу и морфологии структуры известны из формации Доушаньтуо докембрийского возраста, так что и эти ранние формы следует, скорее всего, считать минеральными псевдоморфозами (Chang et al., 2017).

Вид *Gravestokia pharetroniensis* Reitner 1992 из Южной Австралии – это один из самых ранних представителей губок со скелетом из карбоната кальция. Раннекембрийская *Gravestokia* росла на биогермах археоциат, стенки которых построены из кальцита. Кстати, если археоциат относить к губкам, то появление у губок известкового скелета нужно удревнить до томмотского века (терреновская эпоха).

Ископаемые губки известны из более ранних эпох: это *Namapoikia* и *Eocyathispongia* позднеэдиакарского возраста. Отнесение *Eocyathispongia* к губкам не признается некоторыми исследователями из-за необычной для губок картины роста, из-за формы и расположения пор и из-за толщины пинакодермы, в полтора раза превышающей таковую у современных губок (Botting, Muir, 2018). Но предлагаемые интерпретации, в особенности их широчайший диапазон – “водоросли, амёбы или другие не-метазои”, – заставляют специалистов подождать более определенной версии. У *Namapoikia* и *Eocyathispongia* никаких следов спикул не выявлено, и скорее всего, отсутствие спикул вряд ли нужно считать результатом посмертного растворения биоминералов. *Eocyathispongia* и *Namapoikia* являлись, по всей види-

мости, первично бесспикульными, подобными современным *Oscarella*.

Обсуждая древнейших губок, нельзя не отметить фосфатизованные остатки *Otavia antiqua* Brain et al. 2012 из формаций Отави (*Otavi*) и Нама (*Nama*) в Намибии. Возраст слоев с находками в Отави 760 и 635 млн лет, а в Нама 548 млн лет. Этот организм, изученный по тысяче экземпляров, обладал наружной стенкой, пронизанной многочисленными порами, а также в ней имелись немногочисленные крупные отверстия; внутренняя часть была заполнена клеточным лабиринтом с полостью в центральной части. Авторы исследования интерпретировали *Otavia* как губкоподобный организм, посчитав маловероятным, что эти образования имели бактериальное происхождение, так как никаких обычных бактериальных форм не было обнаружено (Brain et al., 2012). Однако минерализованных структур и у *Otavia* нет.

В австралийской формации Трезона (*Trezona*), ограниченной временным интервалом между двумя оледенениями 710–635 млн лет, тоже найдены фоссилии с губкоподобной морфологией: эллипсоидные, без следов симметрии, заполненные сетью внутренних каналов, открывающихся наружу отверстиями. Были они изначально минерализованы или нет, сказать невозможно (Maloof et al., 2010). Интересна и интерпретация *Thectardis* из местонахождения Мистейкен Пойнт на Ньюфаундленде (возраст 578 млн лет) как организма с губкоподобной организацией. *Thectardis* представляет собой треугольные отпечатки, на которых видна система внутренних каналов; согласно модели, вода по этим каналам двигалась, по-видимому, примерно так же, как и в губках (Sperling et al., 2011). Но и здесь не заметно следов биоминерализации.

Критический (и весьма беспощадный) обзор находок предполагаемых докембрийских губок и их биомаркеров предложили Антклифф с коллегами (Antcliffe et al., 2014). В частности, *Otavia* на основе тафономических несостыковок и исходно ненадежных морфологических интерпретаций признана этими авторами первично минеральным, а не биологическим образованием. Очевидно, что специалистам по губкам еще предстоит дискуссии о ранней морфологии и биохимии древних представителей.

Так или иначе, но отсутствие скелетных губок в докембрийское время заставляет предположить, что губки приобрели минеральные скелеты только в начале кембрия, а в докембрийское время губки вообще не имели спикул или спикулы были слабоминерализованными. Такие губки со слабоминерализованными кремниевыми скелетными структурами (т.е. с высоким соотношением органического материала к минеральному) известны из раннекембрийских отложений южного

Китая (формация Hetang) – это *Vasispongia delicata* Tang, Xiao 2019 (Tang et al., 2019). Микроволокнистая структура органического материала этих слабоминерализованных спикул похожа на аналогичные по форме, но чисто органические образования у губок эдиакарского возраста. Это может указывать на то, что спикульный скелет сформировался на базе существующих органических структур за счет поверхностной минерализации. Иными словами, картина напоминает ту, что описана для ранних скелетных проблематик докембрия.

В этой связи интересно упомянуть *Zhegallina* из атдабана Монголии (Ушатинская, 2004). Этот организм имел брахиоподоподобное строение – похожая форма билатерально-симметричных створок с видимыми местами прикрепления мускулов, на одной из створок видна выемка для прохода прикрепительной ножки, а на другой створке – край прямой. При общей схожести как общей формы, так и деталей строения, на раковинке *Zhegallina* отсутствует верхушка, которая могла сформироваться только на минерализованной раковине. Автор находки приходит к выводу, что этот брахиоподоподобный организм имел первично органическую (возможно, хитиновую) раковину.

Таким образом, самые ранние одноклеточные с минеральными скелетами известны в породах неопротерозоя в возрастном интервале 778–635 млн лет. Среди этих ранних форм имеются виды и с минеральной, и с первично органической раковинкой, из них последние явно преобладают. Самые ранние многоклеточные животные с минеральными скелетами (проблематики, вероятные квидарии и губки) найдены в слоях эдиакарского возраста (550 млн лет), а древнейшие бесспорные спикулы губок пока относятся к раннекембрийскому возрасту. Описанные ранние скелеты характеризуются относительно простой организацией и представляют собой поверхностную минерализацию покровов. Такие скелеты могли образоваться на базе предшествующих органических конструкций.

МИНЕРАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАННИХ СКЕЛЕТОВ

Биоминерализация в том или ином виде свойственна представителям большинства линий эукариот (Hendry et al., 2018) (рис. 1). Известно около 78 классов биоминералов (Ehrlich, 2019), однако скелеты животных, за несколькими любопытными исключениями, построены из фосфата и карбоната кальция (в первом случае это в основном минерал даллит, а во втором – кальцит или арагонит) и аморфного кремнезема (Knoll, Kotrc, 2015).

У представителей одноклеточных эукариот основной скелетный минерал — это кремнезем (рис. 1). В кладах Rhizaria, Stramenophyta и Amoebozoa скелеты в большинстве своем кремниевые; только у сестринской к ним группе Harptophyta (Coccolithophorida) — известковые. Нужно, однако, не забывать, что скелетные кокколитофориды появились лишь в раннем триасе, их диверсификация началась в мезозойских океанах, тогда как остальные линии с минеральными скелетами сформировались уже к раннему кембрию. Тогда же, в мезозое, стали разнообразны динофлагелляты и силикофлагелляты, носители кремневых скелетов.

Среди Amoebozoa некремниевые скелеты, по всей видимости, представляют редчайшие исключения (Knoll, Kotrc, 2015).

В кладу Rhizaria включены скелетные линии как с известковыми скелетами (фораминиферы), так и с кремниевыми скелетами (радиолярии), но в обеих линиях имеются исключения. У фораминифер самые ранние кембрийские представители имели органическую раковину или иногда агглютинированную (см. выше), а в ордовике появилось большое разнообразие фораминифер с секретлируемыми известковыми раковинами. Кремниевые скелеты у фораминифер чрезвычайно редки: например, секретлируемый кремниевый скелет есть у современной глубоководной *Miliamellus* Saidova et Burmistrova 1978, а агглютинированные раковины из кремневых частиц характерны для вымершего мелового рода *Rzehakina* (Bovee, 2012).

К радиоляриям относится интересная группа Acantharia: сначала она рассматривалась как отряд или подкласс в типе Radiolaria, потом ее признали сестринской к Radiolaria линией, однако современные молекулярные исследования помещают ее среди других четырех ныне существующих отрядов Radiolaria (Suzuki, Aita, 2011). У акантарий скелет не кремниевый, а celestinitовый (сульфат стронция).

Известен ископаемый одноклеточный организм Protolagena из позднего докембрия Намибии и Южного Китая (обзор по: Wood et al., 2017). У Protolagena, по-видимому, имелась секретлируемая известковая раковина. Но филогенетическая привязка Protolagena не ясна, ассоциация с однокамерными фораминиферами Lagenidae основана лишь на внешнем сходстве.

Таким образом, в кладе Rhizaria кремниевые скелеты (у радиолярий) появились в ископаемой летописи в кембрийское время, а известковые секретлируемые скелеты (у фораминифер) в ордовике, хотя пока не ясно, насколько эта разница отражает реальную картину, а не отсутствие известных ископаемых или специфику наших при-

емов выявления и анализа посмертного диагенеза организмов.

Фосфатная биоминерализация у одноклеточных редка, хотя и встречается. Например, из фосфата и карбоната кальция состоят минерализованные ажурные пояски или сеточки у некоторых инфузорий (обзор по: Lemloh, 2016). Хотя эти структуры трудно причислить к настоящим скелетам, но их функция, как и у скелетов, скорее всего опорная.

В противоположность одноклеточным у многоклеточных животных кремниевые скелеты известны только у губок демоспонгий, гексактинеллид и гомосклероморф, зато широко распространены скелеты на основе карбоната и фосфата кальция (рис. 2). У губок кремниевые и известковые скелеты появились, судя по известным находкам, более или менее синхронно в томмотском веке (Stage 2) раннего кембрия.

Как упоминалось выше, скелеты самых ранних книдарий — позднеэдиакарских — были построены, по-видимому, из арагонита. Арагонитовые скелеты приобрели в раннем кембрии моллюски, проблематичные группы Coeloscleritophora, Coleolida и, вероятно, анабаритиды и Cambroclavida. Вслед за ними в раннем кембрии появились кальцитовые археоциаты, карбонатные брахиоподы, известковые губки, несколько позже — трилобиты с панцирем из кальцита и хитина, иглокожие с внутренним скелетом из высокомагнезиального кальцита (Porter, 2010).

В раннем кембрии появились брахиоподы как с известковой, так и с фосфатной раковинной. Какие из них появились раньше и почему у этой группы раковины столь разные, пока не ясно. Известно, что у фосфатных брахиопод есть ферменты, позволяющие усваивать фосфор из пищи, а у известковых брахиопод таких ферментов нет (Iwata, 1981). Трудно сказать, что является здесь первичным, а что вторичным — наличие ферментов позволило строить раковину или необходимость заставила фосфатных брахиопод изобрести ферменты для усвоения фосфатов.

У томмотиид — близкой к брахиоподам группе — раковина состояла из фосфата кальция, а хиолиты — вторая сестринская группа — имели раковину из арагонита. И те, и другие являются характерными, повсеместно распространенными элементами раннекембрийской фауны. Тогда же в раннем кембрии появились и другие многочисленные группы беспозвоночных с карбонатными раковинами, а в позднем кембрии — конодонты со скелетными элементами из фосфата кальция. Эти последние, согласно реконструкциям по сохранившимся мягким тканям, принадлежат линии хордовых (Sweet, Donoghue, 2001).

Нужно отметить, что многие представители кембрийской мелкораквинной фауны, которые

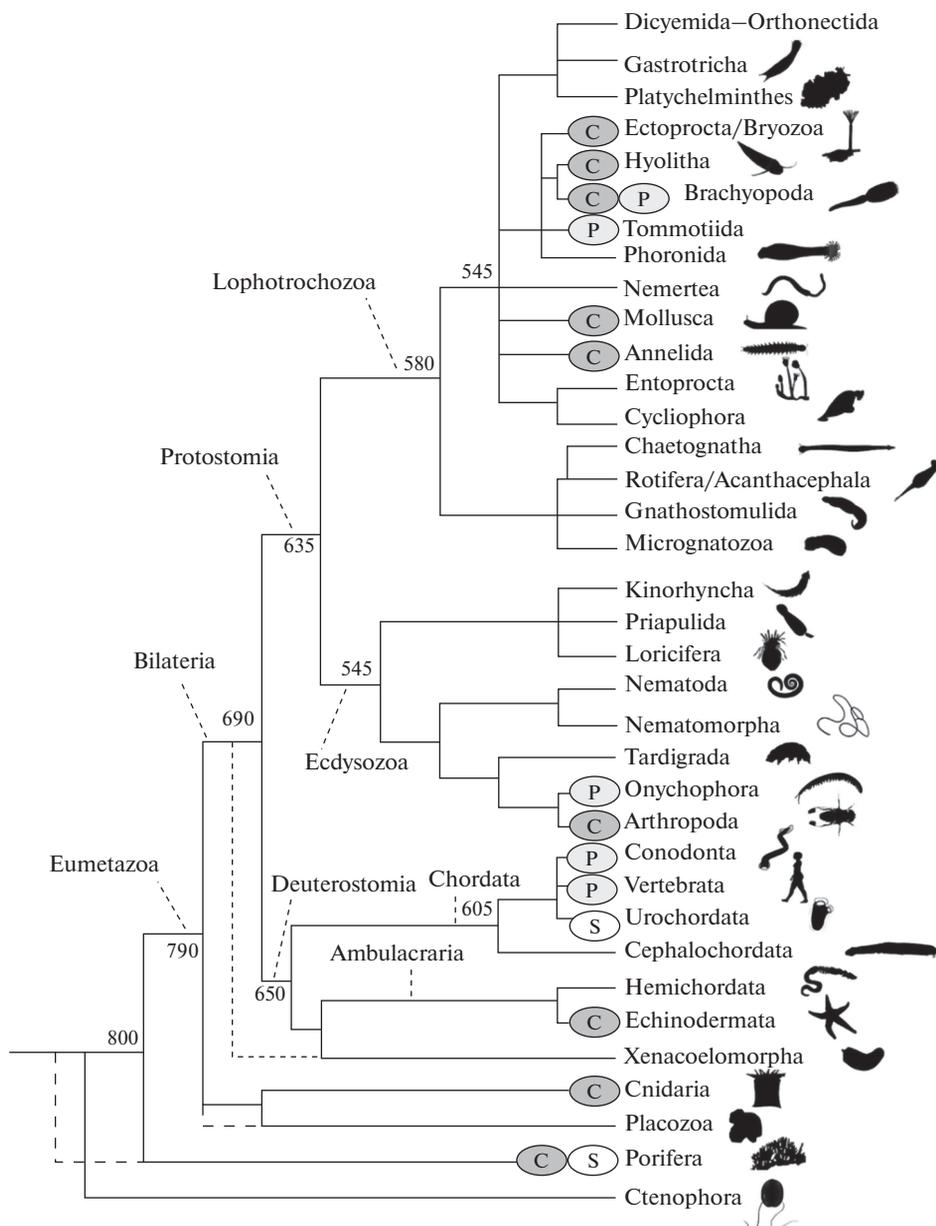


Рис. 2. Реконструкция филогенетических связей основных клад Metazoa; цифры — оценка времени ветвления клад, млн лет. Эллипсами показано наличие в клade представителями с минерализованными скелетами: С — известковые, S — кремниевые, P — фосфатные. Схема по: Telford et al., 2015, с дополнениями по: Sweet, Donoghue, 2001; Moysiuk et al, 2017; Shu et al., 2017; Giribet; Edgecombe, 2019; Olempska et al., 2019; датировки точек ветвлений по: Dohrmann, Wörheide, 2017.

в ископаемом виде снабжены фосфатными раковинами, изначально имели, вероятно, известковые скелеты, которые вторично заместились в ходе диагенеза в фосфатноносных обстановках (Porter, 2004). Это, вероятно, справедливо для протоконодонтов, которых в настоящее время относят к щетинкочелюстным. Протоконодонтов традиционно считали животными, имеющими фосфатные скелетные элементы. Однако, скорее всего, это не так: фосфат кальция в их ротовом во-

оружии появился в результате замещения исходно органических покровов. Об этом свидетельствует явное морфологическое сходство ротового вооружения протоконодонтов с соответствующими элементами современных щетинкочелюстных (Szaniawski, 2002). У других ископаемых щетинкочелюстных (например, у *Ankalodous sericus*) щетинки и зубчики состояли, по все видимости, из хитина, а не из фосфата кальция (обзор по: Shu et al., 2017).

подавляющему большинству представителей клады экдизозой свойственна известковая минерализация скелетов. Относительно уверенно можно утверждать, что из всей этой клады лишь для *Microdictyon*, которых принято сближать с онихофорами, характерна фосфатная биоминерализация (Yang et al., 2015). У Микродиктиона скелетные склериты, покрывающие тело, по-видимому, изначально были сложены фосфатом кальция. Современные онихофоры не имеют минерализованных скелетных элементов.

В принципе в различных группах животных (см. ниже) описываются ископаемые формы с предположительной минерализацией фосфатами. Однако в каждом случае доказать первичность фосфатной биоминерализации, а не вторичное фосфатное замещение исключительно трудно по трем причинам. Первая – фосфаты являются одним из консервирующих агентов для мягких тканей, поэтому если мягкое тело сохраняется в ископаемой летописи, то с высокой вероятностью в нем окажется фосфор, и скорее всего в виде фосфата кальция, также характерного для биоминерализации. Вторая причина в том, что известковые структуры даже на нано-размерном уровне при вторичном замещении фосфатом кальция сохраняют свои форму и размеры (Gilbert et al., 2019). Иными словами, наличие фосфатных микро- и наноструктур не позволит уверенно утверждать исходно фосфатную биоминерализацию. Третья причина состоит в посмертной адсорбции фосфатов мягкими тканями: в опытах по фоссилизации ракообразных показано, что кутикула ракообразных, как и их мышцы, за несколько недель инкубации в морской воде (искусственной) насыщаются фосфатами вдесятеро против исходного химического состава (Briggs, Kear, 1994).

Фосфатная биоминерализация предполагалась у кембрийской группы фосфатокопин, скорее всего сборной, которую традиционно было принято сближать с остракодами *Bradoriida*. Находки фосфатокопин известны из Китая, Англии, Швеции, Польши, северной Америки, Сибири, и все они приурочены к фосфатоносным слоям. Поэтому фосфатный состав их панциря является, по всей видимости, результатом посмертной фосфатной минерализации (см. обзор Olempska et al., 2019).

Есть данные о фосфатных добавках в самом наружном слое экзоскелетов некоторых трилобитов (Teigler, Towe, 1975; Dalingwater et al., 1991). Однако изучение диагенетических изменений указывает, что конкретные панцири были исходно построены из хитина и кальция (McAllister, Brand, 1989), так что и в этом случае фосфатная минерализация, скорее всего, вторична. И опять же, показательны в этом смысле вышеупомяну-

тые тафономические эксперименты, показывающие быстрое насыщение кутикулы ракообразных соединениями фосфора. При этом нельзя исключить присутствие в наружном слое кальцитовой кутикулы трилобитов не окристаллизованной фосфатной фазы, а просто каких-то фосфатных добавок, как это имеет место, например, у современных омаров *Homarus americanus* (Mergelsberg et al., 2019).

Также известен *Phytophilaspis* – членистоногое из ботомского века (ранний кембрий) Сибири (Ivantsov, 1999). Это животное в целом напоминает трилобитов – сегментированное тело с продольной осью, голова с лицевыми швами и крупными глазами по бокам глабели, гипостом характерной “трилобитовой” конфигурации. Но у фитофиласписа наружные покровы были, по всей видимости, устроены иначе, чем у трилобитов. Экзоскелет у них был не трехслойный, как у трилобитов, а однослойный, а если и был минерализован, то слабо. Об этом свидетельствуют складки на покровах, что исключено для жесткого минерализованного панциря. Сама же минерализация могла быть и фосфатной (Lin et al., 2010), так как на шлифах покровов фитофиласписа обнаружены грануловидные пятна с повышенным содержанием фосфора и кальция. Если эти гранулы не являются результатом селективной адсорбции фосфатов какими-то органическими структурами эпикутикулы, то фитофиласписа следует рассматривать как пример первичной фосфатной биоминерализации членистоногих. *Phytophilaspis* вместе с другими близкими родами членистоногих с неминерализованным хитиновым скелетом (*Sinoburius*, *Xandarella*) составляет сестринскую по отношению к трилобитам линию (Paterson et al., 2010): и те, и другие появились в раннем кембрии.

К экдизозоям относится кембрийско-силурийская группа *Palaeoscolecida*, которую по строению глоточного аппарата сближают с современными приапулидами. Подавляющее большинство палеосколецид происходит из фосфатных слоев различных формаций, поэтому неудивительно, что их покровы и глоточное вооружение содержит повышенное количество фосфора. Однако в нижнеордовикском лагерштетте Фезоата некоторые экземпляры палеосколецид (превосходной сохранности) найдены в глинистых сланцах, и у них глоточные зубцы содержат фосфор и кальций, а пространство между зубцами – нет (Martin et al., 2016). В этом случае можно с большей уверенностью говорить о первично фосфатизованном глоточном вооружении, хотя нужно иметь в виду, что ни у каких современных приапулид и родственных им киноринхов и лорицифер биоминерализация не известна.

В целом невозможно определить, какие скелеты – фосфатные или карбонатные – появляются

раньше; они, судя по ископаемой летописи, сформировались более или менее одновременно в разных линиях многоклеточных (Murdoch, Donoghue, 2011). Что же касается становления известковых скелетов, то данные по различным разрезам указывают на более раннее появление арагонитовых скелетов или же в некоторых разрезах кальцитовые и арагонитовые скелеты появляются одновременно (Porter, 2010). Является ли такое первенство следствием термодинамически приоритетного осаждения карбоната кальция на органике в виде арагонита, а не кальцита, или же условия окружающих вод в позднем докембрии благоприятствовали осаждению арагонита — пока не ясно.

Не могу удержаться от соблазна упомянуть в этой связи интересный пример с появлением биоминерализации у муравьев-листорезов *Acromyrmex echinator* Forel 1899 (Li et al., 2020). У этих муравьев поверхность тела покрыта тонким (~2 мкм) слоем высокомагнезильного кальцита. Кальцитовый слой формируется на 8-й день после выхода взрослого муравья из куколки, кристаллизуясь, по всей видимости, на специфических для этого вида белковых молекулах экзокутикулы. Данная биоминерализация не является результатом пассивного осаждения кальцита из внешней среды, так как на кутикуле мертвого муравья кальцит осаждается в виде арагонита, а не высокомагнезильного кальцита. Эксперименты показали, что усиленный минералами наружный покров защищает муравья в схватках с более сильным противником и что, вероятно, еще важнее, снижает чувствительность к обычным для муравьев патогенам (см. ниже о триггерах биоминерализации).

Среди экзотических слагаемых в скелетах нужно отметить минералы железа. В первую очередь, следует назвать классический пример биоконтролируемого ожелезнения — это зубы моллюсков, с которых собственно и началось систематическое изучение явления биоминерализации (Lowenstam, 1967). Из менее известных, но не менее интересных примеров назову еще два — это губки *Hippospongia communis* и моллюски *Chrysomallon squamiferum*. У средиземноморских мягких *H. communis* спонгиновые волокна имеют нано-кристаллические включения гетита, отчасти отсюда и темно-охристый цвет этих губок (Ehrlich, 2019). У глубоководного моллюска *C. squamiferum*, обитателя черных курильщиков, наружный слой раковины сложен сульфидом железа (грейгитом). Не только раковина, но и нога, подобно рыцарским латам, покрыта “железными” пластинами (Yao et al., 2010). Гранулы грейгита заключены в упорядоченно уложенные органические капсулы, организующие стабильный по строению поверхностный слой. Это позволяет уверенно утверждать, что железо здесь — не дополнительное

включение, а биологически контролируемый компонент микроструктуры раковины. Ясно, что такой необычный скелет может существовать только в низкоокислородных и насыщенных железом обстановках, подобных ландшафтам черных курильщиков, в любых других условиях железо бы быстро окислялось, теряя свои свойства. В целом пример с моллюском *Chrysomallon* показывает, насколько несложно для многоклеточных, осваивающих необычные и даже экзотические для группы условия, дополнить скелет новыми минералами.

Очень интересен вопрос, почему у одноклеточных и многоклеточных организмов скелеты столь различны по минеральному составу: у одноклеточных преобладают кремниевые скелеты, а у многоклеточных — известковые или фосфатные. Нолл и Котрк в своей обзорной статье по биоминерализации простейших (Knoll, Kotrc, 2015) обсуждают гипотезу о конструктивных преимуществах аморфного кремнезема. Кремнезем даже в микронной размерности представляет собой высокопористый прочный материал, легко соединяющийся с органическими макромолекулами, что как раз и требуется для построения скелетов протистов. Кристаллы карбоната кальция накладывают конструктивные ограничения для построения скелетных элементов микроорганизмов. Многоклеточные тоже могли бы использовать такой удобный материал, как аморфный кремнезем, но растворенного в воде кремния, как считается, слишком мало для “крупного производства”, так что многоклеточным пришлось выбрать для этой цели менее дефицитный, хотя и более грубый материал на основе солей кальция. Других гипотез пока нет, хотя и эта требует ревизии: многоклеточные стеклянные губки вырастают до значительных размеров, также донные одноклеточные с кремнистым скелетом, например диатомовые водоросли, могут образовывать крупные скопления, и им, очевидно, хватает кремния для построения своих раковин. При обсуждении различий биоминералов одноклеточных и многоклеточных не может не удивлять отсутствие фосфатной биоминерализации у одноклеточных при известной востребованности биофосфатизации у многоклеточных. Напомню, что фосфатные гранулы — это вполне обычный внутриклеточный компонент одноклеточных организмов, так что при необходимости он мог бы быть рекрутирован на построение скелета. Следовательно, для одноклеточных должно было быть какое-то иное — и серьезное — ограничение для использования фосфата и карбоната кальция в скелетах, а для многоклеточных — кремния. Это, по-видимому, вопрос к биохимикам.

Таким образом, у одноклеточных и многоклеточных допустимы скелеты на основе и кремниевых, и кальциевых минералов. У одноклеточных

нет настоящих скелетов из фосфата кальция, а для многоклеточных такие обычны. Ранние минеральные скелеты у одноклеточных, скорее всего, кремниевые, а известковые появляются несколько позже и существенно менее востребованы в одноклеточном хозяйстве. У многоклеточных минеральные скелеты в подавляющем большинстве состоят из карбоната или фосфата кальция, и те и другие появляются, видимо, одновременно. Предполагается, что разница в материальной основе скелетов одноклеточных и многоклеточных связана с лучшими микроконструктивными особенностями аморфного кремнезема, при этом растворенного в воде кремния не хватает для построения крупных скелетов многоклеточных. Однако данная гипотеза явно нуждается в пересмотре.

ФИЛОГЕНЕЗ СКЕЛЕТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Даже только из различия материальной основы скелетов одноклеточных и многоклеточных очевидно, что скелеты многоклеточных формировались не на основе скелетов их одноклеточных предков, а независимым образом. Иначе многоклеточных с кремниевыми скелетами было бы больше. Однако более информативной в этом смысле может быть реконструкция филогенезов линий одноклеточных и многоклеточных скелетных организмов.

Скелетные формы многоклеточных имеются в сестринских кладах первичноротых и вторичноротых, в кладах линияющих (Ecdysozoa) и лоптрохозоев (Lophotrochozoa), причем во всех имеются и фосфатные, и известковые скелеты. Если представить происхождение скелетов сходной минеральной основы от общего предка, то придется допустить, что в ходе эволюции скелеты терялись независимо 13 раз; если же придерживаться независимого приобретения одинаковых по минералогии скелетов, то получится, что в крупных кладах скелеты независимо возникали 14 раз (Murdock, Donoghue, 2011).

Рассмотрим подробнее происхождение известковых скелетов в тех группах, где присутствуют и эндогенные скелеты, и агглютинированные, и органостенные таксоны. На таких группах удобно видеть, насколько жестко наследуются скелеты. Для этого нужно рассмотреть группировку скелетных и бесскелетных представителей на филогенетических кладах, и на этом основании судить о наследовании или независимом происхождении минеральных скелетов. Судя по молекулярным реконструкциям, у фораминифер в целом агглютинированные раковины возникали независимо не менее семи раз. В группе в основном органостенных фораминифер *Monotalamida* минеральные раковинки появлялись по крайней мере дважды. А известковые секретиреу-

емые раковины появились независимым образом в пяти линиях фораминифер (см. обзор Pawlowski et al., 2013).

У кораллов (Anthozoa) известковый скелет формировался, по-видимому, не менее четырех раз (Romano, Cairns, 2000). Даже в пределах одного семейства *Hydractiniidae* (класс Hydrozoa) предполагают двукратное появление скелетов. *Hydractiniidae* – это сравнительно молодое семейство гидромедуз (оно появилось 65 млн лет назад), которое включает около полусотни видов без минеральных скелетов. Однако три вида все же приобрели известковые скелеты, а у некоторых представителей внутри гастродермы содержатся арагонитовые гранулы. Три скелетных вида на филогенетическом дереве *Hydractiniidae* разобщены, и их положение согласуется с положением лишь с видами-предшественниками, имеющими арагонитовые гранулы. Таким образом, данный пример наглядно демонстрирует независимое происхождение скелетов.

В целом, множественность происхождения скелетов в разных линиях у беспозвоночных животных говорит о независимом происхождении и относительной незамысловатости биохимического обслуживания процесса биоминерализации (Miglietta et al., 2010).

Нельзя не упомянуть еще об одной эволюционной возможности – о горизонтальном переносе генов, вовлеченных в построение минеральных скелетов. Один из показательных примеров такого рода – губка *Astrosclera willeyana* Lister 1900. Она относится к классу *Demospongia* и имеет известковый скелет, формирующийся из арагонитовых сферулитов. Как выяснилось, при их образовании работает ген белка, названного сферулином. Этот ген, оказывается, был заимствован губкой у симбиотических протеобактерий. Как показал анализ внутриклеточных структур губки, этот ген работает не у симбионтов-бактерий (что было бы естественно предположить), а в клетке самой губки (Jackson et al., 2011; Jackson, Wörheide, 2013).

Другой пример доказанного горизонтального переноса генов, связанных с биоминерализацией, относится к эволюции диатомовых водорослей (хотя биоминерализацию водорослей и растений я здесь не рассматриваю, но пример все же стоит упоминания). Доказано, что диверсификация диатомовых резко ускорилась в результате вовлечения в их метаболизм множества бактериальных генов. Среди этих генов были и те, что регулируют фиксацию кремния из воды и построение кремниевой раковинки. Получается, что биоминерализация диатомовых водорослей в известной мере унаследована от бактерий (Bowler et al., 2008). В настоящее время трудно представить масштаб влияния на скелетообразование горизонтального генетического обмена между са-

мыми отдаленными категориями организмов, но в любом случае недооценивать его не следует.

Краткий обзор филогенезов показывает, что минеральные скелеты возникали параллельно в различных кладах и многоклеточных, и одноклеточных организмов. По-видимому, и у тех, и у других для организации скелетообразования не требуется значительных перестроек генома, поэтому скелеты быстро формируются, когда в том возникает нужда и складываются подходящие условия.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОСНОВА СКЕЛЕТООБРАЗОВАНИЯ

С развитием методов геномики и протеомики появились надежды очертить минимальный исходный набор органических молекул, необходимых для скелетообразования, а также понять, какие преобразования в геноме необходимы для обретения минерального скелета. Предполагалось, что из такой молекулярной основы можно будет выявить биохимические свойства гипотетического скелетообразующего предка, который потом путем наращивания и трансформации своего исходного молекулярного набора мог породить широкий спектр скелетных наследников. Для биологически контролируемой минерализации обязательны, по крайней мере, три компонента: матрица для нуклеации биоминералов, средства доставки минеральных ионов к местам нуклеации, ферменты, обеспечивающие топографическую точность связи и снижающие энергетические затраты биоминерализации. В простейшем случае изучается весь этот трехкомпонентный комплекс, потому что разделить эти компоненты непросто.

Для кремниевых скелетов различных организмов детально изучен транспортный компонент биоминерализации: определены наборы транспортеров кремния (*silica transporters*, SIT) и проанализирована их экспрессия (Marron et al., 2016). У одноклеточных организмов имеется пять групп SIT, и их распределение по филогенетическому древу хаотично. У губок присутствует только одна группа SIT, самая распространенная среди биоминерализаторов кремния. Так как SIT присутствуют у некоторых организмов, не имеющих скелетов (к примеру, у колониальной амебы *Dictyostelium*), то авторы исследования предположили, что SIT изначально функционировали для удаления избытка кремния из клетки, а затем они были востребованы для иной – обратной – функции, для переноса ионов кремния в клетку.

У моллюсков определили около пятисот белков, участвующих в скелетообразовании (очевидно, что это общая сумма трех компонентов) (Marin et al., 2016). У ракообразных таких белков,

по крайней мере, несколько десятков: они контролируют адсорбцию кальция, связывание его с хитином, многие участвуют в регуляции линьки и декальцификации. Так, у морского желудка *Balanus amphitrite* при скелетообразовании экспрессируется 52 белка, разделенных на 11 функциональных групп. У брахиопод *Laqueus rubellus* выявлено около 40 скелетообразующих белков (Isowa et al., 2015).

Для представления об исходном репертуаре скелетообразующих агентов (белков и генов) важно выделить общее и различное, оценив его соотношение: общее может быть той исходной основой, от которой стартовала эволюция скелетов. Показательным в этом смысле является сравнение модельных видов моллюсков: устриц *Pinctada* (двустворчатые) и гастропод *Lottia gigantea* и *Haliothis*. У изученных видов устриц было выявлено наибольшее число белков раковины – 67. Из них с видами рода *Haliothis* оказался один общий белок (у видов этого рода определено всего 18 раковинных белков), а с морским блюдечком – 8 общих белков (у этого вида определено 32 белка). У двух видов гастропод нашлось всего 2 общих белка, пересечений во всех трех модельных группах не нашлось вовсе (Marie et al., 2013). Авторы исследования заключают, что общей чертой белкового репертуара раковины являются белки, имеющие в своей основе простые низкомолекулярные повторы. Такого рода белки, по их мнению, могли появляться независимо в разных линиях моллюсков.

Арагонитовые и кальцитовые раковины моллюсков строятся с участием различных вариантов полиморфных белков, и общих среди них лишь три (Zhang, Zhang, 2006). Среди белков скелетома (белки раковины), общих для всех моллюсков, отмечается перлюцин с доменом лектина С-типа (С-тип означает зависимый от Са); перлюцин обеспечивает связывание кальция при образовании перламутрового слоя.

Фосфатные скелеты хордовых и брахиопод построены с помощью совершенно неродственных ферментов, и как показано, кроме минералогии, не имеют ничего общего. В геноме, транскриптом и протеоме лингулы не нашлось ни одного сходного участника построения фосфатной раковины, аналогичного тем, что участвуют в построении костной ткани у позвоночных. Зато нашлось несколько аналогов в геномах моллюсков с карбонатной раковиной (Luo et al., 2015). Как указывают авторы упомянутой работы, очевидно, что фосфатная минерализация эволюционировала независимо у групп с этим типом биоминералов.

Подобно минералогическому сходству, филогенетическая близость видов также не обязательно означает сходство белков раковины. У любого моллюска белковый репертуар раковины состоит

из мозаики древних и продвинутых элементов. Древние элементы – карбоангидраза, ингибиторы протеаз, пероксидазы, фосфатазы – обычны для иных функций, но рекрутированы скелетом для участия в биоминерализации. Как подобная функциональная реорганизация, так и структура новообразованных пептидов с включениями многочисленных простых (10–200 аминокислот) повторов свидетельствуют о высокой эволюционной пластичности комплекса скелетомов (Kocot et al., 2016).

Показательный в этом смысле пример дают наземные гастроподы *Euhadra quaesita*, у которых помимо раковины имеется минерализованное образование, известное как “мешок любовных стрел”. Оно представляет собой вытянутые кальцитовые (арагонитовые) кристаллы, которые эти гермафродитные моллюски пускают в ход при спаривании, протыкая тело партнера для доставки своих половых продуктов в его внутреннюю полость. Скелетом *E. quaesita* составляют 54 белка, из которых лишь семь являются общими со скелетообразующими белками других моллюсков. Минерализацию “любовных стрел” контролируют четыре белка, из них два общих со скелетомом раковины. Сравнение генов семи консервативных белков скелетома у разных моллюсков показывает, что некоторые из них, по-видимому, произошли за счет независимых мутаций в разных линиях. Один из этих консервативных белков, с доменом СВМ-14, обнаружен в составе протеома “любовных стрел”, но его аналог найден не в “родной” раковине, а в раковине другого наземного брюхоногого моллюска *Sepaea nemoralis* (Shimizu et al., 2019). Общая картина свидетельствует о многочисленных независимых генетических преобразованиях, сопровождавших формирование белков скелета у моллюсков.

Также были попытки выявить минимальный белковый репертуар скелетообразования на базе скелетомов иглокожих (морских ежей, звезд и офиур (Flores, Livingston, 2017). В скелетоме морского ежа большую долю составляют лектины С-типа и т.н. MSP-130-подобные белки (оба участвуют в доставке кальция в клетку). Белки с данными доменами имеются и у офиур, хотя у них разнообразие этих белков существенно меньше, а их генетическая последовательность отличается от последовательности морских ежей отсутствием характерных повторов. Однако у морских звезд нет ни лектинов С-типа, ни белков MSP-130. В трех группах иглокожих имеются функционально аналогичные белки, но их аминокислотные последовательности заметно различаются, соответственно различается и их генетическая основа. По всей видимости, для построения скелетов важна только конечная форма белка (и заряд), а она может сложиться из разных аминокислотных последовательностей. При этом у иглокожих имеется не-

сколько общих, консервативных, белков скелетома, например фибриноген С-типа. У общих предков иглокожих он, по-видимому, связывал кальций на поверхностной органической ткани, а затем его функцию частично или полностью взяли на себя образовавшиеся de novo белки скелетных спикул. Таким образом у иглокожих, как и у моллюсков, сложилась мозаика древних и новообразованных белков. У иглокожих нашлись такие консервативные белки, которые, как ни удивительно, оказались общими с позвоночными. Например, липопротеины низкой плотности. У иглокожих они вовлечены в построение скелетных элементов, а у позвоночных участвуют в доставке кальция в везикулах к местам нуклеации при росте костей. Иными словами, у вторичноротых определенная роль отведена нескольким базовым белкам, которые унаследованно участвуют в построении скелетов.

Обзор скелетообразующих биохимических элементов у широчайшего круга многоклеточных в совокупности с экспериментами по биоминерализации позволил сначала Тоу (Towe, 1970), а затем Эрлиху (Ehrlich, 2010) выдвинуть гипотезу о первичном участии хитина и коллагена в формировании скелетов многоклеточных. На его взгляд, коллаген и хитин следует считать универсальной органической матрицей для образования скелетов любого минерального состава. Действительно, коллаген или хитин в обязательном порядке присутствуют в покровных и скелетообразующих тканях всех животных. Эти макромолекулы входят в состав т.н. базальной пластинки, лежащей под слоем эпидермальных клеток, а также внеклеточного матрикса мезенхимных клеток (Вестхайде, Ригер, 2008). Хитин и коллаген способны просто в силу своих химических свойств, даже в отсутствие специальных ферментов, образовывать химические связи с ионами кальция и кремния. В подтверждение данной гипотезы Эрлих (Ehrlich, 2010) указывает не только на обязательное присутствие этих макромолекул в опорных структурах животных, но и приводит ряд успешных экспериментов по связыванию коллагена и хитина с аморфным кремнеземом. Автор, к сожалению, не делает попытки объяснить, почему у многоклеточных, у которых хитин или коллаген (а обычно и то, и другое) имеется, кремниевые скелеты настолько редки, а у одноклеточных без коллагена и хитина как раз формируются кремниевые скелеты. Данное замечание не перечеркивает коллаген-хитиновую гипотезу, но требует дополнительного осмысления фактов. Так или иначе, но пока трудно говорить о причинной связи двух феноменов – появления коллагена и хитина и биоминерализации – только на основе их широкого распространения, однако факт участия молекул коллагена и хитина в организации скелетов безусловно игнорировать нельзя. Впол-

не возможно, что эволюция коллаген- или хитин-содержащих тканей послужила предпосылкой для появления скелетов у многоклеточных. У одноклеточных матрицей биоминерализации могли быть как предшественники хитина и коллагена, так и совсем другие молекулы. Пока что этот вопрос остается полностью открытым.

Ясно, что у многоклеточных присутствует целый ряд белков, которые могут при необходимости обеспечить доставку и связывание минералобразующих агентов. Эта задача, по-видимому, имеет множество возможных решений, поэтому трудно ожидать строгой филогенетической унаследованности вкладах скелетных форм. Возможно, что общим знаменателем является лишь эволюционное формирование коллаген- или хитин-содержащих тканей у многоклеточных: либо хитин и коллаген были первичной матрицей для биоминерализации, либо в их синтезе прямо или косвенно участвуют эффективные молекулы-биоминерализаторы.

АБИОТИЧЕСКИЕ И БИОТИЧЕСКИЕ ТРИГГЕРЫ СКЕЛЕТООБРАЗОВАНИЯ

Абиотические триггеры. Итак, имеется гипотеза, что предпосылкой появления минеральных скелетов было формирование тканей с хитином или коллагеном. Наряду с этим предложен ряд идей, ставящих на первое место изменение условий среды: в океане увеличилась концентрация кальция или концентрация кремния, или кислорода и в результате животные получили достаточное количество энергии и материала, необходимое для скелетообразования.

Из “средовых” гипотез раньше других обсуждалась кислородная гипотеза. Действительно, увеличение концентрации кислорода в окружающей среде может в принципе повлиять на скелетообразование, причем двояким образом. Во-первых, построение скелета – весьма энергозатратный процесс, поэтому такую роскошь можно себе позволить лишь при относительно высоком уровне кислорода; в противном случае кислород будет приоритетно тратиться на синтез более необходимого коллагена (Towe, 1970). Кроме того, оксигенизация среды ведет к увеличению скорости карбонатного осадконакопления. Механизм этой связи опосредован увеличением терригенного стока в океаны, вероятно, в связи с деятельностью аэробных наземных литотрофов (Peters, Gaines, 2012; Wood et al., 2017a).

Гипотеза о “кальциевом” триггере базируется на двух фактах. Во-первых, концентрация растворенного кальция, по всей вероятности, действительно возросла, так как в кембрии по сравнению с эдиакарием объем карбонатных осадков увеличился в два-шесть раз (Shields, Mills, 2017). Во-

вторых, в эдиакарских разрезах богатая скелетная фауна приурочена к слоям с известняками. Именно в мощных известняках, а не в глинистых сланцах, найдены очень крупные по размеру скелетные организмы, рифы с известковым цементом, крупные арагонитовые оолиты (Wood et al., 2017a). Все это вместе – образование известкового цемента, оолитов и карбонатных осадков – может иметь место, если обстановка благоприятствует химическому осаждению кальция, т.е. при повышенной концентрации кальция и/или при относительном увеличении щелочности воды. Действительно, проведены модельные расчеты, согласно которым концентрация кальция в воде эдиакарского океана достигла 18 mM, тогда как в современном океане концентрация ионов кальция 10.6 mM (цит. по: Mendoza-Becerril et al., 2016). Нужно отметить, что если принять вполне обоснованную гипотезу о повышении содержания кальция в воде как триггера скелетообразования, то требует дополнительного объяснения появление не только кальциевых, но и кремниевых скелетов, например, у радиолярий и губок *Demospongia* (Schuster et al., 2018).

Высказывались идеи, что темпы осаждения карбонатов кальция увеличились на границе докембрия/кембрия из-за насыщения воды углекислотой (Tucker, 1992). Однако в этом случае следует ожидать скорее снижения темпов накопления карбонатных пород из-за подкисления воды.

Минеральный состав известковых скелетов относительно быстро отвечает на изменение химического состава воды. Известно, что чем выше содержание магния в воде, тем больше устойчивость арагонита. Если воспользоваться этой зависимостью и сравнить соотношение известковых и арагонитовых раковин с динамикой Ca/Mg в палео-океане на интервале позднего докембрия-фанерозоя, то окажется, что в течение “низкомагниевого” фаз было больше морских видов с кальциевой раковиной, а в течение “высокомагниевого” фаз – больше арагонитовых скелетов (Zhuravlev, Wood, 2008). Это в целом говорит о возможности быстрой подстройки к среде у скелетообразователей, что в переводе на молекулярный язык означает пластичность молекулярного скелетообразующего инструментария.

Однако такое “правильное” соотношение химизма океана и минералогии скелетов выполняется лишь для новых родов и семейств, т.е. для тех групп, которые начинают формироваться в конкретную эпоху высоко- или низкомагниевого океана: из 37 новообразованных таксонов лишь 2 получили скелеты с несоответствующей минералогией (Porter, 2010). Но в пределах уже существующих групп скелетные представители редко изменяли минералогию скелетов, а если и меняли, то необязательно в согласии с внешними услови-

ями. Иными словами, если состав воды менялся, то это совсем не означало, что и скелеты переключаются с исходной минералогии на новую (см. обзор таких изменений Porter, 2010). Поэтому гипотеза внешнего химического триггера для скелетообразования выглядит правдоподобно для новых формирующихся групп, но в дальнейшем их скелет будет сохранять свой состав, как бы ни изменялось внешнее химическое окружение.

Также обсуждались версии переключения с кислого океана на более щелочной на границе докембрия и кембрия (Towe, 1970). Теоретически при повышенном содержании углекислоты в воде реакция среды (рН) должна быть более кислой, соответственно естественное осаждение солей кальция, вероятно, должно снижаться. В настоящее время эта гипотеза обсуждается не слишком активно, так как биологически опосредованное осаждение кальция может происходить и при пониженных рН. Однако нельзя не отметить, что рН океанической воды монотонно увеличивалась от слабокислого (рН 6.5) состояния в раннем протерозое к современному щелочному (рН 8.2) состоянию (Krissansen-Totton et al., 2018). Однако ошибка определения палео-рН настолько велика, что пока рано говорить о каких-то корреляциях. Когда появятся более точные оценки, тогда можно будет рассуждать о возможном отсутствии или присутствии зависимостей.

Экологические триггеры. Раннекембрийское разнообразие увеличилось исключительно быстро, заполнились все ступени трофической пирамиды, включая и хищников. Соответственно у потенциальных жертв появилась необходимость защиты от хищников, а у хищников — необходимость быстрее передвигаться. И то и другое предполагает наличие прочных структур, обеспечивающих ту или иную защиту, — панцирей, шипов или специализированной мускулатуры, прикрепленной к твердой основе. Данная гипотеза в настоящее время приоритетна и цитируется во многих публикациях по скелетообразованию в кембрии. Слабая сторона этой гипотезы в том, что ее трудно проверить. Как и в случае с коллагеновой/хитиновой органической матрицей, здесь обсуждается корреляция двух синхронных явлений — экологической диверсификации и скелетообразования, и оба явления проявляются сразу в большом числе таксономических групп. Они оба могут следствием какого-то общего явления, тем более что скелет, в том числе и минеральный, выполняет не только защитную функцию, но и ряд других, не менее важных, и эти функции трудно разграничить. В первую очередь следует обратить внимание на функцию формообразования.

Скелет, если понимать этот термин широко, имеется у любого живого организма, как одноклеточного, так и многоклеточного. Клетка без

опорных структур превращается в плоскую каплю, которая к тому же не способна ни к какому виду движения. Так что скелет нужен любой клетке и в любых обстоятельствах: без него жизненное пространство клетки, и в буквальном, и в экологическом смысле, будет крайне нестабильным. В отсутствие сколько-нибудь стабильного жизненного пространства эволюция не идет: непонятно, к чему приспособливаться. Если гены обеспечивают относительную стабильность живого во времени, то от скелета зависит стабильность этого живого в пространстве.

Скелет одноклеточного организма — это цитоскелет; в связи с ним могут находиться дополнительные наружные и/или внутренние органические или минерализованные укрепляющие структуры: теки, раковинки, таблички, спикулы, сеточки, бляшки и т.д. Движение клетки опосредуется жгутиками или ресничками или клеточными выпячиваниями, которые во всех случаях связаны с цитоскелетом. У многоклеточного организма цитоскелет уже, по всей видимости, не может эффективно поддерживать форму, в особенности крупную и массивную, эту функцию берут на себя новообразованные специализированные опорные ткани и структуры. Например, у полипов медуз, которых считают классическим примером животных с гидроскелетом, в эктодерме в обязательном порядке присутствуют разнообразные укрепляющие образования на основе хитина (Mendoza-Becerril et al., 2016). Минерализованные элементы скелетов прочнее органических, поэтому если нет ограничений по энергетическим и материальным ресурсам, то минерализованные опорные элементы легко могут появиться. Как описано выше, для их образования существует множество разнообразных биохимических решений. Вполне может быть, что животные с минерализованными элементами появились в ответ на увеличение размеров животных, так как это удобный способ создать опору крупному организму; также это возможность разнообразить форму организмов и их движение для освоения новой ресурсной базы. Кстати, и у одноклеточных минерализованный скелет способствует образованию крупных организмов. Примером могут служить нуммулиты, достигающие нескольких сантиметров в диаметре. Защитная функция видится вторичной по отношению к этим двум первоочередным задачам — стабилизации формы и освоению ресурсов. Так или иначе, но опорная и формообразующая функции могут вполне эффективно выполняться структурами на основе универсальных органических молекул: полисахарида хитина и полипептида коллагена (и целлюлозы в различныхкладах водорослей и растений), — минеральный компонент лишь дополняет их, по всей вероятности, увеличивая пределы прочности. С этой точки зрения минераль-

ный скелет должен появляться *после* органического и, по всей видимости, на его основе. Это подтверждается последовательностью появления органических и неорганических скелетов в различных группах. Если бы первоочередной была защитная функция, то минеральные скелеты могли бы появляться *до* органических.

По-видимому, в позднедокембрийское время в результате каких-то геохимических процессов, возможно, связанных с увеличением уровня свободного кислорода, изменился химический состав океанической воды: в ней увеличилось содержание катионов Са. Это существенно облегчило осаждение кальция на поверхности органических тканей, где массово присутствуют отрицательно заряженные радикалы макромолекул (белков, полисахаридов). В ходе своего эволюционного развития многоклеточные увеличивали размеры (а иначе зачем нужна многоклеточность), осваивали разнообразные экологические ниши, а также вырабатывали средства защиты и нападения. Все это требовало стабилизации формы и образования специальных двигательных конструкций. Эти функции и взяли на себя сначала органические, а затем минерализованные структуры.

ТАФНОМИЯ СКЕЛЕТНЫХ И БЕССКЕЛЕТНЫХ ФОРМ

Согласно классическим представлениям, минеральный скелет в ходе фоссилизации сохраняется, постепенно замещаясь различными солями из окружающих поровых вод. Таким образом, мягкие ткани исчезают, а минерализованные части подвергаются диагенезу, в той или иной степени меняющему их исходный минеральный состав.

Классические модели фоссилизации скелетных форм не учитывают изменение кислотности (в большинстве случаев подкисление) вокруг разлагающихся остатков. Сдвиг pH может формироваться в тонкодисперсных осадках, препятствующих диффузии накопленных продуктов распада органики. В результате образуется градиент pH вокруг разлагающегося объекта. Не менее важно, каковы показатели pH в верхнем слое осадков, где органические остатки проходят первые и, вероятно, самые важные этапы консервации и фоссилизации; в современном океане pH верхнего слоя тонкодисперсных осадков колеблется вокруг pH 6.5 при pH океанической воды 8–8.4. А кислотность вокруг разлагающейся органики еще меньше (Zhu et al., 2006). Кислая реакция в некоторых тонкодисперсных осадках с захороненной органикой, как показывают эксперименты, сохраняется не менее полутора лет (Naimark et al., 2016, 2018). В таких условиях слабоминерализованные ткани могут потерять минеральную часть за счет растворения. Вероятно, именно это

произошло с остатками трилобитов *Ogygopsis*, *Pagetia* и агностидами *Ptychagnostus* из знаменитого местонахождения сланцы Бёрджес (Burgess Shale) (Pushie et al., 2014). Как показывает элементное картирование, в покровных тканях этих членистоногих, исходно минерализованных карбонатом кальция, остались лишь следовые количества кальция.

Самые распространенные тонкодисперсные осадочные породы сложены глинистыми минералами. Некоторые глинистые осадки, например, с преобладанием каолинита сами по себе имеют кислую реакцию (до pH 6.0) даже в морской воде нормальной солености. Однако некоторые глинистые осадки, содержащие высокое количество разлагающейся органики, могут не понижать кислотность среды, а повышать, к таким осадкам относятся натриевый монтмориллонит и, вероятно, клинохлор.

Процессы подкисления среды и, следовательно, растворения минеральных компонентов теоретически должны приостанавливаться или даже менять вектор в условиях карбонатного, т.е. щелочного, осадконакопления. Отсюда можно ожидать, что (слабо)минерализованные элементы известковых скелетов будут сохраняться в карбонатных осадках, но не в глинистых или алевритовых, а органические скелеты без минеральных включений — в глинистых осадках (Cohen, Macdonald, 2015). Не случайно ранние эдиакарские животные с минеральным скелетом обнаружены в известняках, а не в глинистых фациях. Что касается кремниевых скелетов, то они при захоронении могут растворяться в условиях щелочного градиента, однако этот вопрос практически не изучен.

Разработка модели фоссилизации в условиях резкого градиента кислотности позволит пересмотреть наши представления об отсутствии ископаемых с минеральным скелетом в докембрийских осадках. Ее применение выглядит многообещающе, так как в докембрийских обстановках осадконакопления преобладали глинистые фации, а не карбонатные, которые, как было рассмотрено в предыдущем разделе, начинают доминировать лишь с начала фанерозоя.

Второе важное замечание со стороны тафономии касается природы ископаемой летописи мягкотелых животных и того, как она может быть связана со скелетной летописью. Выше уже обсуждался вопрос о возможных экологических триггерах скелетообразования, однако тафономия позволяет взглянуть на дело с другого ракурса.

На сегодняшний день большая часть кембрийского разнообразия описана из лагерштеттов — местонахождений, где в том или ином виде сохраняются мягкие ткани животных и растений, т.н. фауны “исключительной” сохранности. Если к

началу 21 века было описано не более полусотни таких местонахождений, то теперь их число уже близко к 700 (Muscente et al., 2017). Это означает, что природа лагерштеттов вовсе не “исключительна”, а наоборот, вполне обычна, просто палеонтологи в своих изысканиях руководствовались иными задачами и методами поиска.

По всей видимости, формирование лагерштеттов реализуется при весьма широком круге условий, из них необходимыми являются лишь немногие: 1) быстрое (катастрофическое) захоронение в тонкодисперсном осадке, 2) высокое количество захороненной органики, 3) относительно легкая гидролизация минералов осадка при сдвиге pH либо в кислую, либо в сильнощелочную сторону, 4) при их гидролизе высвобождение в окружающий раствор Al^{3+} , Si^{4+} , PO_4^{3-} (в виде гидроокисей). Связанные с органикой, эти (и, возможно, другие) соединения обладают консервирующими свойствами и препятствуют бактериальному разложению. Любые другие катионы, высвобождающиеся при гидролизе осадка, выступают как минерализующие агенты. Очевидно, что сочетание этих четырех условий не является редкостью, поэтому при целенаправленных поисках наверняка будут открыты еще сотни лагерштеттов.

Одно из этих четырех условий связано не с внешними, а с внутренними биологическими, свойствами — это быстрое связывание органических молекул с консервирующими ионами Al, Si, P (здесь нужно заметить, что анионы фосфора всегда связываются с органическими молекулами в виде фосфата кальция, т.е. опосредовано через катионы кальция). Иными словами, в биохимическом арсенале организмов должны быть специфические молекулы с сильным отрицательным зарядом, которые могут без всяких посредников легко связываться с данными консервантами. Молекулы с такими свойствами есть — это т.н. комплекс адгезивных молекул (САМ: семейства кадгеринов, интегринов, селектинов, интерлейцинов, муцинов) и связанный с ним внеклеточный матрикс. Этот комплекс обеспечивает контакты клеток между собой и с органическими или неорганическим субстратом. Очевидно, что его эволюция связана именно с многоклеточными, хотя некоторые его компоненты имеются и у бактерий, и у одноклеточных. Так, муцины входят в состав полисахаридного матрикса бактерий, гены кадгеринов обнаружены у хоанофлагеллят, вероятных предков губок. Предполагается, что у хоанофлагеллят кадгерины выполняли функцию прикрепления клеток к неорганическим субстратам (King et al., 2008). Что касается внеклеточного матрикса, то его обязательным компонентом у многоклеточных являются, в частности, коллаген и хитин.

Так как комплекс САМ появился и эволюционировал для обеспечения клеточных контактов и контактов клеточного слоя с субстратом, то большинство САМ могут самопроизвольно связываться с заряженными катионами. Например, одна из групп САМ — это интегрины, исходно имеющие высокое сродство к Ca^{2+} (Brown et al., 2018); также и кадгерины эффективно связываются с Ca^{2+} (Sotomayor, Schulten, 2008). Поэтому побочным эффектом появления этих молекул у многоклеточных оказалась возможность посмертной консервации остатков за счет быстрого связывания САМ с различными катионами, в том числе и с консервирующими соединениями Al, Si, P.

Одноклеточные эукариоты не обладают данным комплексом САМ, поэтому не связывают на своей поверхности катионы металлов. Если, например, инкубировать в растворе Al^{3+} (квасцов или хлорида алюминия) одноклеточные и многоклеточные стадии колониальной амебы *Dictyostelium*, то Al будет связываться только с многоклеточными структурами, но не с одиночными амебами (Naimark et al., 2020). Следовательно, сохранение бесскелетных протистов и одноклеточных стадий колониальных форм в ископаемой летописи очень маловероятно. Докембрийское разнообразие бесскелетных форм, с точки зрения биохимии, отражает, вероятно, становление адгезивного комплекса у многоклеточных животных.

Другое следствие появления САМ у многоклеточных — это возможность построения минеральных скелетов. Если появляется эффективный молекулярный инструмент для связывания минеральных катионов, то он будет востребован для тех или иных биологических нужд. Тем более, что сами САМ закорены внутри клетки на цитоскелете, так что наружные минеральные микроstructures должны неизбежно оказаться в опосредованном контакте с внутренним формообразующим каркасом. Так, у иглокожих среди исходных скелетообразующих белков был фибриноген, связанный с адгезивным белком интегрином. Также интересным примером в этом смысле являются белки скелета коралла *Acropora millepora*: из 36 выделенных белков 15 оказались различными элементами САМ (Ramos-Silva et al., 2013). Среди них муцин, ко-адгезин, фактор Виллебранда и т.д. — все и они могут напрямую связываться либо с катионами металлов (муцин), либо с коллагеном или хитином (например, домен типа А фактора Виллебранда). Таким образом, адгезивные молекулы многоклеточных в силу своих химических свойств могут способствовать консервации и фоссилизации, но также и опосредовать появление минеральных скелетов. Так что становление адгезивного комплекса неизбежно влечет за собой как появление богатой ископаемой летописи, так и появление минеральных ске-

летов у многоклеточных. Неудивительно, что оба явления сближены во времени.

Предложенное выше объяснение относительной синхронизации двух глобальных явлений — формирование разнообразной ископаемой летописи и скелетов у животных — с позиций модели фоссилизации в слабокислых условиях не противоречит гипотезе САМ, а дополняет ее. Первое объяснение устанавливает кембрийский временной рубеж появления богатой ископаемой летописи, а второе объяснение — принципиальную синхронизацию двух явлений.

В заключении еще раз подчеркнуты важные моменты данного параграфа. Первые этапы фоссилизации проходят в верхних слоях осадка, где при разложении органики формируется градиент кислотности, в основном со сдвигом в кислую сторону. Существующие на сегодняшний день модели не учитывают данное обстоятельство. Между тем именно оно может объяснить отсутствие известковых скелетов у ранних скелетных форм: в слабокислых условиях они могут просто растворяться. Ожидать их сохранения можно, вероятно, в карбонатных фациях, где сдвиг кислотности существенно слабее. Молекулярной основой фоссилизации ранних многоклеточных являлся, вероятно, комплекс адгезивных молекул, имеющих сильное сродство к заряженным катионам металлов и кремния. Тот же комплекс в силу того же сродства к заряженным соединениям кальция и кремния мог участвовать в организации минерализованных структур многоклеточных. Отсюда неизбежное сближение во времени диверсификации многоклеточных с продвинутыми адгезивными комплексами и появление у них минеральных скелетов. Такой взгляд на тафономию “кембрийского взрыва” предлагается впервые и требует дальнейшего осмысления и подтверждения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данный обзор позволяет обрисовать широкий круг фактов и гипотез, связанных с обретением минеральных скелетов, которые при всей своей мозаичности соединяются в относительно целостную картину (рис. 3).

Согласно молекулярным реконструкциям, появление многоклеточных эукариот по разным оценкам попадает в интервал 840–650 млн лет, а появление самых ранних многоклеточных животных оказывается около отметки 650 млн лет (Cunningham et al., 2017). Древнейшие ископаемые остатки животных датируются возрастом 580 млн лет, а древнейшие остатки животных с минеральным скелетом — 550 млн лет. Древнейшие ископаемые одноклеточные эукариоты, ведущие к кладе животных (опистоконты), не известны, а

ископаемые представители сестринской клады одноклеточных — раковинных амёб, в том числе и с минеральной раковиной, — найдены по всему миру в неопротерозойских породах возрастом 778–635 млн лет; хотя в более молодых слоях они не известны. Пока непонятна природа разрыва между датировками молекулярных филогений различных клад эукариот и древнейшими ископаемыми представителями соответствующих клад. Также остается под вопросом причина отсутствия ископаемых находок одноклеточных эукариот на временном интервале 635–540 млн лет.

Минеральные скелеты формировались независимо много раз и в различных кладах одноклеточных и многоклеточных, каждый раз на основе предшествующих органических опорных и кровных структур.

Ископаемая летопись одноклеточных с минеральными скелетами начинается с раковинных амёб, хотя найденные раковинные амёбы в большинстве своем имели органическую раковину. Выяснение исходного состава раковины требует в каждом случае нетривиального подхода и анализа. У одноклеточных скелеты построены преимущественно на основе минералов кремния, хотя имеются и одноклеточные с известковыми скелетами. Наиболее разнообразные и массовые скелетные группы — фораминиферы и радиолярии — появляются в раннем кембрии: сначала появляются фораминиферы с известковой раковиной, а после них кремниевые радиолярии.

Вещественная минеральная основа ранних скелетов многоклеточных — это карбонат или фосфат кальция; минералы кремния имеются только в скелетах демоспонгий. И известковые, и фосфатные, и кремниевые скелеты многоклеточные животные приобрели в раннем кембрии, хотя раньше других в ископаемой летописи появляются, по-видимому, известковые скелеты. Ясно, что скелеты многоклеточных не унаследованы от одноклеточных предков, а формировались независимо в различных эволюционных линиях.

Молекулярная основа построения скелетов разнообразна и также свидетельствует о независимом формировании минеральных скелетов. В каждой группе комплекс скелетообразующих белков (генов) представляет собой мозаичное сочетание консервативных и новообразованных доменов, перетасованных в разном порядке, причем новообразованные домены могут легко заменять консервативные. По всей видимости, органическая основа скелета, а также транспортные белки минералообразующих элементов — это быстро и сравнительно легко меняющийся комплекс. Среди молекул, теоретически способных к эффективному осаждению скелетообразующих элементов, нужно назвать коллаген, хитин и молекулы адгезивного комплекса. Все они имеют

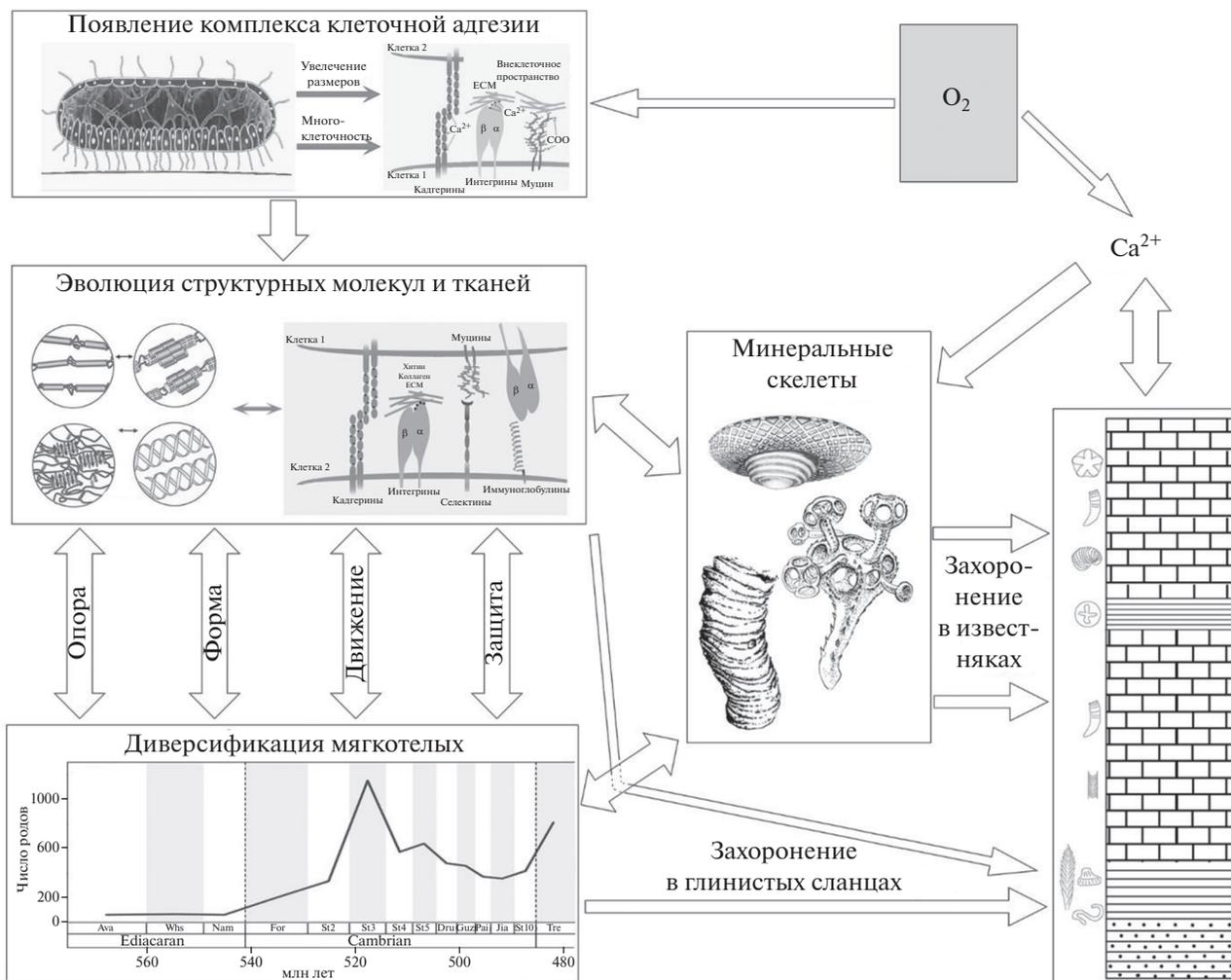


Рис. 3. Схема процессов, формирующих ископаемую летопись многоклеточных животных, в том числе и с минеральными скелетами (объяснение в тексте). Стрелками с одним и двумя векторами показано соответственно одностороннее и двустороннее влияние. График общей диверсификации в кембрии по: Na, Kiessling, 2015; авторские рисунки ранних животных с минеральными скелетами (вверху – *Suvorovella*, слева – *Namacalathus*, справа – *Cloudina*) по: Wood et al., 2017 с разрешения авторов.

химическое сродство к катионам металлов, поэтому могут служить матрицей для нуклеации минералов. Молекулы адгезивного комплекса могли быть, по-видимому, древнейшим предшественником скелетообразующей – на основе кальция – органической матрицы у многоклеточных животных. У одноклеточных адгезивный комплекс представлен очень скудно, поэтому их скелеты строятся с помощью принципиально иной молекулярной базы. Не случайно одноклеточные имеют в основном кремниевые скелеты, тогда как многоклеточные – в основном кальциевые.

Формы с минерализованными скелетами начали формироваться, когда увеличилось содержание кислорода в атмосфере и океане. Многоклеточные животные получили возможность увели-

чить свой размер, так как кислорода уже было достаточно, чтобы обеспечить им нескольких клеточных слоев за счет пассивной диффузии. При укрупнении размеров у организма возникает необходимость совершенствовать опорные структуры и двигательный аппарат. Это требуется для поддержания формы и эффективного снабжения крупного организма в первую очередь кислородом, а затем и пищей; также при освоении нового ресурсного пространства требуется стабильная форма. Все это обеспечивается наличием жесткого скелетного каркаса. С появлением хищников оказывается востребованной и защитная функция твердых скелетных элементов. Твердые конструкции и защитные элементы могут быть построены из чисто органического вещества, одна-

ко минерализованные материалы в этом смысле надежнее.

Минерализацию ранних животных могло облегчить, по крайней мере, два фактора — биотический и абиотический. Биотический — это появление адгезивного комплекса молекул и связанных с ними внеклеточного матрикса, коллагена и хитина. Эти молекулы имеют сильное химическое сродство к катионам металлов и соединениям кремния. К абиотическим факторам относится уже упомянутое увеличение концентрации кислорода в воде, в результате которого возрос объем карбонатного осадконакопления и растворенного в воде кальция. Последнее способствовало химическому осаждению кальция на покровных тканях животных, следовательно, могло ускорить становление минерализованных скелетов на основе карбоната и фосфата кальция.

Карбонатное осадконакопление также изменило возможность сохранения известковых скелетов. В богатых органикой глинистых осадках рН сдвигается в слабокислую сторону, поэтому слабоминерализованные структуры растворяются, но при этом могут сохраняться остатки органических тканей (если на них быстро осаждаются консервирующие ионы Al и Si). Однако в карбонатных осадках реакция среды остается щелочной, и это способствует сохранению исходно минерализованных тканей. Поэтому при увеличении объема карбонатного осадконакопления резко возросла вероятность сохранения известковых и фосфатных скелетов.

Таким образом, повышение содержания кислорода на планете запустило целый комплекс взаимосвязанных процессов. Во-первых, животные увеличились в размерах и стали разнообразнее как морфологически, так и экологически. А это, в свою очередь, потребовало совершенствования опорных и двигательных структур. Во-вторых, становление многоклеточности и соответствующее формирование комплекса адгезивных молекул и связанного с ними внеклеточного матрикса, коллагена и хитина привело к формированию ископаемой летописи мягкотелых в глинистых сланцах и аргиллитах. В-третьих, увеличилось количество растворенного кальция в океане, следовательно животные получили в достатке материал для построения известковых и фосфатных скелетов, которые с большей вероятностью, чем мягкие ткани сохраняются в карбонатных осадочках; при этом шансы сохранения мягких тканей снизились. Все эти процессы невозможно отделить один от другого, как невозможно понять кембрийский феномен, односторонне фокусируя внимание лишь на одном из этих процессов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я искренне благодарю Е.А. Жегалло, Л.М. Мельникову, Г.Т. Ушатинскую, М.М. Астафьеву, А.Ю. Журавлеву, а также анонимного рецензента за благожелательное, конструктивное и содержательное обсуждение рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ “Экспансия” (19-14-50283).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вестхайде В., Ригер Р.*, 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 1: от простейших до моллюсков и артропод. Пер. с нем. М.: Товарищество научных изданий КМК. 512 с.
- Конторович А.Э., Варламов А.И., Гражданкин Д.В., Карлова Г.А., Клец А.Г., и др.*, 2008. Разрез венда восточной части западно-сибирской плиты (по результатам бурения параметрической скважины Восток-3) // Геология и геофизика. Т. 49. № 12. С. 1238–1247.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.*, 2020. Архейские эукариоты: новый взгляд // Палеонтологический журнал. № 1. С. 3–5.
- Ушатинская Г.Т.*, 2004. Древнейшая брахиопода с органическим покровом из нижнего кембрия Монголии // Палеонтологический журнал. № 4. С. 10–16.
- Aitchison J.C., Suzuki N., Caridroit M., Danelian T., Noble P.*, 2017. Paleozoic radiolarian biostratigraphy // *Geodiversitas*. V. 39. № 3. P. 503–531.
- Allison C.W., Hilgert J.W.*, 1986. Scale microfossils from the early Cambrian of northwest Canada // *Journal of Paleontology*. V. 60. P. 973–1015.
- Antcliffe J.B., Callow R.H., Brasier M.D.*, 2014. Giving the early fossil record of sponges a squeeze // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. V. 89. № 4. P. 972–1004.
- Bovee E.C.*, 2012. Distribution and forms of siliceous structures among protozoa // *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems*. Simpson T.L., Volcani B.E. (Ed.). New York-Heidelberg-Berlin: Springer. P. 233–281.
- Bosak T., Macdonald F., Lahr D., Matys E.*, 2011. Putative Cryogenian ciliates from Mongolia // *Geology*. V. 39. № 12. P. 1123–1126.
- Bowler C., Allen A., Badger J., Grimwood J., Jabbari K., et al.*, 2008. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes // *Nature*. V. 456. P. 239–244.
- Botting J.P., Muir L.A.*, 2018. Early sponge evolution: A review and phylogenetic framework // *Palaeoworld*. V. 27. № 1. P. 1–29.
- Brain ‘Bob’ C.K., Prave A.R., Hoffmann K., Fallick A.E., Botha A., et al.*, 2012. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia // *South African Journal of Science*. V. 108. № 1–2. P. 83–90.
- Briggs D.E.G., Kear A.J.*, 1994. Decay and Mineralization of Shrimps // *Palaios*. V. 9. № 5. P. 431–456.

- Brown K.L., Banerjee S., Feigley A., Abe H., Blackwell T.S., et al., 2018. Salt-bridge modulates differential calcium-mediated ligand binding to integrin $\alpha 1$ - and $\alpha 2$ -I domains // *Sci. Rep.* V. 8. № 2916 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21231-1>
- Budd G., Mann R., 2020. Survival and selection biases in early animal evolution and a source of systematic overestimation in molecular clocks // *Interface Focus: Royal Society Special papers.* V. 10. 20190110 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0110>
- Butterfield N.J., 2009. Modes of pre-Ediacaran multicellularity // *Precambrian Research.* V. 173. P. 201–211.
- Chang S., Feng Q., Clausen S., Zhang L., 2017. Sponge spicules from the lower Cambrian in the Yanjiahe Formation, South China: The earliest biomineralizing sponge record // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* V. 474. P. 36–44.
- Chang S., Feng Q., Zhang L.J., 2018. New Siliceous Microfossils from the Terreneuvian Yanjiahe Formation, South China: The Possible Earliest Radiolarian Fossil Record // *Earth Sciences.* V. 29. № 4. P. 912–918.
- Cunningham J.A., Liu A.G., Bengtson S., Donoghue P.C.J., 2017. The origin of animals: Can molecular clocks and the fossil record be reconciled? // *BioEssays.* V. 39. № 1. P. 1–12.
- Cohen P.A., Macdonald F.A., 2015. The Proterozoic Record of Eukaryotes // *Paleobiology.* V. 41. № 4. P. 610–632.
- Cohen P.A., Strauss J.V., Rooney A., Sharma M., Tosca N., 2017. Controlled hydroxyapatite biomineralization in an ~810 million-year-old unicellular eukaryote // *Science Advances.* V. 3. №6. e1700095 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://advances.sciencemag.org/content/3/6/e1700095>
- Culver S.J., 1994. Early Cambrian foraminifera from the southwestern Taoudeni Basin, West Africa // *Journal of Foraminiferal Research.* V. 24. № 3. P. 191–202.
- Dalingwater J.E., Hutchinson S.J., Mutvei H., Siveter D.J., 1991. Cuticular ultrastructure of the trilobite *Ellipsocephalus polytomus* from the Middle Cambrian of Öland, Sweden // *Palaeontology.* V. 34. № 1. P. 205–217.
- Daly R.A., 1907. Limeless ocean of pre-Cambrian time // *Amer. J. of Sci. Ser. 4.* V. 23. P. 93–115.
- Dohrmann M., Wörheide G., 2017. Dating early animal evolution using phylogenomic data // *Scientific Reports.* V. 7. 3599 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03791-w>
- Domozych D.S., Wells B., Shaw P.J., 1991. Basket scales of the green alga, *Mesostigma viride*: chemistry and ultrastructure // *J. Cell Sci.* V. 100. P. 397–407.
- Ehrlich H., 2010. Chitin and collagen as universal and alternative templates in biomineralization // *Int. Geol. Rev.* V. 52. № 7–8. P. 661–699.
- Ehrlich H., 2019. Marine biological materials of invertebrate origin // *Biologically-Inspired Systems.* V. 13. Gorb S.N. (Ed.). Cham: Springer Nature. 329 p.
- Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M., Sperling E.A., Pisani D., et al., 2011. The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals // *Science.* V. 334. P. 1091–1097.
- Flores R.L., Livingston B.T., 2017. The skeletal proteome of the sea star *Patiria miniata* and evolution of biomineralization in echinoderms // *BMC Evolutionary Biology.* V. 17. № 125 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12862-017-0978-z>
- Gilbert P.U.P.A., Porter S.M., Sun C.-Y., Xiao S., Gibson B.M., et al., 2019. Biomineralization by particle attachment in early animals // *PNAS.* V. 116. № 36. P. 17659–17665.
- Hendry K.R., Marron A.O., Vincent F., Conley D.J., Gehlen M., et al., 2018. Competition between silicifiers and non-silicifiers in the past and present ocean and its evolutionary impacts // *Frontiers Marine Sciences.* [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00022>
- Hua H., Chen Z., Yuan X.L., Xiao S., Cai Y., 2010. The earliest Foraminifera from southern Shaanxi, China // *Science of China: Earth Sciences.* V. 53. P. 1756–1764.
- Isowa Y., Sarashina I., Oshima K., Kito K., Hattori M., et al., 2015. Proteome analysis of shell matrix proteins in the brachiopod *Laqueus rubellus* // *Proteome Sci.* V. 13. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1186/s12953-015-0077-2>
- Iwata K., 1981. Ultrastructure and calcification of the shells in inarticulate brachiopods. Part 1. Ultrastructure of the shell of *Lingula unguis* (Linnaeus) // *Journal of the Geological Society of Japan.* V. 87. № 6. P. 405–415.
- Ivantsov A.Yu., 1999. Trilobite-like arthropod from the Lower Cambrian of the Siberian Platform // *Acta Palaeontologica Polonica.* V. 44. № 4. P. 455–466.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J., Wörheide G., 2011. A horizontal gene transfer supported the evolution of an early metazoan biomineralization strategy // *BMC Evolutionary Biology.* V. 11. № 238 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-238>
- Jackson D.J., Wörheide G., 2013. Symbiophagy and biomineralization in the “living fossil” *Astrosclera willeyana* // *Autophagy.* V. 10. № 3. P. 1–8.
- King N., Westbrook M.J., Young S.L., Kuo A., Abedin M., et al., 2008. The genome of the choanoflagellate *Monoecia brevicollis* and the origin of metazoans // *Nature.* V. 451. P. 783–788.
- Knoll A.H., Kotrc B., 2015. Protistan skeletons: a geologic history of evolution and constraint // *Evolution of Lightweight Structures.* Hamm C. (Ed.). Dordrecht: Springer. P. 1–16.
- Kocot K.M., Aguilera F., McDougall C., Jackson D.J., Degan B.M., 2016. Sea shell diversity and rapidly evolving secretomes: insights into the evolution of biomineralization // *Frontiers in Zoology.* V. 13. № 23 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0155-z>
- Kolesnikov A.V., Rogov V.I., Bykova N.V., Danelian T., Clausen S., et al., 2018. The oldest skeletal macroscopic or-

- ganism *Palaeopascichnus linearis* // Precambrian Research. V. 316. P. 24–37.
- Krejci M.R., Wasserman B., Finney L., McNulty I., Legnini D., et al., 2011. Selectivity in biomineralization of barium and strontium // J. Structural Biol. V. 176. № 2. P. 192–202.
- Krissansen-Totton J., Arney G.N., Catling D.C., 2018. Constraining the climate and ocean pH of the early Earth with a geological carbon cycle model // PNAS. V. 115. № 16. P. 4105–4110.
- Lahr D.J.G., Grant J.R., Katz L.A., 2013. Multigene phylogenetic reconstruction of the Tubulinea (Amoebozoa) corroborates four of the six major lineages, while additionally revealing that shell composition does not predict phylogeny in the Arcellinida // Protist. V. 164. № 3. P. 323–339.
- Lemloh M.L., 2016. Biomineralization in ciliates // Key Engineering Materials. V. 672. P. 40–46.
- Li H., Sun C.-Y., Fang Y., Carlson C.M., Xu H., et al., 2020. Biomineral armor in leaf-cutter ants // bioRxiv. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1101/2020.05.18.102962>
- Lin J.-P., Ivantsov A.Y., Briggs D.E.G., 2010. The cuticle of the enigmatic arthropod *Phytophilaspis* and biomineralization in Cambrian arthropods // Lethaia. V. 44. № 3. P. 344–349.
- Lowenstam H.A., 1967. Lepidocrocite, an apatite mineral, and magnetic in teeth of chitons (Polyplacophora) // Science. V. 156. № 3780. P. 1373–1375.
- Luo Y., Takeuchi T., Koyanagi R., Yamada L., Kanda M., et al., 2015. The *Lingula* genome provides insights into brachiopod evolution and the origin of phosphate biomineralization // Nature Communications. V. 6. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/ncomms9301>
- Ma Q., Feng Q., Cao W., Zhang L., Ye Y., et al., 2019. Radiolarian fauna from the Chiungchussuan Shuijingtuo Formation (Cambrian Series 2) in Western Hubei Province, South China // Science of China: Earth Sciences. V. 62. P. 1645–1658.
- McAllister J.E., Brand U., 1989. Primary and diagenetic microstructures in trilobites // Lethaia. V. 22. P. 101–111.
- Maloof A., Rose C., Beach R., Samuels B.M., Calmet C.C., et al., 2010. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia // Nature Geosciences. V. 3. P. 653–659.
- Martin E.L.O., Lerosey-Aubril R., Vannier J., 2016. Palaeoscolecid worms from the Lower Ordovician Fezouata Lagerstätte, Morocco: Palaeoecological and palaeogeographical implications // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 460. P. 130–141.
- Marie B., Jackson D.J., Ramos-Silva P., Zanella-Cléon I., Guichard N., Marin F., 2013. The shell-forming proteome of *Lottia gigantea* reveals both deep conservations and lineage-specific novelties // FEBS Journal. V. 280 (1). P. 214–232.
- Marin F., Bundeleva I., Takeuchi T., Immel F., Medakovic D., 2016. Organic matrices in metazoan calcium carbonate skeletons: Composition, functions, evolution // Journal of Structural Biology. V. 196. № 2. P. 98–106.
- Marron A.O., Ratcliffe S., Wheeler G.L., Goldstein R.E., King N., et al., 2016. The evolution of silicon transport in eukaryotes // Molecular Biology and Evolution. V. 33. № 12. P. 3226–3248.
- Mergelsberg S.T., Ulrich R.N., Xiao S., Dove P.M., 2019. Composition Systematics in the Exoskeleton of the American Lobster, *Homarus americanus* and Implications for Malacostraca // Frontiers of Earth Sciences. V. 7. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.3389/feart.2019.00069>
- Mendoza-Becerril M.A., Maronna M.M., Pacheco M., Simões M.G., Leme J.M., et al., 2016. An evolutionary comparative analysis of the medusozoan (Cnidaria) exoskeleton // Zoological Journal of Linnean Society. V. 178. № 2. P. 206–225.
- Miglietta M.P., McNally L., Cunningham C.W., 2010. Evolution of calcium-carbonate skeletons in the Hydractiniidae // Integrative and Comparative Biology. V. 50. № 3. P. 428–435.
- Moore K.R., Bosak T., Macdonald F.A., Lahr D.J.G., Newman S., Settens C., Pruss S.B., 2017. Biologically agglutinated eukaryotic microfossil from Cryogenian cap carbonates // Geobiology. V. 15. № 4. P. 499–515.
- Morais L., Fairchild T.R., Lahr D.J.G., Rudnitzki I.D., Schopf J.W., et al., 2017. Carbonaceous and siliceous Neoproterozoic vase-shaped microfossils (Urucum Formation, Brazil) and the question of early protistan biomineralization // Journal of Paleontology. V. 91. № 3. P. 393–406.
- Moysiuk J., Smith M., Caron J., 2017. Hyoliths are Palaeozoic lophophorates // Nature. V. 541. P. 394–397.
- Murdock D.J.E., Donoghue P.C.J., 2011. Evolutionary origins of animal skeletal biomineralization cells tissues organs // Cells Tissues Organs. V. 194. № 2–4. P. 98–102.
- Muscente A.D., Schiffbauer J.D., Broce J., Laflamme M., O'Donnell K., et al., 2017. Exceptionally preserved fossil assemblages through geologic time and space // Gondwana Research. V. 48. P. 164–188.
- Na L., Kiessling W., 2015. Diversity partitioning during the Cambrian radiation // PNAS. V. 112. № 15. P. 4702–4706.
- Naimark E., Kalinina M., Shokurov A., Boeva N., Markov A., et al., 2016. Decaying in different clays: implications for soft-tissue preservation // Palaeontology. V. 59. P. 583–595.
- Naimark E., Kalinina M., Shokurov A., Markov A., Zaytseva L., et al., 2018. Mineral composition of host sediments influences the fossilization of soft tissues // Canadian Journal of Earth Sciences. V. 55. P. 1271–1283.
- Naimark E., Kirpotin D., Boeva N., Gmshinsky V., Kalinina M., et al., 2020. Taphonomic experiments imply a possible link between the evolution of multicellularity and the fossilization potential of soft-bodied organisms // Ecology and Evolution. V. 11. № 2. P. 1037–1056.
- Olempska E., Maas A., Waloszek D., Eriksson M.E., 2019. Exceptionally well-preserved Orsten-type phosphatocopid crustaceans from the Cambrian of Poland // Acta Palaeontologica Polonica. V. 64. № 1. P. 19–39.
- Obut O.T., Danelian T., 2019. What is the age of the earliest Cambrian polycystine radiolarians and what do they

- look like? Insights from the Gorny Altai (South of western Siberia) // *Estudios Geologicos, IMECT Short Abstracts*. V. 75. № 2. P. 25–26.
- Paterson J.R., Edgecombe G.D., García-Bellido D.C., Jago J.B., Gehling J.G.*, 2010. Nektaspid arthropods from the lower Cambrian Emu Bay shale Lagerstätte, South Australia, with a reassessment of lamellipedian relationships // *Palaeontology*. V. 53. № 2. P. 377–402.
- Pawlowski J., Holzmann M., Tyszka J.*, 2013. New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology // *Marine Micropaleontology*. V. 100. P. 1–10.
- Peters S.E., Gaines R.R.*, 2012. Formation of the ‘Great Unconformity’ as a trigger for the Cambrian explosion // *Nature*. V. 484. P. 363–366.
- Porter S.*, 2004. Closing the phosphatization window: Testing for the influence of taphonomic megabias on the pattern of small shelly fossil decline // *Palaios*. V. 19. P. 178–183.
- Porter S.*, 2010. Calcite and aragonite seas and the de novo acquisition of carbonate skeletons // *Geobiology*. V. 8. № 4. P. 256–277.
- Porter S., Knoll A.*, 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: Evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon // *Paleobiology*. V. 26. P. 360–385.
- Porter S.M., Meisterfeld R., Knoll A.*, 2003. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: a classification guided by modern testate amoebae // *Journal of Paleontology*. V. 77. P. 409–429.
- Ramos-Silva P., Kaandorp J., Huisman L., Marie B., Zanel-la-Cléon I., et al.*, 2013. The skeletal proteome of the coral *Acropora millepora*: the evolution of calcification by co-option and domain shuffling // *Molecular Biology and Evolution*. V. 12. № 9. P. 2099–2112.
- Pushie M.J., Pratt B.R., Macdonald T.C., George G.N., Pickering I.J.*, 2014. Evidence for biogenic copper (hemocyanin) in the middle Cambrian arthropod *Marrella* from the Burgess Shale // *Palaios*. V. 29. № 10. P. 512–524.
- Reis M., Thawornwattana Y., Angelis K., Telford M.J., Donoghue P.C., et al.*, 2015. Uncertainty in the timing of origin of animals and the limits of precision in molecular timescales // *Current Biology*. V. 25. P. 2939–2950.
- Romano S.L., Cairns S.D.*, 2000. Molecular phylogenetic hypotheses for the evolution of Scleractinian corals // *Bull. Mar. Sci.* V. 67. P. 1043–1068.
- Shields G.A., Mills B.J.W.*, 2017. Tectonic controls on the long-term carbon isotope mass balance // *PNAS*. V. 114. № 17. P. 4318–4323.
- Schiffbauer J.D., Selly T., Jacquet S.M., et al.*, 2020. Discovery of bilaterian-type through-guts in cloudinomorphs from the terminal Ediacaran Period // *Nature Commun.* V. 11. № 205 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13882-z>
- Shimizu K., Kimura K., Isowa Y., Oshima K., Ishikawa M., et al.*, 2019. Insights into the evolution of shells and love darts of land snails revealed from their matrix proteins // *Genome Biology and Evolution*. V. 11. № 2. P. 380–397.
- Schopf J.W.*, 1999. *Cradle of Life: The Discovery of Earth’s Earliest Fossils*. Princeton: Princeton Univ. Press. 367 p.
- Shu D., Conway-Morris S., Han J., Cuthill J.F.H., Zhang Z., et al.*, 2017. Multi-jawed chaetognaths from the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian, Series 2, Stage 3) of Yunnan, China // *Palaeontology*. V. 60. № 6. P. 763–772.
- Schuster A., Vargas S., Knapp I.S., Pomponi S.A., Toonen R.J., et al.*, 2018. Divergence times in demosponges (Porifera): first insights from new mitogenomes and the inclusion of fossils in a birth-death clock model // *BMC Evolutionary Biology*. V. 18. № 114. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1230-1>
- Sotomayor M., Schulten K.*, 2008. The allosteric role of the Ca⁺⁺ switch in adhesion and plasticity of C-cadherin // *Biophysical Journal*. V. 94. P. 4621–4633.
- Sperling E.A., Peterson K.J., Laflamme M.*, 2011. Rango-morphs, Thectardis (Porifera?) and dissolved organic carbon in the Ediacaran oceans // *Geobiology*. V. 9. № 1. P. 24–33.
- Strauss J.V., Rooney A.D., Macdonald F.A., Brandon A.D., Knoll A.H.*, 2014. 740 Ma vase-shaped microfossils from Yukon, Canada: Implications for Neoproterozoic chronology and biostratigraphy // *Geology*. V. 42. № 8. P. 659–662.
- Suzuki N., Aita Y.*, 2011. Radiolaria: achievements and unresolved issues: taxonomy and cytology // *Plankton and Benthos Research*. V. 6. № 2. P. 69–91.
- Sweet W.C., Donoghue P.C.J.*, 2001. Conodonts: Past, present, future // *J. of Paleontology*. V. 75. № 6. P. 174–1184.
- Szaniawski H.*, 2002. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 47. № 3. P. 405–419.
- Tang Q., Wan B., Yuan X., Muscente A.D., Xiao S.*, 2019. Spiculogenesis and biomineralization in early sponge animals // *Nature Communication*. V. 10. № 3348 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11297-4>
- Teigler D., Towe K.M.*, 1975. Microstructure and composition of the trilobite exoskeleton // *Fossils and Strata*. № 4. P. 137–149.
- Telford M.J., Budd G., Philippe H.*, 2015. Phylogenomic insights into animal evolution // *Current Biology*. V. 25. № 19. P. R876–R887.
- Towe K.M.*, 1970. Oxygen-collagen priority and the early metazoan fossil record // *PNAS*. V. 65. № 4. P. 781–788.
- Tucker M.*, 1992. The Precambrian-Cambrian boundary: seawater chemistry, ocean circulation and nutrient supply in metazoan evolution, extinction and biomineralization // *Journal of the Geological Society*. V. 149. № 4. P. 655–668.
- Wood R., Ivantsov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.*, 2017. First macrobiota biomineralization was environmentally triggered // *Royal Soc. Proc. B*. 20170059 [Электронный ресурс].

- Режим доступа:
<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0059>
- Wood R.A., Zhuravlev A.Yu., Sukhov S.S., Zhu M., Zhao F., 2017a. Demise of Ediacaran dolomitic seas marks widespread biomineralization on the Siberian Platform // *Geology*. V. 45. № 1. P. 27–30.
- Ortega-Hernández J., Gerber S., Butterfield N.J., Hou J., et al., 2015. Early Cambrian superarmored lobopodian from China // *PNAS*. V. 112. № 28. P. 8678–8683.
- Yao H., Dao M., Imholt T., Huang J., Wheeler K., et al., 2010. Protection mechanisms of the iron-plated armor of a deep-sea hydrothermal vent gastropod // *PNAS*. V. 107. № 3. P. 987–992.
- Yuan X., Chen Z., Xiao S., Zhou C., Hua H., 2011. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryote // *Nature*. V. 470. P. 390–393.
- Yang J., Ortega-Hernández J., Gerber S., Butterfield N.J., Hou J., et al., 2015. Early Cambrian superarmored lobopodian from China // *PNAS*. V. 112. P. 8678–8683.
- Zhang C., Zhang R., 2006. Matrix proteins in the outer shells of molluscs // *Marine Biotechnology*. V. 8. P. 572–586.
- Zhu Q., Aller R.C., Fan Y., 2006. Two-dimensional pH distributions and dynamics in bioturbated marine sediments // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 70. P. 4933–4949.
- Zhuravlev A.Yu., Wood R.A., 2008. Eve of biomineralization: Controls on skeletal mineralogy // *Geology*. V. 36. P. 923–926.
- Zhuravlev A.Yu., Liñán E., Gámez Vintaned J.A., Debrenne F., Fedorov A.B., 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 57. № 1. P. 205–224.

GEOCHEMICAL AND EVOLUTIONARY PREREQUISITES FOR THE CAMBRIAN SKELETAL REVOLUTION

E. B. Naimark*

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

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

The rise in oxygen in the late Precambrian launched an entire cascade of interconnected processes: due to multicellularity, organisms gained the opportunity to increase the size, and they boosted their morphological and ecological diversity. The diversification and size increase inevitably required the presence of supporting and locomotory structures. Moreover, the emergence of multicellularity signified the evolution of a set of cell adhesion molecules (CAM) and an extracellular matrix which included collagen and chitin. Due to their chemical properties, CAM, collagen and chitin have a high affinity to positively charged Ca, Mg, and other metal cations. Hence the appearance of mineralized structures in organisms with such molecular equipments seems highly probable if we consider an increase in the levels of dissolved calcium in the ocean, also as a result of planetary oxygenation. These mineral structures, as suggested by versatile data, could in no way have been inherited from any unicellular ancestor. First, animals with a simple surface mineralization appeared, followed by mineralized structures that became increasingly complex and stabilized. Their formation could have been mediated by very different, relatively simple, biochemical tools. The appearance of macromolecules with high affinities to metal cations in the tissues of multicellular organisms not only permitted biomineralisation, but also allowed for an increased probability of the preservation of soft tissues due to the deposition of Al, Si, P they contained. This explains the rapid appearance of a rich fossil record of soft-bodied multicellular organisms. All those processes assembled into a mosaic of interconnected events, ensuring a fast diversification of multicellular organisms, their acquisition of organic and then mineral skeletons, and the conservation of structures, both soft and mineralized, in different sedimentary rocks. All of this became components of the “Cambrian Explosion”.

Keywords: evolution multicellular animals, Cambrian, skeleton, taphonomy, cell adhesion molecules

УДК 599.363:576.895.121(282.256.82)

ЦЕСТОДЫ ЗЕМЛЕРОЕК (SORICIDAE) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. С. А. Корниенко^{a, b, *}, В. В. Стахеев^{c, **}, А. А. Макариков^{a, ***}

^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^bТомский государственный университет, Томск, 634050 Россия

^cЮжный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

*e-mail: swetlanak66@mail.ru

**e-mail: stvaleriy@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 28.04.2020 г.

После доработки 04.08.2020 г.

Принята к публикации 18.08.2020 г.

Впервые представлены данные по фауне цестод землероек Северного Кавказа, в частности его западной и центральной частей. Обнаружены цестоды 27 видов 17 родов двух семейств: Hymenolepididae и Dilepididae. Основу цестодофауны образуют таксоны, имеющие транспалеарктическое распространение. На их долю приходится 55.6% обнаруженных видов. Европейские и кавказские (эндемичные) элементы составляют 18.5 и 25.9% всех видов соответственно. Впервые на исследуемой территории зарегистрированы виды *Pseudobothriolepis mathevossianae* и *Coronocanthus* sp. Обнаружены цестоды, отнесенные к родам *Coronocanthus*, *Monocercus*, *Neoskrjabinolepis*, *Spasskylepis* и *Soricinia*, морфологически отличающиеся от уже известных представителей этих родов. Возможно, эти виды будут не только новыми для науки, но и увеличат количество эндемичных для этой территории видов. Проведено сравнение видового разнообразия ленточных червей мезофильных (*Sorex* и *Neomys*) и ксерофильных видов хозяев (*Crocidura*), выявлена наиболее богатая мезофильная фауна цестод по сравнению с ксерофильной (23 и 4 вида соответственно). Проанализирована зараженность бурозубок Северного Кавказа разными видами цестод.

Ключевые слова: цестоды, землеройки, видовое разнообразие, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0044513421060076

Ландшафт Кавказских гор, отличающийся сильно расчлененным рельефом и высотной поясностью, несомненно определяет значительное разнообразие биомов. Это приводит к большому разнообразию флоры и фауны, в частности мелких млекопитающих, что обуславливает большой интерес зоологов к этой группе животных. Микромаммалии на Кавказе являются крайне самобытной группой, для которой характерен довольно высокий уровень эндемизма. Фауна паразитических червей этих животных до настоящего времени остается мало изученной. Существуют разрозненные сведения о фауне гельминтов, в частности цестод, причем подавляющее большинство публикаций представляют собой обзоры видового разнообразия гельминтов грызунов отдельных регионов Закавказья (Киршенблат, 1948; Ахумян, 1956; Мацаберидзе, 1966; Манасян, 1992; Мовсесян и др., 2006; Procoric, Matsaberidze, 1972) или Северного Кавказа (Разумова, 1953; Ершова, 1960; Ужахов, 1965; Хуранов, 2000; Алиев и др., 2007; Макариков и др., 2017) или видовые списки гельминтов, паразитирующих в отдельных видах грызунов

(Киршенблат, 1941; Ахумян, 1945, 1945а; Высоцкая, 1948; Соснина, 1949; Макариков et al., 2018). Гельминтофауне насекомоядных млекопитающих посвящено лишь несколько работ, большинство из которых относятся к началу текущего столетия (Манасян, 1992; Иржавский, Гуляев, 2002, 2003; Иржавский и др., 2005, 2005а; Иржавский, Кетенчиев, 2011; Мовсесян и др., 2006; Иржавский, 2012; Murai, 1987).

Согласно единственной на настоящий момент фаунистической сводке по цестодам землероек Центрального Кавказа в данном регионе зарегистрировано 22 вида цепней (Иржавский, Гуляев, 2002). При этом значительная часть цестод была определена только до рода, впоследствии некоторые из них описаны как новые виды, в то время как систематическое положение ряда таксонов по-прежнему нуждается в уточнении (Иржавский и др., 2005, 2005а). Наиболее поздние сведения о фауне цестод мелких млекопитающих (грызунов и землероек) юга Малого Кавказа относятся к началу XXI века (Мовсесян и др., 2006). Так, у землероек было обнаружено 9 видов цестод из

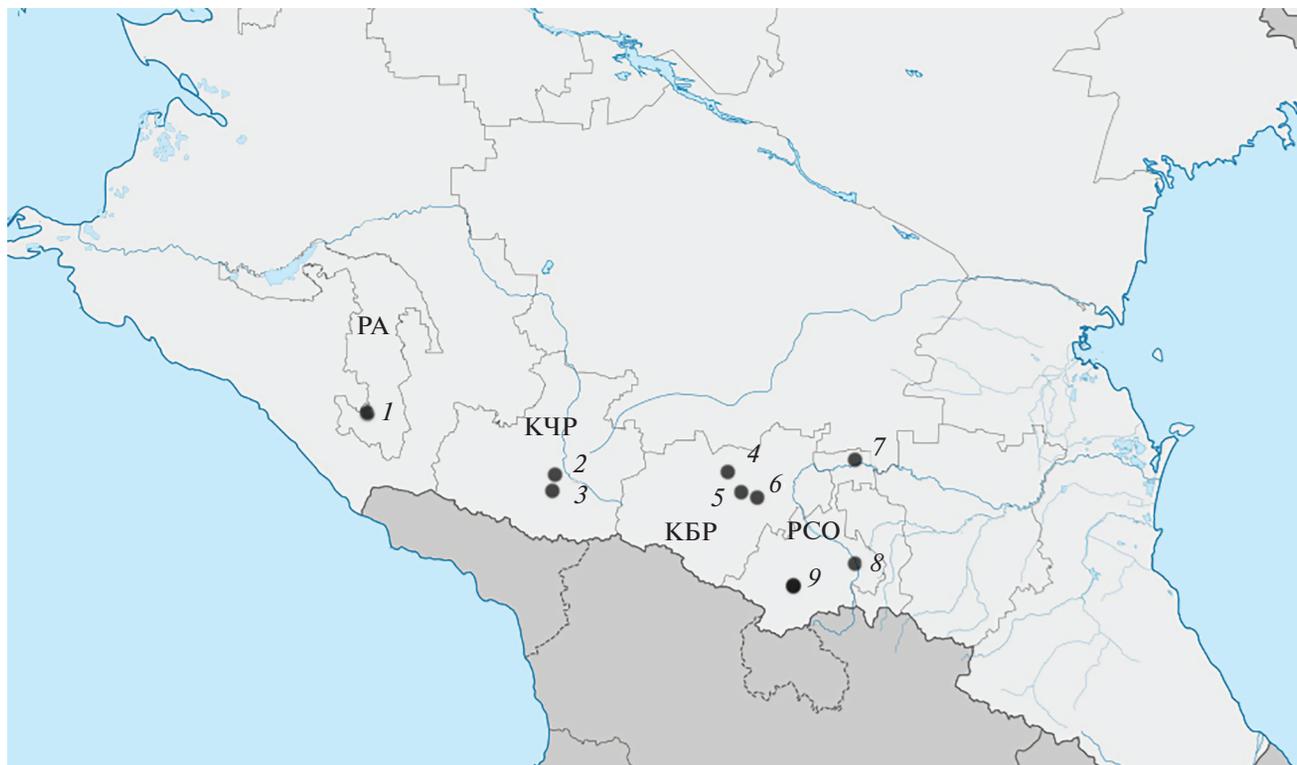


Рис. 1. Места сбора гельминтологического материала: 1 – Республика Адыгея (РА), Майкопский район; 2, 3 – Тебердинский государственный природный биосферный заповедник, Карачаево-Черкесская Республика (КЧР); 4, 5, 6 – окрестности г. Нальчик, Кабардино-Балкарская Республика (КБР); 7 – окрестности г. Моздока, Республика Северная Осетия – Алания (РСО); 8 – окрестности г. Владикавказа; 9 – Северо-Осетинский Государственный Природный заповедник (Цейский участок).

7 родов. Однако, в связи со значительными таксономическими преобразованиями в этой группе сестрод, произошедшими за последнее десятилетие, возникла необходимость ревизии видового богатства сестрод насекомоядных как Большого Кавказа, так и Закавказья (Гуляев, 1991; Czaplinski, Vaucher, 1994; Kornienko et al., 2016, 2019; Mariaux et al., 2017).

В настоящем исследовании впервые представлены данные по фауне сестрод землероек Северного Кавказа, в частности ее западной и центральной частей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методом неполного гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971) в период с 2014 по 2018 годы было исследовано 193 насекомоядных млекопитающих с территории Северо-Западного (Республика Адыгея, Карачаево-Черкесская Республика) и Центрального Кавказа (Республика Северная Осетия – Алания) (рис. 1). Зверьков отлавливали живоловками системы Щипанова (Щипанов, 1987) по стандартным методикам отлова в естественных ненарушенных биотопах: по берегам ручьев, в широколиствен-

ных лесах, на лугах. Также переизучена коллекция сестрод от землероек (находится в ИСиЭЖ СО РАН), исследованных в 2001–2002 годах на территории Кабардино-Балкарской Республики (Зольский и Урваньский р-ны).

На исследованной территории нами зарегистрировано 7 видов землеройковых (Eulipotyphla): бурозубка Радде (*Sorex raddei* Satunin 1895), бурозубка кавказская (*S. satunini* Ognev 1922), бурозубка Волнухина (*S. volnuchini* Ognev 1922), кутора Шелковникова (*Neomys teres* Miller 1908), белозубка малая (*Crocidura suaveolens* Pallas 1811), белозубка белобрюхая (*C. leucodon* Herman 1780), крот кавказский (*Talpa caucasica* Satunin 1908) (табл. 1). Из-за малых выборок кротов, белозубок и кутор мы приводим только видовые названия сестрод, обнаруженные в этих зверьках, без оценки их зараженности. Номенклатура хозяев принята согласно систематико-географическому справочнику Павлинова и Лисовского (2012).

Гельминтов, обнаруженных в кишечниках отловленных зверьков, фиксировали в 70% этиловом спирте. При изготовлении тотальных препаратов сестрод окрашивали гематоксилином Эрлиха и дифференцировали 3% раствором железоммунных квасцов. Затем обезживали в спиртах

Таблица 1. Насекомоядные млекопитающие (экз.), исследованные на территории Северного Кавказа в 2014–2018 гг.

Вид	Западный Кавказ	Центральный Кавказ
<i>Crocidura leucodon</i>	–	7
<i>C. suaveolens</i>	–	9
<i>Neomys teres</i>	3	2
<i>Sorex raddei</i>	62	–
<i>S. satunini</i>	35	22
<i>S. volnuchini</i>	37	16
<i>Talpa caucasica</i>	2	–
Всего	137	56

возрастающей концентрации, просветляли в эвгеноле и заключали в канадский бальзам. Для изучения вооружения хоботкового аппарата и копулятивных аппаратов цестод фрагменты стробил помещали в жидкость Фора–Берлеза и исследовали с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab при увеличении $\times 1000$. Ваучерные экземпляры гельминтов хранятся в коллекции гельминтов Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск). Оценку зараженности землероек цепнями проводили с использованием стандартных паразитологических показателей (Беклемишев, 1970; Федоров, 1986): экстенсивность инвазии (ЭИ) и ее ошибка ($\pm m$) – процент хозяев, зараженных данным видом гельминта; значимости различий между сравниваемыми значениями оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цестодофауна землероек и ее распределение по территории Северного Кавказа

Как было отмечено выше, опубликованные фаунистические списки цестод землероек Северного Кавказа нуждаются в ревизии. Из 22 видов цепней, зарегистрированных Иржавским и Гуляевым (2002) в Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ), систематическое положение ряда обнаруженных цестод было определено только до рода. Позднее три вида описаны как новые: цестода *Soricinia* sp. получила видовое название *Soricinia aurita* Irzhavsky, Gulyaev et Kornienko 2005 (Иржавский и др., 2005); *Mathevolepis* sp. описан как *Mathevolepis ketenchievi* Irzhavsky, Gulyaev et Lykova 2005 и *Ecrinolepis* sp. – как *Ecrinolepis safaribii* Irzhavsky, Gulyaev et Lykova 2005 (Иржавский и др., 2005а). Систематическое положение двух видов из представленного списка (*Soricinia* sp. и *Monocercus* sp.) пока остается неопределенным. Кроме того, на исследуемой территории авторы зарегистрировали вид *Neoskrjabinolepis singularis* (Cholodkowsky 1912), который у бурозубок Север-

ного Кавказа нами обнаружен не был за весь период исследований. Присутствие *N. singularis* на территории Северного Кавказа не подтвердило и переизучение ваучерных экземпляров коллекции цестод землероек Центрального Кавказа (Иржавский, Гуляев, 2002). И, по всей вероятности, в определении этого вида допущена ошибка. Также необходимо отметить, что систематическое положение *Hymenolepis alpestris* Baer 1931 остается нерешенным, поскольку род *Hymenolepis* (s. str.) в настоящее время объединяет преимущественно паразитов грызунов с единичными представителями от ежей и рукокрылых (Makarikov, Tkach, 2013).

По мнению Иржавского и Гуляева (2002), составленный ими список охватывает около 60% предполагаемого видового разнообразия цестод землероек Кавказа. Однако за период проведенного исследования нами не были обнаружены виды *H. alpestris*, *N. singularis*, *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer 1935. В то же время впервые у землероек Северного Кавказа были зарегистрированы *Pseudobothriolepis mathevossianae* Schaldbin 1964 и цестода, отнесенная к роду *Coronocanthus* Spassky 1954.

Таким образом, в результате наших исследований с учетом литературных данных (Иржавский, Гуляев, 2002) на исследуемой территории обнаружено 27 видов цепней 17 родов двух семейств: Hymenolepididae Perrier 1897 и Dilepididae Fuhrmann 1907 (табл. 2), что позволило, с одной стороны, уточнить существующий видовой список цестод насекомоядных млекопитающих центрального Северного Кавказа, а с другой стороны, получить представление о видовом разнообразии цепней землероек его западных районов.

Видовое богатство цестод землероек Северного Кавказа складывается из представителей европейской фауны и транспалеарктов, причем на долю последних приходится половина (14) обнаруженных видов. Европейские виды составляют лишь пятую часть (5) исследуемой цестодофауны. В фауне Северного Кавказа высока доля энде-

Таблица 2. Распределение цестод землероек на территории Северо-Западного (ЗК) и Центрального Кавказа (ЦК)

Виды цестод	Виды хозяев											
	<i>Sorex raddei</i>		<i>Sorex satunini</i>		<i>Sorex volnuchini</i>		<i>Neomys teres</i>		<i>Crocidura leucodon</i>		<i>Crocidura suaveolens</i>	
	ЗК	ЦК	ЗК	ЦК	ЗК	ЦК	ЗК	ЦК	ЗК	ЦК	ЗК	ЦК
Семейство Dilepididae												
<i>Dilepis undula</i> (larva)**				+								
(Schrank 1788) Weinland 1858												
<i>Monocercus arionis</i> **	+	x	+	+x	+							
(Siebold 1850) Villot 1882												
<i>Monocercus</i> sp.***	+	x	+	+x	+							
Семейство Hymenolepididae												
<i>Coronocanthus</i> sp.***							+					
<i>Ditestolepis diaphana</i> **	+	x	+	+x	+	+x						
(Cholodkowsky 1906) Soltys 1954												
<i>Ecrinolepis safarbi</i> ***	+	x	+	+x	+							
Irzhavsky, Gulyaev et Lykova 2005												
<i>Gulyaevilepis tripartita</i> * (Zarnowsky 1955)	+	x	+	+x	+	+x						
Kornienko et Binkienė 2014												
<i>Hymenolepis alpestris</i> * Baer 1931								x				
<i>Lineolepis scutigera</i> **	+	x	+	+x								
(Dujardin 1845) Karpenko 1985												
<i>Mathevolepis ketenchievi</i> ***		x				x						
Irzhavsky, Gulyaev et Lykova 2005												
<i>Neoskrjabinolepis singularis</i>		x		x		x						
(Cholodkowsky 1912)												
<i>N. shaldybi</i> ** Spassky 1947	+		+	+	+	+						
<i>N. merkushevae</i> *	+			+	+	+						
Kornienko et Binkienė 2008												
<i>Neoskrjabinolepis</i> sp.***	+		+	+	+	+						
<i>Pseudobothriolepis mathevossiana</i> **	+											
Schalldybin 1957												
<i>Pseudhymenolepis redonica</i> *												x
Joyeux et Baer 1935												
<i>Skrjabinacanthus jacutensis</i> **		x		x	+	x						
Spassky et Morosov 1959												
<i>Soricinia infirma</i> ** (Zarnowsky 1955)	+	x	+	+x	+	+						
Vaucher in Czaplinski & Vaucher 1994												
<i>S. aurita</i> *** Irzhavsky, Gulyaev et Kornienko 2005	+	x	+	+x	+	+x						
<i>Soricinia</i> sp.***		x		x		x						
<i>Spasskylepis ovaluteri</i> ** Schalldybin 1954	+	x	+	+x		+x						
<i>Spasskylepis</i> sp.***	+											
<i>Staphylocystis furcata</i> ** (Stieda 1862) Spassky 1950	+	x	+	+x	+	+x						
<i>S. uncinata</i> ** (Stieda 1862) Spassky 1950										+x		+x
<i>S. brusatae</i> ** Vaucher 1971										+x		+x
<i>S. tiara</i> ** (Dujardin 1845) Spassky 1950										+x		+x
<i>Staphylocystoides stefanski</i> ** (Zarnowsky 1954) Gulyaev et Kornienko 1998	+	x	+	+x	+	+x						
<i>Triodontolepis bifurca</i> * (Hamann 1891) Spassky 1950							+	+x				
<i>Urocystis prolifer</i> ** Villot 1880	+	x	+	+x	+	+x						
Количество видов	17	16	14	18	13	14	3	2	—	3	—	4

Примечания. x — литературные данные (Иржавский, Гуляев, 2002; Иржавский и др., 2005, 2005а); + — собственные данные.

* — европейские виды,

** — транспалеарктические виды,

*** — эндемичные виды.

мичных животных (Соколов, Темботов, 1989; Зайцев, Осипова, 2004; Zaitsev, Baryshnikov, 2002), что не могло не отразиться на их гельминтах. Подтверждением этого является обнаружение трех эндемичных видов цестод от бурозубок (*M. ketenchievi*, *E. safarpii* и *S. aurita*) (Иржавский и др., 2005, 2005а) и одного нового вида от сониполчка (Makarikov et al., 2018). Кроме того, у бурозубок нами были обнаружены цестоды, отнесенные к родам *Coronocanthus*, *Monocercus* Villot 1882, *Neoskrjabinolepis* Spassky 1947, *Spasskylepis* Schaldbin 1957 и *Soricinia* Spassky et Spasskaja 1954, морфологически отличающиеся от уже известных представителей этих родов. Возможно, эти виды будут не только новыми для науки, но и увеличат количество эндемичных для этой территории видов.

Половину видового богатства цестод землероек Северного Кавказа (14 из 27) составляют цестоды с вооруженным прикрепительным аппаратом родов *Neoskrjabinolepis*, *Staphylocystis* Villot 1877, *Staphylocystoides* Yamaguti 1959, *Lineolepis* Spassky 1959, *Urocystis* Villot 1880, *Skrjabinacanthus* Spassky et Morosov 1959, *Coronocanthus*, *Monocercus*, *Triodontolepis* Yamaguti 1959. Наибольшее количество видов включают роды *Neoskrjabinolepis* и *Staphylocystis*, три и четыре вида соответственно. Один вид рода *Staphylocystis* (*S. furcata*) паразитирует в бурозубках, три вида (*S. uncinata*, *S. brusatae*, *S. tiara*) — в белозубках. Остальные роды вооруженных цестод представлены по одному виду (табл. 2).

Род *Neoskrjabinolepis* имеет транспалеарктическое распространение. Долгое время полагали, что в его составе присутствуют только два широко распространенных вида (Спасский, 1954). Использование новых морфологических дифференциальных критериев (Корниенко, Гуляев, 2004) цестод рода *Neoskrjabinolepis* позволило провести ревизию рода, и в настоящее время количество видов *Neoskrjabinolepis* spp. увеличено до 15, ареалы большинства из которых (12) располагаются в азиатской части Палеарктики (Корниенко и др., 2006, 2007; Корниенко, Гуляев, 2011; Корниенко, 2012; Kornienko et al., 2008, 2010; Kornienko, Binkiene, 2008; Kornienko, Dokuchaev, 2012). На территории Северного Кавказа, в том числе и среди музейных материалов из Кабардино-Балкарии, нами обнаружены лишь виды, относящиеся к европейской фауне, — *N. schaldbyni* и *N. merkushevae*. В то же время нами зарегистрирована цестода, морфологически существенно отличающаяся от уже известных видов рода *Neoskrjabinolepis*, и поэтому ее видовую принадлежность еще предстоит установить.

На Северном Кавказе серийнометамерные цепни трибы Ditestolepidini, которые составляют ядро видового богатства цестод бурозубок Пале-

арктики (Аниканова и др., 2001; Мельникова и др., 2005; Корниенко, Гуляев, 2010; Корниенко, 2016; Корниенко и др., 2018), представлены достаточно скудно. Из известных, на сегодняшний день 22 видов (Kornienko et al., 2019) в кавказских бурозубках паразитируют только пять: *D. diaphana*, *G. tripartita*, *S. ovaluteri*, *M. ketenchievi* и *E. safarpii*.

Видовое разнообразие насекомых Северного Кавказа представлено лесными мезофильными (роды *Sorex*, *Neomys*) и степными ксерофильными видами (*Crocidura*). На северных склонах Большого Кавказского хребта в направлении с запада на восток резко возрастает континентальность климата, что влечет за собой остепнение горных лугов. Вследствие этого меняются видовой состав и плотность населения мезофильных видов, в том числе кавказской бурозубки и бурозубки Волнухина, исчезает бурозубка Радде, являющаяся фоновым видом на северо-западе Кавказа, и возрастает доминирование ксерофильных и эвритопных видов (белозубок). Изменение состава окончательных хозяев не может не отразиться на видовом разнообразии их гельминтов. Видовой список ленточных червей мезофильных видов хозяев значительно богаче, чем ксерофильных (23 и 4 вида соответственно). В бурозубках рода *Sorex* на исследуемой территории зарегистрировано 20 видов цепней, в куторе *N. teres* — 3 (*Coronocanthus* sp., *H. alpestris* и *T. bifurca*) (табл. 2). В белозубках, малой и белобрюхой, паразитируют *Pseudhymenolepis redonica* и три представителя рода *Staphylocystis*: *S. tiara*, *S. brusatae* и *S. uncinata*. Появлением ксерофильных видов зверьков можно объяснить чуть большее количество видов цестод (23) на территории Центрального Кавказа по сравнению с северо-западом, где зарегистрирован 21 вид (табл. 2).

Цестоды бурозубок характеризуются гостальной специфичностью, которая проявляется в пределах подрода *Sorex* (*Sorex*) Linnaeus 1758. Этим объясняется встречаемость более половины видового состава цестод у всех видов *Sorex* повсеместно на исследуемой территории: *D. diaphana*, *G. tripartita*, *E. safarpii*, *S. ovaluteri*, *L. scutigera*, *N. shaldbyni*, *N. merkushevae*, *Neoskrjabinolepis* sp., *S. jacutensis*, *U. prolifer*, *S. furcata*, *S. infirma*, *S. aurita*, *S. stefanskii* и *M. arionis*. В бурозубке Радде и кавказской бурозубке обнаружено по 19 и 18 видов соответственно, в бурозубке Волнухина — 15 видов цепней. В то же время есть несколько видов цестод, паразитирующих исключительно у определенного вида хозяев. Только у *S. raddei* были обнаружены цестоды *Spasskylepis* sp. и *P. mathevossiana*. У бурозубки Волнухина ни разу не обнаружен вид *L. scutigera*, широко распространенный в Палеарктике. Это может быть объяснено либо особенностями спектра питания зверька, либо его малой выборкой. Из дитестолепидин, распространенных повсеместно (см. выше), вид

Таблица 3. Зараженность цестодами (ЭИ (%) $\pm m$) землероек Северо-Западного (ЗК) и Центрального Кавказа (ЦК)

Виды цестод	Виды хозяев							Общая зараженность (172 экз.)
	<i>S. raddei</i>	<i>S. satunini</i>			<i>S. volnuchini</i>			
	ЗК (62 экз.)	ЗК (35 экз.)	ЦК (22 экз.)	общее (57 экз.)	ЗК (37 экз.)	ЦК (16 экз.)	общее (53 экз.)	
<i>D. diaphana</i>	41.9 \pm 6.3	11.4 \pm 5.4	31.8 \pm 9.9	19.3 \pm 5.2	37.8 \pm 7.9	25.0 \pm 10.8	33.9 \pm 6.5	31.9 \pm 3.6
<i>D. undula</i>	3.2 \pm 2.2	2.9 \pm 2.8	4.5 \pm 4.4	3.5 \pm 2.4	0	0	0	2.3 \pm 1.4
<i>G. tripartita</i>	14.5 \pm 4.57	40.0 \pm 8.3	50.0 \pm 10.7	43.9 \pm 6.6	32.4 \pm 7.7	75.0 \pm 10.8	45.3 \pm 6.1	33.7 \pm 3.6
<i>E. safaribii</i>	41.9 \pm 6.3	14.3 \pm 5.9	0	8.8 \pm 3.7	37.8 \pm 7.9	0	26.4 \pm 6.1	26.2 \pm 3.4
<i>L. scutigera</i>	3.2 \pm 2.2	14.3 \pm 5.9	31.8 \pm 9.9	21.1 \pm 5.4	0	0	0	8.1 \pm 2.1
<i>M. arionis</i>	4.8 \pm 2.7	2.9 \pm 2.8	0	2.9 \pm 2.8	0	0	0	2.9 \pm 1.3
<i>Monocercus</i> sp.	72.6 \pm 5.7	5.7 \pm 3.9	40.9 \pm 10.5	42.1 \pm 6.5	0	0	0	41.3 \pm 3.8
<i>N. shaldybini</i>	11.3 \pm 4	2.9 \pm 2.8	0	1.8 \pm 1.7	0	0	0	4.7 \pm 1.6
<i>N. merkushevae</i>	3.2 \pm 2.2	0	0	0	13.5 \pm 5.6	0	9.4 \pm 4.0	4.1 \pm 1.5
<i>Neoskrjabinolepis</i> sp.	69.4 \pm 5.9	22.9 \pm 7.1	40.9 \pm 10.9	29.8 \pm 6.1	10.8 \pm 5.1	25.0 \pm 10.8	15.1 \pm 4.9	39.5 \pm 3.7
<i>P. mathevossianae</i>	3.2 \pm 2.2	0	0	0	0	0	0	0.6 \pm 0.6
<i>S. jacutensis</i>	0	0	0	0	3.2 \pm 3.2	0	0	0.6 \pm 0.6
<i>S. infirma</i>	12.9 \pm 4.3	2.9 \pm 2.8	13.6 \pm 7.3	7.0 \pm 3.4	18.9 \pm 6.4	43.8 \pm 12.4	26.4 \pm 6.1	15.1 \pm 2.7
<i>S. aurita</i>	33.9 \pm 6.0	25.7 \pm 7.4	13.6 \pm 7.3	21.1 \pm 5.4	10.8 \pm 5.1	18.8 \pm 9.8	13.2 \pm 4.7	23.3 \pm 3.2
<i>S. ovaluteri</i>	11.3 \pm 4	2.9 \pm 2.8	4.5 \pm 4.4	3.6 \pm 2.4	0	0	0	5.2 \pm 1.7
<i>S. furcata</i>	35.5 \pm 6.1	14.3 \pm 5.9	45.5 \pm 10.6	26.3 \pm 5.8	16.2 \pm 6.1	43.8 \pm 12.4	24.5 \pm 5.9	29.1 \pm 3.5
<i>S. stefanskii</i>	22.6 \pm 5.3	8.6 \pm 4.7	9.1 \pm 6.1	8.8 \pm 3.7	29.7 \pm 7.5	6.3 \pm 6.1	22.6 \pm 5.7	18.0 \pm 2.9
<i>U. prolifer</i>	70.9 \pm 5.8	5.7 \pm 3.9	13.6 \pm 7.3	8.8 \pm 3.7	10.8 \pm 5.1	6.3 \pm 6.1	9.4 \pm 4.0	31.4 \pm 3.5
Общая ЭИ	98.4 \pm 1.6	62.9% \pm 8.2	100	77.2% \pm 5.6	72.9 \pm 7.3	87.5 \pm 8.3	77.4% \pm 5.8	85.3 \pm 2.7

В скобках указано количество исследованных землероек.

M. ketenchievi, описанный из Кабардино-Балкарии (Иржавский и др., 2005a), больше нигде нами встречен не был. У кавказской бурозубки в Северной Осетии была найдена птичья цестода *D. undula*, находящаяся на ювенильной стадии развития марицы. Несмотря на то, что землеройки являются абортивными хозяевами этого цепня, случаи его находок у них не единичны (Аниканова и др., 2001; Корниенко, Докучаев, 2015; Naukisalml, 2015 и др.).

Зараженность цестодами землероек Северного Кавказа

Землеройки (бурозубки и белозубки) Северного Кавказа характеризуются высокой степенью зараженности ленточными червями (ЭИ = 80.3 \pm 2.9%), причем зверьки из разных частей региона инвазированы одинаково часто (82.5 \pm 3.2 и 75.0 \pm 5.8% на Западном и Центральном Кавказе соответственно, $t = 1.13$, $P > 0.05$). Мезофильные виды насекомоядных заражаются цепнями зна-

чительно чаще, чем ксерофильные. Бурозубки, обитающие в центральной части Северного Кавказа, заражены достоверно чаще по сравнению с сорицидами из его западной части (ЭИ = 95 \pm 3.4 и 82.5 \pm 3.2% соответственно, $t = 2.66$, $P > 0.01$) (табл. 3). Белозубки были отловлены лишь на территории центрального Кавказа и составили всего 8.3% всех отловленных зверьков. При этом лишь четверть из них оказалась зараженной цепнями, в то время как более 80% отловленных бурозубок (*Sorex*) были носителями цестод (табл. 3).

Повсеместно на исследованной территории регистрировались бурозубки Волнухина и кавказская, причем заражению цестодами они подвергались одинаково часто, около 77% ($t = 0.02$, $P < 0.001$) (табл. 3). Бурозубка Радде была отловлена только на западе Северного Кавказа, являлась окончательным хозяином 17 видов ленточных червей и заражалась ими чаще, чем кавказская и Волнухина ($t = 4.25$, $t = 3.41$, $P < 0.001$ соответственно). В связи с этим основной вклад в поддержание зараженности цестодами бурозубок

Северо-Западного Кавказа вносит именно бурозубка Радде. В центральной части Кавказа нами этот зверек обнаружен не был, в результате чего цестодная инвазия была распределена между кавказской бурозубкой и бурозубкой Волнухина, причем в отловах зараженная *S. satunini* встречалась не чаще, чем бурозубка Волнухина ($t = 1.51$, $P < 0.1$) (табл. 3). В то же время зараженная кавказская бурозубка регистрировалась в центральной части Кавказа достоверно чаще ($t = 4.52$, $P < 0.001$) (табл. 2), чем в западной, и являлась окончательным хозяином несколько большего количества видов цестод (18 и 14 видов соответственно) (табл. 3). В то же время зараженность бурозубки Волнухина на территории как центрального, так и западного Кавказа одинакова ($t = 1.32$, $P > 0.05$) (табл. 3) и количество обнаруженных в ней видов цепней в исследуемых областях одинаково – 12 и 13 соответственно (табл. 2).

Зараженность бурозубок Северного Кавказа разными видами цестод имеет ряд особенностей.

Почти четверть (22%) видов (*N. shaldybini*, *N. merkushevae*, *M. arionis*, *S. jacutensis*, *S. ovaluteri*, *P. mathevossianae*) являются редкими для всех видов кавказских бурозубок. Первые три вида цестод (*N. merkushevae*, *N. shaldybini* и *M. arionis*) паразитируют в бурозубках преимущественно на европейской территории Палеарктики. Нами они регистрировались только в западных районах Северного Кавказа и, по-видимому, на центральном Северном Кавказе замещаются представителями эндемичной фауны, о чем свидетельствуют более высокие значения встречаемости *Monocercus* sp. и *Neoskrjabinolepis* sp. (табл. 3) ($t = 9.67$, $P < 0.001$ для видов рода *Monocercus* и $t = 8.82$, $P < 0.001$ – для *Neoskrjabinolepis*). Остальные виды (*P. mathevossianae*, *S. ovaluteri* и *S. jacutensis*) – довольно редки на всей территории Палеарктики.

Наибольшие значения экстенсивности заражения (от 23 до 40%), помимо *Monocercus* sp. и *Neoskrjabinolepis* sp., зарегистрированы у *D. diaphana*, *G. tripartita*, *E. safaribii*, *S. furcata*, *U. prolifer* и *S. aurita* (табл. 3). В то же время зараженность этими цестодами разных видов землероек существенно варьирует.

Цестоды *U. prolifer* и *S. aurita* чаще встречались на западе Северного Кавказа у бурозубки Радде (табл. 3), что скорее всего связано со спектром питания землероек. Можно предположить, что *S. raddei* более охотно по сравнению с кавказской и бурозубкой Волнухина поедает диплопод и жесткокрылых. Диплоподы являются промежуточными хозяевами *U. prolifer* (Stammer, 1955; Vaucher, 1971), а жесткокрылые, по нашему предположению, являются промежуточными хозяевами *S. aurita*. Бурозубки *S. satunini* и *S. volnuchini* на всей исследованной территории инвазированы

U. prolifer и *S. aurita* одинаково часто ($t = 0.57–1.16$, $P > 0.05$).

Зараженность бурозубок цепнями *D. diaphana*, *G. tripartita* и *E. safaribii* на всей исследуемой территории достаточно высока (табл. 3). Наиболее высокие показатели экстенсивности инвазии зверьков были отмечены для цестоды *G. tripartita*: половина исследованных кавказских бурозубок оказалась заражена этим цепнем. В то же время бурозубка Волнухина в центральной части Северного Кавказа заражалась им в два раза чаще, чем на западе ($t = 3.21$, $P < 0.001$). Широко распространенный в Палеарктике вид *D. diaphana* характеризуется довольно высокими показателями зараженности (Аниканова и др., 2001; Кириллова, 2004; Корниенко, 2007; Кириллов и др., 2017; Корниенко и др., 2018). Территория Северного Кавказа не является исключением. Около 30% исследованных бурозубок были инвазированы *D. diaphana*, причем кавказская и бурозубка Волнухина заражались этим цепнем одинаково часто на всей территории Северного Кавказа ($t = 1.81$ и $t = 0.96$ при $P \geq 0.1$ соответственно). В то же время *S. raddei* и *S. volnuchini* на Северо-Западе региона подвергались заражению *D. diaphana* достоверно чаще, чем кавказская бурозубка ($t = 3.68$ и $t = 2.38$, $P < 0.001$ соответственно). Эндемичный вид *E. safaribii* нами был зарегистрирован у всех трех видов бурозубок только на северо-западе Кавказа, причем кавказская бурозубка заражалась более чем в два раза реже, чем бурозубки Радде и Волнухина ($t = 3.19$ и $t = 2.76$, $P < 0.01$ соответственно).

Цестодой *S. furcata* заражено более трети всех исследованных бурозубок. Причем *S. satunini* и *S. volnuchini* в центральной части Кавказа заражаются этим цепнем почти в три раза чаще, чем на западе региона ($t = 2.57$ и $t = 1.99$, $P \leq 0.05$ соответственно), хотя более 30% бурозубок Радде, отловленных на Северо-Западном Кавказе, были заражены этой цестодой. Несмотря на то, что зараженность промежуточных хозяев (беспозвоночных) личинками *Staphylocystis* не превышает 10% (Joyeux, Baer, 1936; Kisieleska, 1959; Ryšavý, 1989; Корниенко, Ишигенова, 2012), высокие значения экстенсивности инвазии (35–45%) можно объяснить большой долей в пищевом рационе землероек жесткокрылых родов *Geotrupes* Latreille 1796 и *Oiceoptoma* Leach 1815, промежуточных хозяев *S. furcata*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, цестодофауна землероек Северного Кавказа включает 27 видов, 17 родов, двух семейств: Нуменолепидидеи и Дилепидидеи. Ее основу образуют таксоны, которые имеют транспалеарктическое распространение и на долю которых приходится 15 (55.6%) видов. Значительную долю составляют европейские и кавказские (эндемич-

ные) элементы, 5 (18.5%) и 7 (25.9%) видов соответственно. Необходимо отметить, что последние представляют новые для науки виды родов *Coronocanthus*, *Monocercus*, *Neoskrjabinolepia*, *Spasskylerpis* и *Soricinia*. Видовое разнообразие ленточных червей мезофильных (*Sorex* и *Neomys*) видов хозяев намного богаче аналогичного показателя ксерофильных (*Crocidura*) видов хозяев (23 и 4 вида соответственно). Согласно нашим и литературным данным, у бурозубки Радде и кавказской бурозубки зарегистрировано 19 и 18 видов цестод соответственно, у бурозубки Волнухина – 15 и у куторы – 3 вида цепней. Более половины видового состава цестод у всех видов *Sorex* встречается повсеместно на всей исследуемой территории.

Около 80% землероек Северного Кавказа были инвазированы ленточными червями. При этом мезофильные виды животных заражаются цепнями значительно чаще, чем ксерофильные. Лишь четверть исследованных белозубок оказалась зараженной цепнями, в то время как около 85% отловленных бурозубок были носителями цестод. На Западном Кавказе бурозубка Радде является фоновым видом, в связи с чем она вносит основной вклад в поддержание зараженности цестодами изучаемого сообщества сорицид. Поскольку на территории Центрального Кавказа бурозубка Радде не обитает, цестодная инвазия распределена между кавказской бурозубкой и бурозубкой Волнухина, причем цестодами они заражались одинаково часто: около 77% зверьков обоих видов были инвазированы цепнями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем большую благодарность рецензенту за полезные замечания и исправления.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (17-04-00227а и 19-54-18015 Болг_а) и программы фундаментальных научных исследований на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.5 (AAAA-A16-116121410121-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алиев Ш.К., Рашкуева З.И., Гаджиева Р.У., 2007. Паразитофауна грызунов Северо-Восточного Кавказа // Российский паразитологический журнал. № 1. С. 1–6.
- Аниканова В.С., Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., 2001. Паразиты обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск. С. 78–85.
- Ахумян К.С., 1945. К изучению гельминтофауны серой крысы (*Rattus norvegicus*) в Армении // Доклады Академии Наук Армянской ССР. Т. 3. № 2. С. 59–64.
- Ахумян К.С., 1945а. Ленточные черви (Cestoda) домашней мыши в Армении // Известия Академии Наук Армянской ССР. Естественные науки. № 3. С. 57–68.
- Ахумян К.С., 1956. К изучению фауны цестод грызунов Армении // Зоологический сборник. Ереван: Изд-во Академии Наук Армянской ССР. Вып. 9. С. 171–223.
- Беклемишев В.Н., 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 502 с.
- Высоцкая С.О., 1948. Паразитофауна лесной мыши Северного Кавказа // Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. Вып. 10. С. 193–195.
- Гуляев В.Д., 1991. Морфология и таксономия Ditestolepidini – цестод (Cyclophyllidea) землероек с серийно-нометамерным строением стробилы // Зоологический журнал. Т. 70. С. 9. С. 44–53.
- Ершова М.М., 1960. К гельминтофауне грызунов Кавказского заповедника // Ученые записки Горьковского государственного педагогического института. Вып. 27. Гельминтологический сборник. 2. С. 108–110.
- Зайцев М.В., Осипова В.А., 2004. Насекомоядные млекопитающие позднего плейстоцена Северного Кавказа // Зоологический журнал. Т. 83. № 7. С. 851–868.
- Ивашкин В.М., Контривавичус В.Н., Назарова Н.С., 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука. 124 с.
- Иржавский С.В., 2012. Цестоды насекомоядных млекопитающих Центрального Кавказа (систематика и экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 24 с.
- Иржавский С.В., Гуляев В.Д., 2002. Видовой состав цестод (Cestoda) землероек (Soricidae) Центрального Кавказа // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Отв. ред. Гуляев В.Д. Материалы межрегион. научной конференции. Новосибирск. С. 74–77.
- Иржавский С.В., Гуляев В.Д., 2003. Цестоды трибы Ditestolepidini (Hymenolepididae) от бурозубок Центрального Кавказа // Проблемы современной паразитологии. Материалы Междунар. конференции и III съезд Паразитологического общества при РАН. Санкт-Петербург. С. 179–181.
- Иржавский С.В., Гуляев В.Д., Корниенко С.А., 2005. *Soricinia auritus* sp. n. (Cyclophyllidea; Hymenolepididae) – новый вид цестод от бурозубок Центрального Кавказа // Проблемы цестодологии. Отв. ред. Алимов А.Ф. Вып. III. С. 160–169.
- Иржавский С.В., Гуляев В.Д., Лыкова К.А., 2005а. *Ecrinolepis safarpii* и *Mathevolepis ketenchievi* – новые виды цестод трибы Ditestolepidini (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) от бурозубок Центрального Кавказа // Зоологический журнал. Т. 84. № 9. С. 1041–1050.
- Иржавский С.В., Кетенчиев Х.А., 2011. Экология цестод землероек Центрального Кавказа // Известия дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. Махачкала: Дагестанский государственный педагогический университет (Махачкала). Т. 1. № 14. С. 31–34.
- Кириенблат Я.Д., 1941. Новый ленточный червь из Закавказских полевых *Angria* (a. str.) *montana* sp. n. // Сообщение Академии Наук Грузинской ССР. Т. 2. № 3. С. 273–276.
- Кириенблат Я.Д., 1948. Материалы к гельминтофауне грызунов Армении // Труды ЗИН Академии Наук СССР. Т. 8. С. 330–339.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Краснобаев Ю.П., Вехник В.П., 2017. Паразитические черви мелких мле-

- копитающих Жигулевского заповедника (Аннотированный список видов) // Отв. ред. Евланов И.А., Пельгунов А.Н. М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия; ИПЭЭ РАН. 81 с. (Флора и фауна заповедников. Вып. 130).
- Кириллова Н.Ю., 2004. Фауна гельминтов насекомоядных млекопитающих (Insectivora) Самарской Луки // Известия Самарского Научного Центра РАН. Т. 6. № 2. С. 334–340.
- Корниенко С.А., 2007. Многолетние изменения структуры сообщества цестод бурозубок Северо-Восточного Алтая // Биология насекомоядных млекопитающих. Отв. ред. Литвинов Ю.Н. Материалы III Всерос. науч. конференции по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: ЦЭРИС. С. 58–59.
- Корниенко С.А., 2012. Видовое разнообразие цестод рода *Neoskrjabinolepis* (Cestoda, Hymenolepididae) — паразитов бурозубок (Soricidae) Палеарктики // Проблемы цестодологии. Отв. ред. Пугачев О.Н. В. IV. С. 85–101.
- Корниенко С.А., 2016. Сообщество цестод бурозубок и факторы, влияющие на его структуру // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 190.
- Корниенко С.А., Гуляев В.Д., 2004. Дифференциальные признаки цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947 (Cestoda: Cyclophyllidae: Hymenolepididae) // Сибирская зоологическая конференция. Тезисы докладов всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, 15–22 сентября 2004 г., Новосибирск. С. 385–386.
- Корниенко С.А., Гуляев В.Д., 2010. Общие черты структуры сообществ цестод бурозубок // Паразиты Голарктики. Сборник научных статей Международного симпозиума. Петрозаводск. С. 133–135.
- Корниенко С.А., Гуляев В.Д., 2011. Новые виды рода *Neoskrjabinolepis* (Cestoda, Hymenolepididae) от бурозубок Дальнего Востока // Зоологический журнал. Т. 90. № 11. С. 1296–1303.
- Корниенко С.А., Докучаев Н.Е., 2015. Цестоды бурозубок бассейна р. Индигирка // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 42–48.
- Корниенко С.А., Ишигина Л.А., 2012. Жесткокрылые — промежуточные хозяева цестод рода *Staphylocystis* Villot, 1877 (Cestoda, Cyclophyllidae, Hymenolepididae) паразитов землероек (Soricomorpha) // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. № 6. С. 569–574.
- Корниенко С.А., Гуляев В.Д., Мельникова Ю.А., 2006. К морфологии и систематике цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947 (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 2. С. 131–145.
- Корниенко С.А., Гуляев В.Д., Мельникова Ю.А., 2007. Новые виды рода *Neoskrjabinolepis* (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) от цестод бурозубок России // Зоологический журнал. Т. 86. № 3. С. 259–269.
- Корниенко С.А., Докучаев Н.Е., Однокурцев В.А., 2018. Цестоды бурозубок центральной и южной Якутии // Зоологический журнал. Т. 97. № 9. С. 1110–1120.
- Макариков А.А., Стахеев В.В., Орлов В.Н., 2017. К гельминтофауне грызунов Северо-Западного Кавказа // Паразитология. Т. 51. № 4. С. 317–328.
- Манасян Ю.С., 1992. Гельминты микромаммалий Армении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван. 21 с.
- Мацаберидзе Г.В., 1966. Гельминты микромаммалий Восточной Грузии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 22 с.
- Мельникова Ю.А., Гуляев В.Д., Докучаев Н.Е., 2005. Цестоды насекомоядных млекопитающих Дальнего Востока // Научные исследования природного комплекса Лазовского заповедника. Труды Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г. Капланова. Владивосток: Русский остров. С. 82–90.
- Мовсеян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А., 2006. Цестоды фауны юга Малого Кавказа. Отв. ред. Пельгунов А.Н. Институт паразитологии РАН. М.: Наука. 331 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник // Сборник Трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. Гл. ред. Калякин М.В. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Разумова И.Н., 1953. Паразиты грызунов Северной Осетии и Казбегского района Грузии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К., 1989. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие: насекомоядные. М.: Наука. 548 с.
- Соснина Е.Ф., 1949. Паразиты сони-полчка в Кавказском гос. заповеднике // Ученые записки ЛГУ. Серия Биология. Т. 101. Вып. 19. С. 128–144.
- Спасский А.А., 1954. Классификация гименолепидид млекопитающих // Труды ГЕЛАН СССР. Отв. ред. Мкртумян К.И. М.: Изд-во АН СССР. Т. VII. С. 120–167.
- Ужахов Д.И., 1965. Гельминтофауна мышевидных грызунов Дагестана и ее эколого-географические особенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 22 с.
- Федоров К.П., 1986. Закономерности пространственного распределения паразитических червей. Новосибирск: Наука. 256 с.
- Щипанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759–761.
- Хуранов А.Б., 2000. Гельминты грызунов Центрального Кавказа: фауна, эколого-географический анализ. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВИГИС. 25 с.
- Czaplinski B., Vaucher C., 1994. Family Hymenolepididae Ariola, 1899 // Khalil L.F., Jones A., Bray R.A. (Eds). Keys to the cestode parasites of vertebrates. Wallingford: CAB International. P. 595–663.
- Haukisalmi V., 2015. Checklist of tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda) of vertebrates in Finland // ZooKeys. V. 533. P. 1–61.
- Joyeux C., Baer J.-G., 1936. Cestodes in Faune de France. Paris. 613 p.
- Kisielewska K., 1959. A new intermediate host of *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862) Spassky, 1950, and some data on the formation of larvocysts of this tapeworm // Acta Parasitologica Polonica. V. 7. Fasc. 5. P.133–142.
- Kornienko S.A., Binkienė R., 2008. *Neoskrjabinolepis merkshevae* sp.n. (Cyclophyllidae, Hymenolepididae), a new

- cestode from shrews from the Palaearctic region // *Folia Parasytologica*. V. 55. P. 136–140.
- Kornienko S.A., Dokuchaev N.E., 2012. Two new cestode species of the genus *Neoskrjabinolepis* Spasskii, 1947 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) from Tundra Shrew, *Sorex tundrensis* Merriam (Mammalia, Soricidae), in Alaska and Chukotka // *Systematic parasitology*. V. 83. № 3. P. 179–188.
- Kornienko S.A., Binkiene R., Tkach V.V., 2016. Revision of the genus *Soricinia* Spassky & Spasskaja, 1954 (Cestoda: Cyclophyllidea: Hymenolepididae) with redescription of three species, an amended generic diagnosis and an identification key to species // *Systematic Parasitology*. V. 93. № 5. P. 451–465.
- Kornienko S.A., Gulyaev V.D., Mel'nikova Y.A., Georgiev B.B., 2008. *Neoskrjabinolepis nuda* n. sp. from shrews in Sakhalin Island, Russia, with a taxonomic review of the genus *Neoskrjabinolepis* Spasskii, 1947 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) // *Systematic Parasitology*. V. 70. P. 147–158.
- Kornienko S.A., Gulyaev V.D., Erzhanov N.T., 2010. A new cestode, *Neoskrjabinolepis gosdevi* (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) from the shrew *Sorex tundrensis* Merriam, 1900, in Kazakhstan // *Zoosystematica Rossica*. V. 19. P. 13–17.
- Kornienko S.A., Binkienė R., Dokuchaev N.E., Tkach V.V., 2019. Systematics and molecular phylogeny of cestodes with rudimentary rostellum (Cestoda: Cyclophyllidea: Hymenolepididae) parasitizing in Holarctic *Sorex* shrews // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 187. P. 965–986.
- Makarikov A.A., Tkach V.V., 2013. Two new species of *Hymenolepis* (Cestoda: Hymenolepididae) from Spalacidae and Muridae (Rodentia) from eastern Palearctic // *Acta Parasitologica*. V. 58. № 1. P. 37–49.
- Makarikov A.A., Stakheev V.V., Tkach V.V., 2018. Phylogenetic relationships of the genus *Armadolepis* Spassky, 1954 (Eucestoda, Hymenolepididae), with descriptions of two new species from Palaearctic dormice (Rodentia, Gliridae) // *Systematic Parasitology*. V. 95. № 1. P. 65–79.
- Murai E., 1987. *Triodontolepis torrentis* sp. n. (Cestoda: Hymenolepididae) a parasite of *Neomys fodiens* (Insectivora) // *Miscellanea Zoologica Hungarica*. V. 4. P. 13–25.
- Mariaux J., Tkach V.V., Vasileva G.P., Waeschenbach A., Beveridge I., Dimitrova Y.D., Haukisalmi V., Greiman S.E., Littlewood D.T., Makarikov A.A., Phillips A.J., Razafiarisolo T., Widmer V., Georgiev B.B., 2017. Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900 // *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth*. J.N. Cairn and K. Jensen (eds). University of Kansas, Natural History Museum, Special Publication № 25, Lawrence, KS, USA. P. 77–148.
- Prokopic J., Matsaberidze G., 1972. Cestodes parasites new for the parasite fauna of Micromammals from Georgia // *Vestnic Československé Společnosti Zoologické*. S. XXXVI. C. 3. P. 214–220.
- Ryšavý B., 1989. Orthoptera as intermediate hosts of *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862) (Cestoda: Hymenolepididae) // *Folia Parasitologica*. T. 36. V. 1. P. 43–47.
- Stammer H., 1955. Die parasiten deutscher Kleinsauger // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Erlangen*. S. 362–390.
- Vaucher C., 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision taxonomique et biologie // *Revue Suisse de Zoologie*. V. 78. P. 1–113.
- Zaitsev M.V., Baryshnikov G.F., 2002. Pleistocene Soricidae (Lipotyphla, Insectivora, Mammalia) from Treugolnaya Cave, Northern Caucasus, Russia // *Acta zoologica cracoviensia*. V. 45. № 2. P. 283–305.

CESTODES OF SHREWS (SORICIDAE) IN THE NORTHERN CAUCASUS

S. A. Kornienko^{1,2,*}, V. V. Stakheev^{3,**}, A. A. Makarikov^{1,***}

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

³*Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

*e-mail: swetlanak66@mail.ru

**e-mail: stvaleriy@yandex.ru

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

The first data on the cestode fauna of shrews in the North Caucasus are presented, in particular, its western and central parts. A total of 27 cestode species from 17 genera and two families (Hymenolepididae and Dilepididae) have been revealed. Most of the fauna is composed of taxa with trans-Palaearctic distributions, these amounting to 55.6% of the species diversity. European and Caucasian (endemic) elements account for 18.5 and 25.9% of all species, respectively. The cestodes *Pseudobothriolepis mathevossianae* and *Coronocanthus* sp. are recorded from the Caucasus for the first time. The genera *Coronocanthus*, *Monocercus*, *Neoskrjabinolepis*, *Spasskylepis* and *Soricinia* contain species morphologically different from the known congeners, all probably new and thus likely to increase the number of species endemic to the region. The species diversity of mesophilous tapeworms (in *Sorex* and *Neomys*) is higher compared to xerophilous ones (in *Crocidura*), amounting to 23 and 4 species, respectively. The infestation rate of the North Caucasian shrews by different cestode species is analyzed.

Keywords: cestodes, shrews, species diversity, North Caucasus

УДК 595.78

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ХОРИОНА ЯИЦ В РОДЕ *CATOCALA* (LEPIDOPTERA, EREBIDAE)

© 2021 г. К. А. Колесниченко^а, *, А. В. Сидоров^б, **

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

^бФБУЗ “Центр гигиены и эпидемиологии в Московской области”, улица Семашко, д. 2, Мытищи, Московская обл., 141014 Россия

*e-mail: kkolesnichenko@gmail.com

**e-mail: smerinthusminor@gmail.com

Поступила в редакцию 09.06.2020 г.

После доработки 19.01.2021 г.

Принята к публикации 23.02.2021 г.

Приведено описание ультраструктуры хориона яиц 11 видов рода *Catocala*, изученной с использованием сканирующего электронного микроскопа. Для каждого вида выявлены диагностические признаки, предпринята попытка сгруппировать их по признакам структуры хориона.

Ключевые слова: ленточницы, микропиле, хорион, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0044513421080067

Морфологические признаки преимагинальных стадий играют большую роль в реконструкции филогенетических связей в рамках рода или семейства совкообразных чешуекрылых (Dolinskaya, Ponomarenko, 2013; Dolinskaya, 2014 и др.). Тем не менее оценка значимости морфологических признаков яиц для выявления филогенетических связей представителей рода *Catocala* в научной литературе практически отсутствуют. Все попытки выделить надвидовые группировки внутри рода, как правило, неоднозначны и основаны исключительно на сравнительной морфологии имаго (Hampson, 1913; Warren, 1914; Goater et al., 2003 и др.). Несколько работ посвящены ревизии палеарктических видов, составляющих, по мнению авторов, единый комплекс (Borth et al., 2017; Kons et al., 2017). Однако эти исследования не затрагивают ни морфологию преимагинальных стадий, ни биологию видов.

Ранее (Сидоров и др., 2019) была показана неоднородность морфологических признаков хориона яиц представителей рода *Catocala*, принадлежащих к разным видовым комплексам, выделенным на основании морфологических признаков имаго.

Исследование ультраструктуры хориона яиц проводили на сухом материале фондовой коллекции Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова и личных сборов авторов. Для этого яйца извлекали из брюшка сухих бабочек, размягчали в воде

и с помощью пинцета и препаровальных иголок очищали от оболочки яйцевода, после чего помещали в 70%-ный спирт (Сидоров и др., 2019). Для обезвоживания яйца выдерживали в ацетоне на протяжении 5–10 мин и высушивали на воздухе. Далее образцы покрывали золотом в установке для напыления Hitachi IB-3. Микроскопическое исследование яиц проводили на электронном микроскопе Jeol JSM-6380 SeM. Промеры яиц осуществляли в программе ImageJ.

Имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет провести статистическую обработку количественных данных по ультраструктуре яиц, поэтому при обнаружении различий по какому-либо параметру (размеры, число ребер и т.п.) в описании мы приводим разброс значений. Если же различий по данному параметру не выявлено, приведены целые числа.

При описании яиц мы используем терминологию Салкелда (Salkeld, 1984). Номенклатура рода *Catocala* дана по Каталогу чешуекрылых (Lepidoptera) России (2019).

C. nupta (Linnaeus 1767) (рис. 1, 1–3). Исследованный материал: 1 экз., 3 яйца, Московская обл., Можайский р-н, Садовое Некоммерческое Товарищество “Дружба”.

Яйцо сферическое, диаметром 1 мм. Поверхность хориона имеет хорошо выраженную структуру из продольных и поперечных ребер. Продольные ребра образованы складками, хорошо

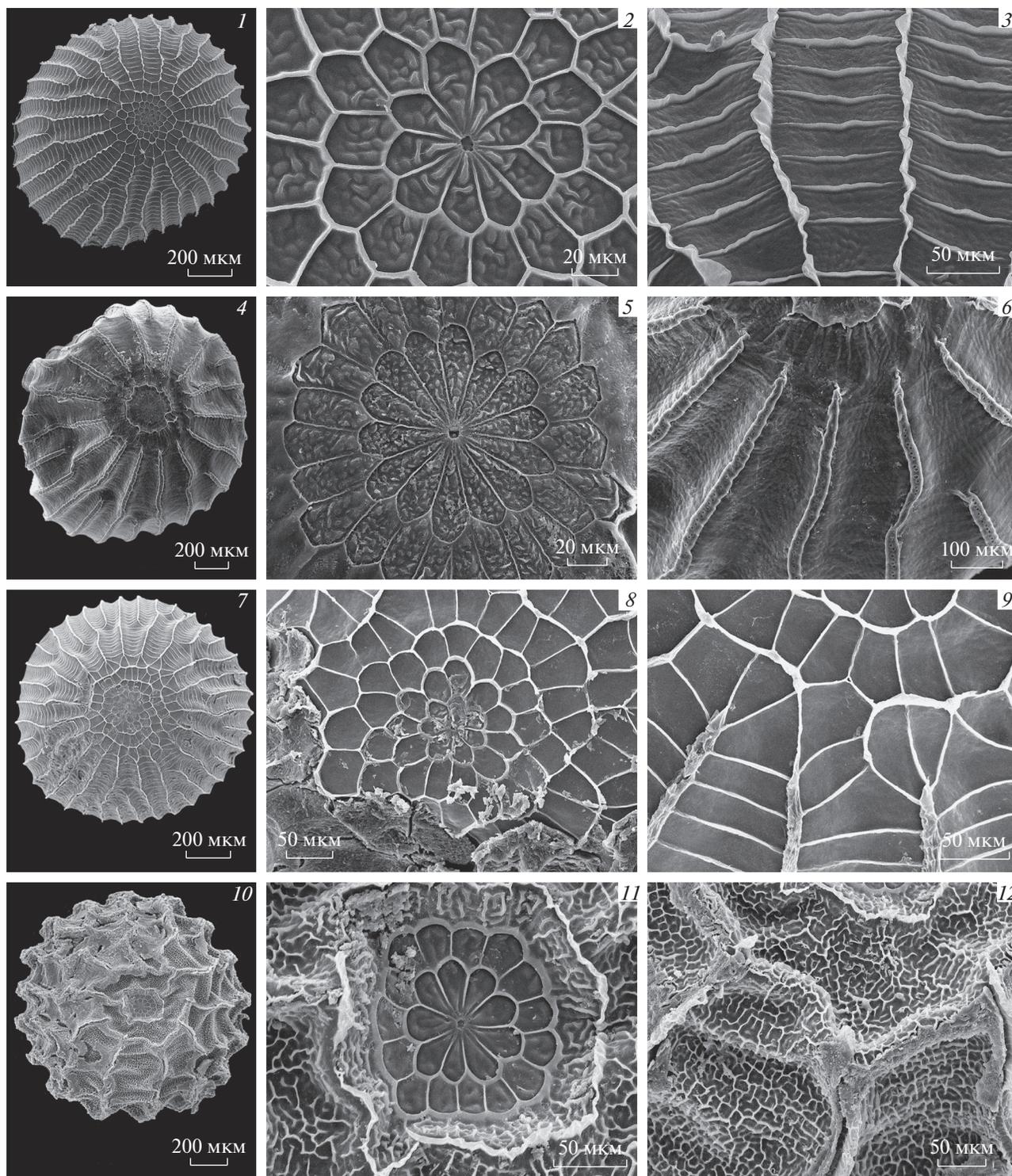


Рис. 1. Яйца видов рода *Catocala*: 1, 4, 7, 10 – внешний вид яйца сверху; 2, 5, 8, 11 – то же, скульптура микропиллярной области; 3, 6, 9, 12 – то же, участок хориона. 1–3 – *C. nupta*; 4–6 – *C. doerriesi*; 7–9 – *C. pacta*; 10–12 – *C. promissa*.

выраженными, по крайней мере, в вершинной части яйца (рис. 1, 3). Не менее 18 продольных ребер примыкают к микропиллярной области. Более 15 дополнительных ребер формируется в верхней трети яйца, не достигая микропиллярной области.

Поперечные ребра располагаются параллельно друг другу, образуя правильную сеть из прямоугольных ячеек. На продольных ребрах располагаются отверстия аэропиле диаметром около 1 мкм. Микропиллярная область состоит из 4 рядов ячеек

неправильной формы, внешние ячейки не менее чем в четыре раза крупнее ячеек, прилегающих к микропилярной розетке. Микропилярная розетка диаметром около 60 мкм, образована девятью первичными ячейками, вытянутыми в направлении микропиле.

C. doerriesi Staudinger 1888 (рис. 1, 4–6). Исследованный материал: 2 экз., 3 яйца, Приморский край, зап. “Кедровая падь”, 2 яйца, Приморский край, окр. г. Арсеньев.

Яйцо сферическое, диаметром 2.1–2.3 мм. Поверхность хориона имеет хорошо выраженные, количеством более 25, продольные ребра толщиной около 20 мкм. Часть ребер формируется в верхней трети яйца, не достигая микропилярной области. На ребрах расположены аэропиле диаметром от 1 до 5 мкм. Поперечные ребра слабо развиты и имеют вид тонких линий. Микропилярная область отграничена кольцевидной складкой неправильной формы. Микропиле окружено двумя рядами ячеек. Первичные ячейки, количеством не менее 14, сильно вытянуты в направлении микропиле. Их длина превышает ширину не менее чем в пять раз, диаметр микропилярной розетки около 80–100 мкм.

C. pacta (Linnaeus 1758) (рис. 1, 7–9). Исследованный материал: 2 экз., 4 яйца, Рязанская обл., Шиловский р-н, село Рубецкое; 1 яйцо, Московская обл., Серпуховский р-н, д. Капустино.

Яйцо сферическое, диаметром около 1.2 мм. Хорион покрыт хорошо выраженными продольными и поперечными ребрами, которые образуют замкнутые прямоугольные ячейки. 20 продольных ребер примыкают к микропилярной области. Еще 13–15 дополнительных продольных ребер формируются в верхней трети яйца, не достигая микропилярной области. Расстояние между продольными ребрами около 60 мкм. Микропилярная область представлена, по меньшей мере, тремя рядами ячеек в виде неправильных многогранников. Микропиле окружено не менее чем шестью первичными каплевидными ячейками, их длина превышает ширину не более чем в 1.5 раза. Вторичные ячейки крупнее и схожи с первичными по форме.

C. promissa (Denis et Schiffermüller 1775) (рис. 1, 10–12). Исследованный материал: 1 экз., 4 яйца, Краснодарский край, Аше.

Яйцо округлое, приплюснутое, размером 1 × 1.2 мм, высотой 0.8 мм. Поверхность яйца складчатая, шероховатая с хорошо развитыми продольными ребрами, числом не менее 15, отходящими от микропилярной области и переходящими в складку хориона ближе к основанию яйца. Поперечные ребра не выражены, вместо них имеются поперечные складки. Микропилярная область не имеет переходной зоны и ограничена от остальной поверхности яйца кольцевидной

складкой. Микропиле окружено по меньшей мере девятью первичными каплевидными ячейками и 15 вторичными, более округлыми ячейками.

C. sponsa (Linnaeus 1767) (рис. 2, 1–3). Исследованный материал: 2 экз., 2 яйца, Московская обл., Можайский р-н, д. Доровнино, 2 яйца, Воронежская обл., д. Марки.

Яйцо сферическое, диаметром 1.2 мм. Хорион гладкий по всей поверхности яйца. Множество аэропиле диаметром 1 мкм расположены на небольших бугорках по углам частично редуцированных с нечеткими границами шестигранных ячеек. Микропилярная область имеет переходную зону из трех-четырёх рядов ячеек в виде неправильных шестигранников. Длина первичных каплевидных ячеек превышает ширину не менее чем в три раза. Количество первичных ячеек не менее 15. Вторичные ячейки имеют форму неправильных пяти-шестигранников.

C. lara Bremer 1861 (рис. 2, 4–6). Исследованный материал: 1 экз., 2 яйца, Приморский край, зап. “Кедровая падь”.

Яйцо сферическое, диаметром 1.2 мм. Хорион гладкий, без выраженных структур. Микропилярная область имеет переходную зону, состоящую из двух-трех рядов ячеек в виде неправильных шестигранников. Микропиле окружено, по меньшей мере, одиннадцатью первичными ячейками. Вторичные ячейки представлены в виде пяти-шестигранных прямоугольников, их длина превышает ширину не менее чем в три раза.

C. elocata (Esper 1787) (рис. 2, 7–9). Исследованный материал: 2 экз., 3 яйца, Воронежская область, д. Марки, 2 яйца, Кабардино-Балкария, г. Нальчик.

Яйцо сферическое, диаметром 1.2 мм. Хорион покрыт хорошо выраженными продольными ребрами и соединяющими их поперечными ребрами. 15 продольных ребер примыкают к микропилярной области. Около 20 дополнительных продольных ребер формируются примерно в верхней трети яйца, не достигая микропилярной области. Расстояние между продольными ребрами около 60–90 мкм. Поперечные ребра образуют с продольными ребрами замкнутые прямоугольные ячейки. Переходная зона микропилярной области образована трех-четырёхгранными ячейками неправильной формы. Микропилярная область сформирована двумя рядами ячеек. Микропиле окружено восемью первичными каплевидными ячейками. Вторичные ячейки пяти-шестигранные, с ровными краями.

C. helena Eversmann 1856 (рис. 2, 10–12). Исследованный материал: 1 экз., 3 яйца, Китай, г. Харбин.

Яйцо округлое, диаметром 1.2 мм. Поверхность хориона покрыта продольными ребрами, на гребне которых расположены образования в

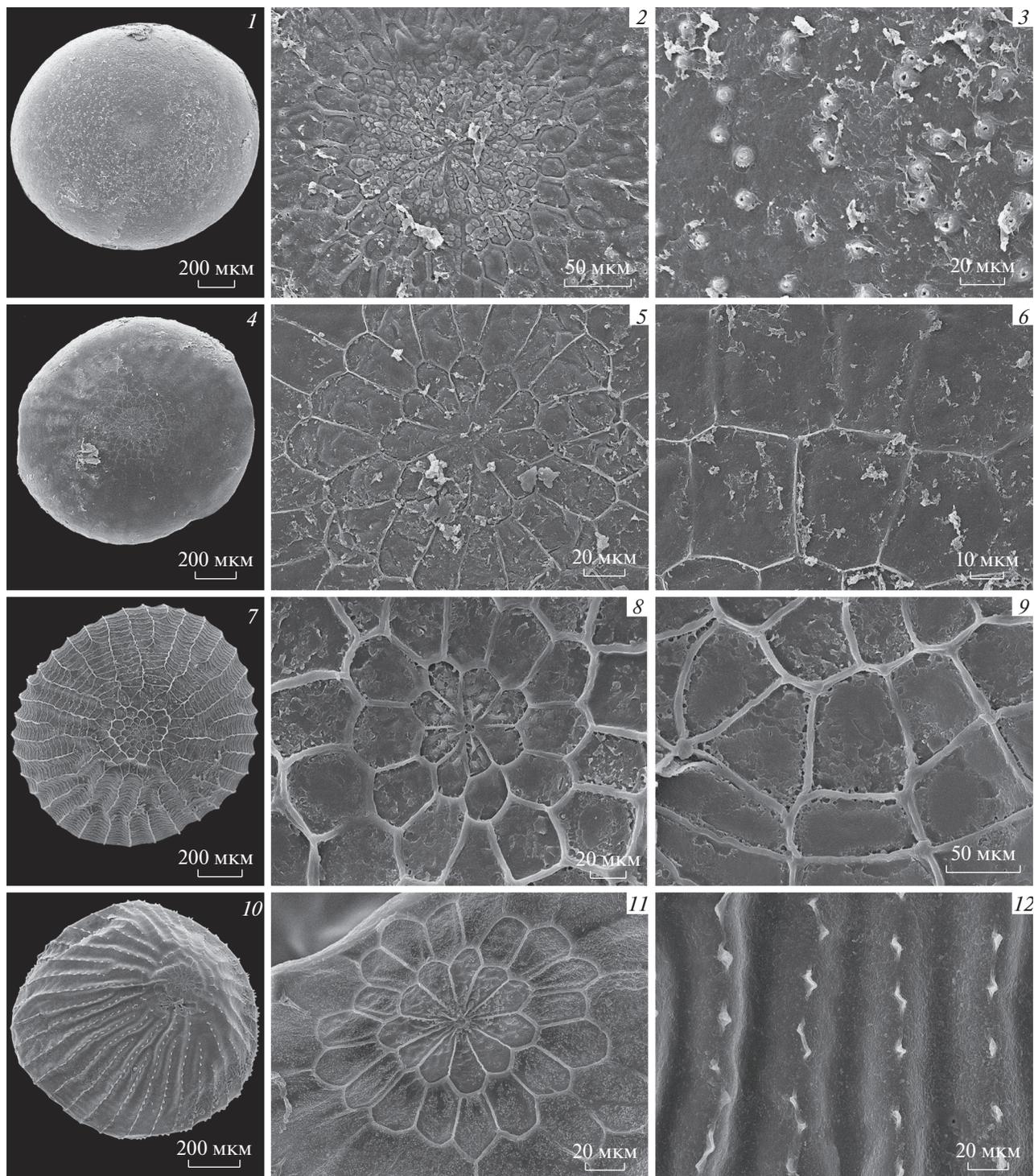


Рис. 2. Яйца видов рода *Catocala*: 1, 4, 7, 10 – внешний вид яйца сверху; 2, 5, 8, 11 – то же, скульптура микропиллярной области; 3, 6, 9, 12 – то же, участок хориона. 1–3 – *C. sponsa*; 4–6 – *C. lara*; 7–9 – *C. elocata*; 10–12 – *C. helena*.

виде небольших складок с аэропиле длиной от 5 до 20 мкм. Поперечные ребра редуцированы. Микропиллярная область состоит из хорошо выраженных рядов первичных и вторичных ячеек в виде неправильных пяти-шестигранников.

C. lupina Herrich-Schäffer [1851] (рис. 3, 1–3). Исследованный материал: 2 экз., 6 яиц, Самарская обл., Пугачевский р-н.

Яйцо сферическое, диаметр около 1 мм. Поверхность хориона покрыта сетью продольных и

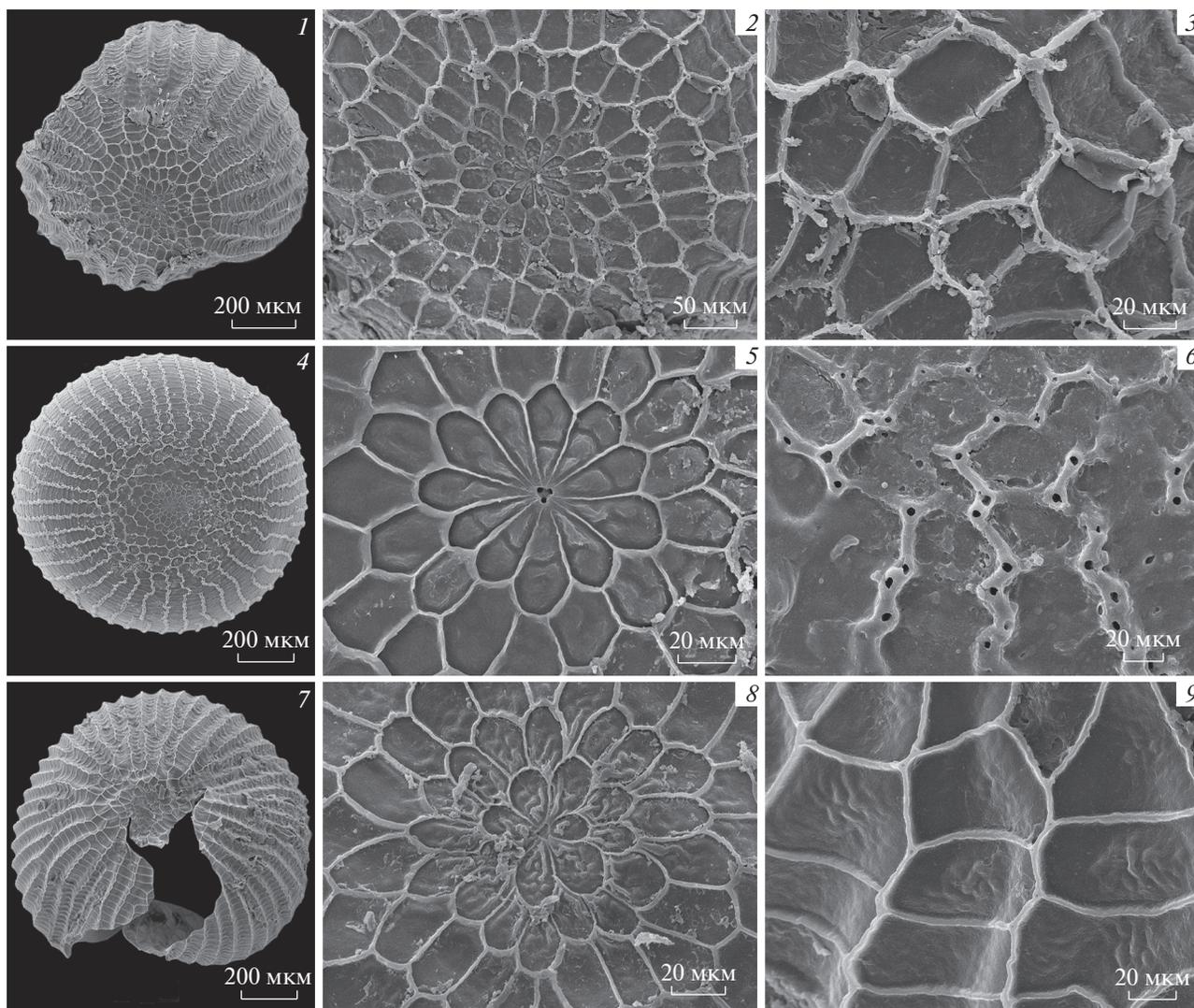


Рис. 3. Яйца видов рода *Catocala*: 1, 4, 7 – внешний вид яйца сверху; 2, 5, 8 – то же, скульптура микропиллярной области; 3, 6, 9 – то же, участок хориона. 1–3 – *C. lupina*; 4–6 – *C. praegnax*; 7–9 – *C. puerpera*.

поперечных ребер. Более 20 продольных ребер примыкают к микропиллярной области. Не менее 20 дополнительных продольных ребер формируется примерно в верхней трети яйца, не достигая микропиллярной области. Поперечные ребра с продольными ребрами формируют правильные прямоугольные ячейки, размером около 60 × 20 мкм. Микропиллярная область имеет переходную зону, образованную по меньшей мере двумя рядами ячеек в виде неправильных пяти-шестиугольников. Микропиле окружено двумя рядами ячеек. Первичные каплевидные ячейки в количестве 10 штук вытянуты в направлении микропиле. Вторичные шестиугольные ячейки – неправильной формы с округленными углами.

C. praegnax Walker 1858 (рис. 3, 4–6). Исследованный материал: 1 экз., 3 яйца, Приморский край, Никольск-Уссурийский.

Яйцо сферическое, диаметром 1 мм. Поверхность хориона покрыта множеством поперечных и продольных ребер. Продольные ребра шириной около 10 мкм, на их поверхности расположены множественные отверстия аэропиле диаметром 4–5 мкм. Часть продольных ребер не доходит до вершины яйца и оканчивается треугольными ячейками. Поперечные ребра выражены слабо и имеют вид складок. Переходная зона микропиллярной области состоит из множества рядов шестиугольных ячеек. Внешние ряды ячеек, примыкающих к вторичным ячейкам, имеют форму шестиугольников. Первичные каплевидные ячейки в количестве 10 штук образуют микропиллярную розетку. Вторичные пяти-шестиугольные ячейки имеют сглаженные углы.

C. puerpera (Giorna 1791) (рис. 3, 7–9). Исследованный материал: 2 экз., 6 яиц, Самарская обл., Приволжский р-н, д. Давыдовка.

Яйцо сферическое, диаметром около 1 мм. Поверхность яйца покрыта хорошо выраженными продольными ребрами и соединяющими их тонкими поперечными ребрами. Не менее 20 продольных ребер примыкают к микропилярной области и более 20 дополнительных продольных ребер формируются в верхней трети яйца, не достигая микропилярной области. Поперечные ребра вместе с продольными ребрами образуют замкнутые прямоугольные ячейки. В местах соединения продольных и поперечных ребер имеются отверстия аэропиле диаметром около 1 мкм. Микропилярная область имеет переходную зону, образованную двумя-тремя рядами пяти-шести-гранных ячеек. Микропилярная розетка образована двумя рядами каплевидных ячеек. Микропилярную розетку окружают не менее семи ячеек.

Строение поверхности яиц у представителей рода *Catocala* крайне разнообразно. Большинство изученных нами видов ленточниц по типу ультраструктуры хориона условно можно разбить на две группы. Поверхность яйца *C. elocata*, *C. lupina*, *C. pacta* и *C. puerpera* представляет собой единый тип, характеризующийся развитой сетью из выраженных продольных и поперечных ребер и сходством строения микропилярной области. К этой же группе можно отнести евро-азиатский *C. fraxini* (Linnaeus 1758), европейский *C. electa* (Vieweg 1790), а также дальневосточный *C. bella* Butler 1977 (Сидоров и др., 2019). На наш взгляд, *C. neonympha* (Esper 1805) имеет в целом сходный с ними тип строения хориона, но с большим количеством продольных ребер. Возможно, что к этой группе близки *C. nupta* и *C. actaea* Felder et Rogenhofen 1874, у которых продольные ребра хориона яиц выражены в виде складок, однако по типу строения микропилярной розетки оба вида не обнаруживают сходства между собой (Сидоров и др., 2019).

Другую группу с характерными признаками представляют виды *C. lara*, *C. sponsa*, а также *C. fulminea* (Scopoli 1763) и *C. dula* Bremer 1861 (Сидоров и др., 2019). Ультраструктура хориона этих видов характеризуется гладкой поверхностью и редукцией продольных и поперечных ребер. Кроме того, у всех перечисленных видов на поверхности яйца имеется развитая сеть аэропиле.

Обе группы можно рассматривать в качестве крайних вариантов, между которыми есть промежуточные формы. Структура хориона *C. praegnax* и *C. agitatrix* Graeser 1889 (Сидоров и др., 2019) в той или иной степени является переходной между двумя упомянутыми вариантами. Для хориона *C. praegnax* характерна частичная редукция поперечных ребер яиц, а у *C. agitatrix* уже частично ре-

дуцированы как продольные, так и поперечные ребра.

Структура поверхности яиц остальных исследованных нами представителей рода *Catocala* значительно отличается от структуры перечисленных выше двух типов и во многом уникальна. Так, хорион яйца у *C. doerriesi* покрыт хорошо развитыми широкими продольными ребрами, поперечные ребра отсутствуют. Кроме того, у этого вида яйцо самое крупное, его диаметр достигает 2.3 мм. Отличительной чертой структуры хориона *C. helena* являются многочисленные, расположенные на гребне продольных ребер и не связанные между собой, складки с аэропиле. Для *C. promissa* характерны развитые продольные ребра, образованные из складок хориона. Кроме того, у этого вида микропилярная область не имеет переходной зоны и ограничена кольцевидной складкой. Поверхность хориона *C. deuteronympha* Staudinger 1861 покрыта четырехгранными ячейками, имеющими вид неправильных ромбов.

Попытка каким-то образом соотнести тип строения хориона с современными и более старыми системами рода *Catocala* на сегодняшнем этапе изучения крайне затруднительна. Например, используемое разделение рода на подрода или рода (*Ephesia*, *Mormonia* и собственно *Catocala*) (Hampson, 1913; Warren, 1914; Berio, 1991) не соответствует полученным нами результатам. Например, *C. bella* и *C. dula* в системе Хэмпсона (Hampson, 1913) относятся к роду *Mormonia*, но имеют совершенно разный тип строения хориона яйца. Гладкий хорион характерен для *C. dula*, а хорион *C. bella* с развитой сетью из продольных и поперечных ребер типичен для большинства представителей рода. Другой пример — *C. fulminea* и *C. helena*, относящиеся к роду *Ephesia* (Hampson, 1913; Warren, 1914). Первый вид имеет “гладкий” хорион, в то время как второй обладает уникальной среди изученных видов структурой поверхности яйца.

На основании внешних признаков и строения генитального аппарата самцов и самок европейские представители *Catocala* были разделены на 18 видовых групп (Goater et al., 2003). *C. lupina* и *C. pacta*, имеющие сходную морфологию хориона, отнесены авторами к группе *lupina-detrिता-pacta-optata*.

Однако *C. elocata*, яйца которого сходны с таковыми *C. lupina* и *C. pacta*, относится к другой группе — *elocata-obertthueri-deducta*. *C. fulminea*, который признан представителем отдельной группы, имеет гладкую структуру хориона, как у *C. lara* и *C. sponsa*. В системе европейских авторов последний вид входит в группу *dilecta-sponsa*.

Если выделенные европейскими исследователями (Goater et al., 2003) видовые группы объединить на основе морфологии хориона яиц, получа-

ется следующая картина: группы *fulminea*, *neonympha*, *fraxini* и *electa* имеют хорион с развитой сетью из продольных и поперечных ребер. По-видимому, сюда также следует отнести представителей групп *elocata*–*oberthueri*–*deducta*, *puerpera*–*orientalis* и *lupina*–*detrita*–*pacta*–*ораста*. Для первых двух групп нам удалось исследовать только по одному представителю, но для последней видовой группы изучен хорион яиц для *C. lupina* и *C. pacta*. Оба вида имеют сходную морфологию поверхности яйца.

Для группы *dilecta*–*sponsa* нами изучен хорион яйца только для *C. sponsa*, структура которого гладкая с развитой сетью аэропиле. Единственный представитель – группа *promissa* (собственно *C. promissa*) – обладает уникальной структурой хориона.

C. nupta и *C. adultera*, по мнению авторов (Goater et al., 2003), представляют собой отдельную группу. При внешнем сходстве с видами, хорион которых имеет развитую сеть продольных и поперечных ребер, у *C. nupta* продольные ребра представлены складками. Недавно состав этой группы был расширен и в нее были включены хорошо обособленные морфологически голарктические виды, гусеницы которых развиваются на различных видах тополей и ив (*Salicaceae*) (Borth et al., 2017). В эту группу входят 7 палеарктических видов: *C. nupta*, *C. concubia* Walker [1858], *C. szechuana* Hampson 1913, *C. ammonfreidbergi* Kravchenko, Speidel, Witt, Mooser, Seplyarsky, Saldaitis, Junnila et Muller 2008, *C. adultera*, *C. neglecta* Staudinger 1888 и *C. laura* Saldaitis, Ivinskis et Speidel 2008. Подтверждение самостоятельности группы *nupta*–*adultera* на основе ультраструктуры мофологии яйца, к сожалению, на сегодняшний момент невозможно. Большинство видов этого комплекса не доступны для изучения.

Относительно недавняя попытка выявить филогенетические связи на основе нуклеотидной последовательности гена ND5 между видами рода *Catocala*, распространенными на Японских островах, показала отсутствие близких родственных отношений между ними (Ishizuka et al., 2011). Авторы утверждают, что все японские представители рода в процессе эволюции разошлись очень давно, поэтому их филогенетические связи трудно выявляемы по данному признаку. Время дивергенции между различными японскими видами *Catocala* оценено исследователями от 1.5 до 12 миллионов лет. Авторы работы не обнаружили каких-либо близких филогенетических взаимоотношений среди морфологически сходных видов. Например, отсутствуют близкородственные связи между *C. dula*, *C. electa* и *C. nupta*, а сходная окраска крыльев этих видов не несет филогенетического сигнала. Наши исследования в целом подтверждают выводы авторов работы. Так,

C. dula имеет гладкий хорион с развитой сетью аэропиле, у *C. nupta* хорион характеризуется развитой сетью из мощных продольных и поперечных ребер, причем продольные ребра имеют вид складок, а у *C. electa*, при общей схожести строения хориона с предыдущим видом, продольные ребра представляют собой связанные друг с другом аэропиле. С другой стороны, японскими авторами не обнаружено филогенетическое сходство между *C. fraxini*, *C. bella* и *C. actaea*, хорион яиц которых сходен. Интересно, что более тесные связи выявлены авторами между внешне очень похожими евро-азиатским *C. fraxini* и неарктическим *C. relictata* Walker, 1858, а также – азиатским *C. lara* и американским *C. cerogama* Guenée 1852.

Наиболее распространенный тип строения хориона с развитой сетью из продольных и поперечных ребер характерен для представителей рода с обширным ареалом, обусловленным широкой полифагией этих видов (Матов, Кононенко, 2012). Например, *C. fraxini* трофически связан с семействами *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae*, *Tiliaceae*, *Ulmaceae*, *Rosaceae*, *Aceraceae*, *Oleaceae*, *C. nupta* – с *Salicaceae*, *Tiliaceae*, *Rosaceae* и *Oleaceae*, *C. elocata* – с семействами *Betulaceae* и *Salicaceae*, а *C. puerpera* – с *Salicaceae* и *Ulmaceae*. У *C. neonympha* гусеницы развиваются на растениях семейств *Fagaceae*, *Salicaceae* и даже *Fabaceae* (*Glycyrrhiza glabra* L. 1753). Виды с гладкой поверхностью яиц являются в равной степени как полифагами, так и, возможно, узкими олигофагами. Например, *C. lara* трофически связан с *Tiliaceae* (*Tilia*), *C. dula* – с *Fagaceae* (*Fagus*, *Quercus*). С другой стороны, гусеницы *C. sponsa* способны развиваться на *Fagaceae*, *Betulaceae* и *Salicaceae*, а *C. fulminea* – на *Fagaceae* и *Rosaceae*. Виды с уникальным типом хориона являются, по-видимому, узкими олигофагами и монофагами. Кормовые растения известны только для *C. promissa*, гусеницы которого питаются *Quercus robur* L. 1753 и *Castanea sativa* Mill. 1768 (*Fagaceae*) и *C. deuteronympha*, трофически связанного с *Ulmus davidiana* Planch. 1873 (*Ulmaceae*).

Учитывая, что наиболее распространенный тип поверхности яйца с развитой сетью из продольных и поперечных ребер характерен для представителей разных видовых групп, можно предположить, что подобная структура хориона является исходной для видов рода *Catocala*. Наличие хорошо выраженных поперечных и продольных ребер типично для многих представителей совкообразных чешуекрылых. Так, еще Петерсон (Peterson, 1964) указывал на то, что подобная структура поверхности яиц является наиболее распространенной среди видов семейства *Noctuidae*. Сходный тип строения хориона показан для совок подсемейств *Noctuinae* (Dolinskaya, Geryak, 2010), *Plusiinae*, *Eustrotiinae*, *Acontiinae* и *Pantheinae* (Dolinskaya, Ponomarenko, 2013), для се-

мейств Nolidae и Erebidae (Dolinskaya, 2014) и т.д. Другие типы строения хориона в роде *Catocala* могли возникнуть в результате специализации видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова за техническое обеспечение и помощь в проведении электронно-микроскопических исследований, а также и А.В. Свиридову (Зоологический музей МГУ) за предоставление экземпляров *Catocala* из фондовой коллекции музея.

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300063-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России, 2019. Синёв С.Ю. (ред.). Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург. 448 с.
- Матов А.Ю., Кононенко В.С., 2012. Трофические связи гусениц совкообразных чешуекрылых фауны России (Lepidoptera, Noctuoidea: Nolidae, Erebidae, Euteliidae, Noctuidae). Владивосток: Дальнаука. 346 с.
- Сидоров А.В., Колесниченко К.А., Свиридов А.В., 2019. Особенности строения хориона яиц девяти видов ленточниц рода *Catocala* // Зоологический журнал. Т. 98. Вып. 6. С. 643–648.
- Berio E., 1991. Fauna d'Italia. Lepidoptera. Noctuidae II, Sezione Quadrifidae. Edizione Calderini. Bologna. 708 p. 16 col. pl.
- Borth R.J., Kons H.L. jr., Saldaitis A., Gall L.F., 2017. The taxonomy of *Catocala nupta* (Linnaeus, 1767) and its allies, with description of a new species (Lepidoptera: Noctuidae) // Zootaxa. V. 4263. № 2. P. 251–272.
- Dolinskaya I.V., 2014. Egg Morphology of Some Nolidae and Erebidae (Lepidoptera, Noctuoidea) // Vestnik zoologii. V. 48. № 6. P. 553–561.
- Dolinskaya I.V., Geryak Yu.N., 2010. The chorionic sculpture of the eggs of some Noctuidae (Lepidoptera, Noctuidae) from Ukraine // Vestnik zoologii. V. 44. № 5. P. 421–432.
- Dolinskaya I.V., Ponomarenko M.G., 2013. The chorionic sculpture in eggs of some Noctuidae (Lepidoptera) // Vestnik zoologii. V. 47. № 5. P. 33–41.
- Kons H.L. jr., Borth R.J., Saldaitis A., Didenko S., 2017. The *Catocala naganoi* species group (Lepidoptera: Noctuidae), with a new species from Vietnam // Zootaxa. V. 4358. № 1. P. 79–106.
- Ishisuka K., Shinkava T., Endo H., Nonaka M., 2011. Molecular phylogeny of Japanese *Catocala* moths based on nucleotide sequences of the mitochondrial ND5 gene // Zoological science (Zoological society of Japan). V. 28. № 12. P. 910–915.
- Goater B., Ronkay L., Fibiger M., 2003. Catocalinae & Plusiinae // Noctuidae Europaeae. Entomological Press, Sorø. V. 10. 452 p.
- Hampson G.F., 1913. Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum. V. 13. London: Taylor & Francis. 609 p.
- Peterson A., 1964. Egg types among moths of the Noctuidae (Lepidoptera) // Florida Entomologist. V. 47. № 2. P. 71–91.
- Salkeld E.H., 1984. A catalog of the eggs of some Canadian Noctuidae (Lepidoptera) // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 127. P. 1–167.
- Warren W., 1914. Die palaearktischen eulenartigen Nachtfalter // Seitz A. (ed.) Die Großschmetterlinge des palaearktischen Faunengebietes. Stuttgart: Lehmann. Bd. 3. 511 s.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE FINE STRUCTURE OF THE EGG CHORION IN *CATOCALA* (LEPIDOPTERA, EREBIDAE)

K. A. Kolesnichenko^{1, *}, A. V. Sidorov^{2, **}

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

²Federal State Health Institute of Hygiene and Epidemiology, Moscow Region, Mytishchi, 141014 Russia

*e-mail: kkolesnichenko@gmail.com

**e-mail: smerinthusminor@gmail.com

Using scanning electron microscopy (SEM), the fine structure of the egg chorion is described and compared for eleven species of *Catocala* underwing moths. Diagnostic features have been revealed for each species, along with an attempt to group them according to chorionic structural characteristics.

Keywords: Underwing moths, micropyle, chorion, scanning electron microscopy

УДК 595.744

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ РОДА *BITTACUS* (МЕСОПТЕРА, BITTACIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И КАЗАХСТАНЕ И ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ИХ ДИАГНОСТИКЕ

© 2021 г. В. Ю. Савицкий^а, *, А. В. Тимохов^б, **

^аЗоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

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

*e-mail: alophus@gmail.com

**e-mail: atimokhov@mail.ru

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 30.11.2020 г.

Обобщены и уточнены известные сведения о распространении, биотопической приуроченности и фенологии видов рода *Bittacus* Latreille 1805 в европейской части России и прилегающих регионах. *Bittacus italicus* (Müller 1766) впервые указан для Волгоградской области и Казахстана. Проанализированы диагностические признаки *B. italicus* и *B. hageni* Brauer 1860. Предложены новые признаки жилкования крыльев для определения обоих полов этих видов.

Ключевые слова: *Bittacus*, распространение, Россия, Казахстан, диагностика, жилкование

DOI: 10.31857/S0044513421080109

Род *Bittacus* Latreille 1805 включает более 110 видов, распространенных в Евразии, Африке, Северной и Южной Америке (Penny, Byers, 1979; Плутенко, 1995). В Европе, в том числе и на юге европейской части России, встречаются 2 вида этого рода: *Bittacus italicus* (Müller 1766) и *B. hageni* Brauer 1860 (Esben-Petersen, 1921; Мартынова, 1959; Дорохова, Мартынова, 1987; Tillier, 2008; Tillier et al., 2009; Щуров, Макаркин, 2017). Еще 3 вида рода *Bittacus* известны на Дальнем Востоке России: *B. sinensis* Walker 1853, *B. cirratus* Tjeder 1956 и *B. ussuriensis* Plutenko 1985 (Плутенко, 1995). Самцы *B. italicus* и *B. hageni* хорошо различаются строением вершинных сегментов брюшка и гениталий (Esben-Petersen, 1921; Мартынова, 1959; Petschenka, 2006). Самки этих видов очень сходны и их точное определение затруднительно (Przybyłowicz, 2006; Щуров, Макаркин, 2017). Для их различения используют главным образом некоторые признаки жилкования крыльев, которые могут быть подвержены довольно сильной изменчивости (Devetak, 1991; Przybyłowicz, 2006).

В настоящей работе обобщены сведения о распространении видов рода *Bittacus* в европейской части России и прилегающих регионах, проанализированы диагностические признаки *B. italicus* и *B. hageni*, предложены новые признаки жилко-

вания крыльев для определения обоих полов этих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили сборы авторов и коллекция Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ). Также авторы имели возможность ознакомиться с географическими этикетками отдельных экземпляров *Bittacus italicus* и *B. hageni* из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, ЗИН), определенных О.М. Мартыновой.

Карта распространения видов рода *Bittacus* в европейской части России и на сопредельных территориях (рис. 1) составлена на основании изученных материалов, литературных данных (Мартынова, 1959; Щуров, Макаркин, 2017) и информации, полученной от А.В. Присного.

Фотографии деталей строения *B. italicus* (рис. 2; 3, 10–13; 4, 1–5, 8) сделаны с изученных нами экземпляров. Фотографии дистальной части брюшка самца *B. italicus* сделаны с экземпляра, хранящегося в спирту. Фотографии и рисунки деталей строения *B. hageni* (рис. 3, 1–9; 4, 6, 7) заимствованы нами с изменениями из работ других авто-

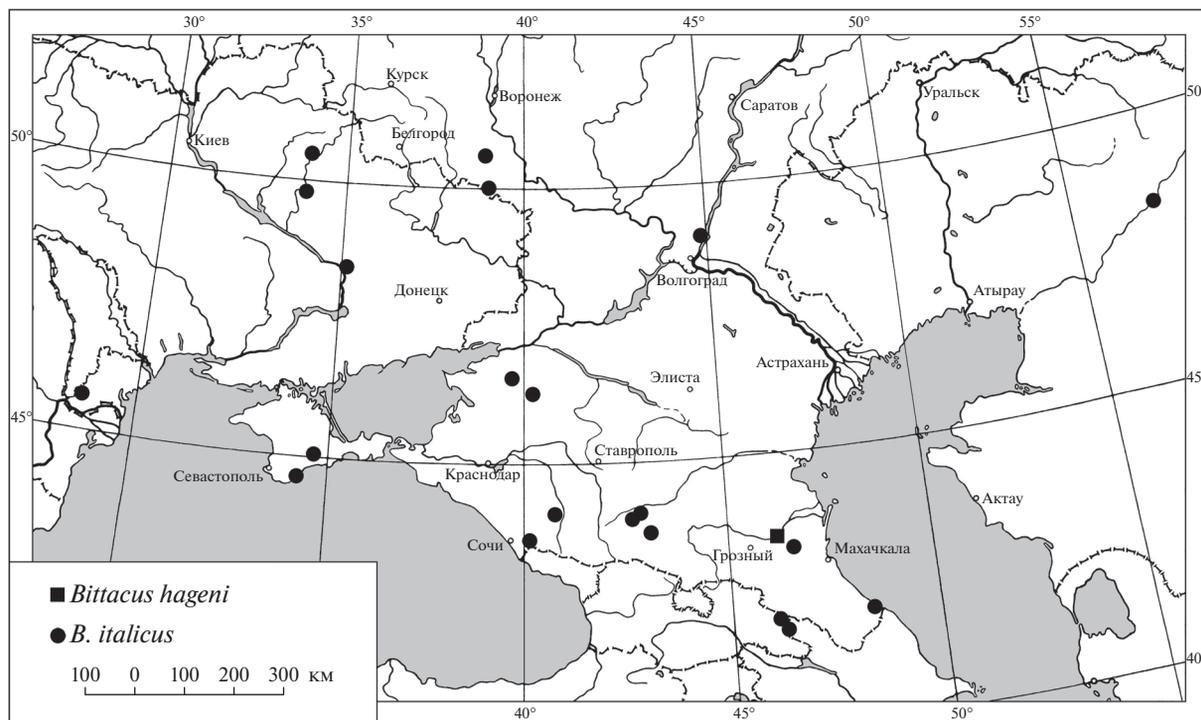


Рис. 1. Распространение видов рода *Bittacus* в европейской части России и на сопредельных территориях.

ров (Brauer, 1860; Мартынова, 1959; Devetak, 1991; Petschenka, 2006; Przybyłowicz, 2006; Tillier, 2008; Tourneur, 2019).

Для описания структур последних сегментов брюшка и гениталий самца использована терминология, предложенная Тьедером (Tjeder, 1956; 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Bittacus hageni Brauer 1860

Распространение. Широко распространен в Южной и Центральной Европе (Vidlička, Kmeťová, 2002; Tillier, 2008; Tillier et al., 2009; Dobosz, Pasuk, 2018).

Для территории России *B. hageni* достоверно указан только Мартыновой (1959) по единственному самцу. В сухой коллекции ЗИН этот экземпляр отсутствует, в коробке имеется только булавка с этикетками: “Парабоч Кизлярского окр., Терской обл., 16.VIII.1927 Кириченко”, “экземпляр в спирту” и “*Bittacus hageni* Br. Alexandrova-Martynova det.”. Точность его определения сомнений не вызывает, так как в работе О.М. Мартыновой приведены оригинальные рисунки деталей строения самца *B. hageni*. В настоящее время Парабоч — это поселок в Шелковском р-не Чеченской Республики, расположенный примерно в 50 км СВВ от города Грозный на левом берегу р. Терек.

Bittacus hageni указан также для Алексеевского и Ровеньского районов Белгородской обл. без точных мест сбора (Присный, 2005). А.В. Присный любезно предоставил нам фотографии экземпляра *Bittacus* из Алексеевского р-на. Их изучение показало, что этот экземпляр на самом деле относится к *B. italicus*.

Экология. *B. hageni* всюду редок, однако известны случаи серийных сборов этого вида (Brauer, 1860, 1871; Vidlička, 2010). Согласно литературным данным это — летний вид, в Западной и Центральной Европе подавляющее большинство экземпляров собрано в июле–августе, самые ранние и самые поздние сборы относятся к середине июня и сентября, соответственно (Tillier, 2008; Tillier et al., 2009; Vidlička, 2010). *B. hageni* предпочитает затененные густые заросли, влажный подлесок, встречается по берегам рек (Brauer, 1871; Tillier et al., 2009), наиболее массовые сборы были сделаны в дубово-вязовом лесу с помощью ловушки Малеза (Vidlička, 2010). Отметим, что в окрестностях поселка Парабоч в долине р. Терек имеются довольно крупные массивы влажных пойменных дубрав и пойменных берестовых дубрав (Бахтияев, 2011).

Bittacus italicus (Müller 1766)

Материал. **Россия:** 1 ♀, Волгоградская обл., СВ г. Волгоград, ~9 км СЗ пос. Дубовка, балка Песко-

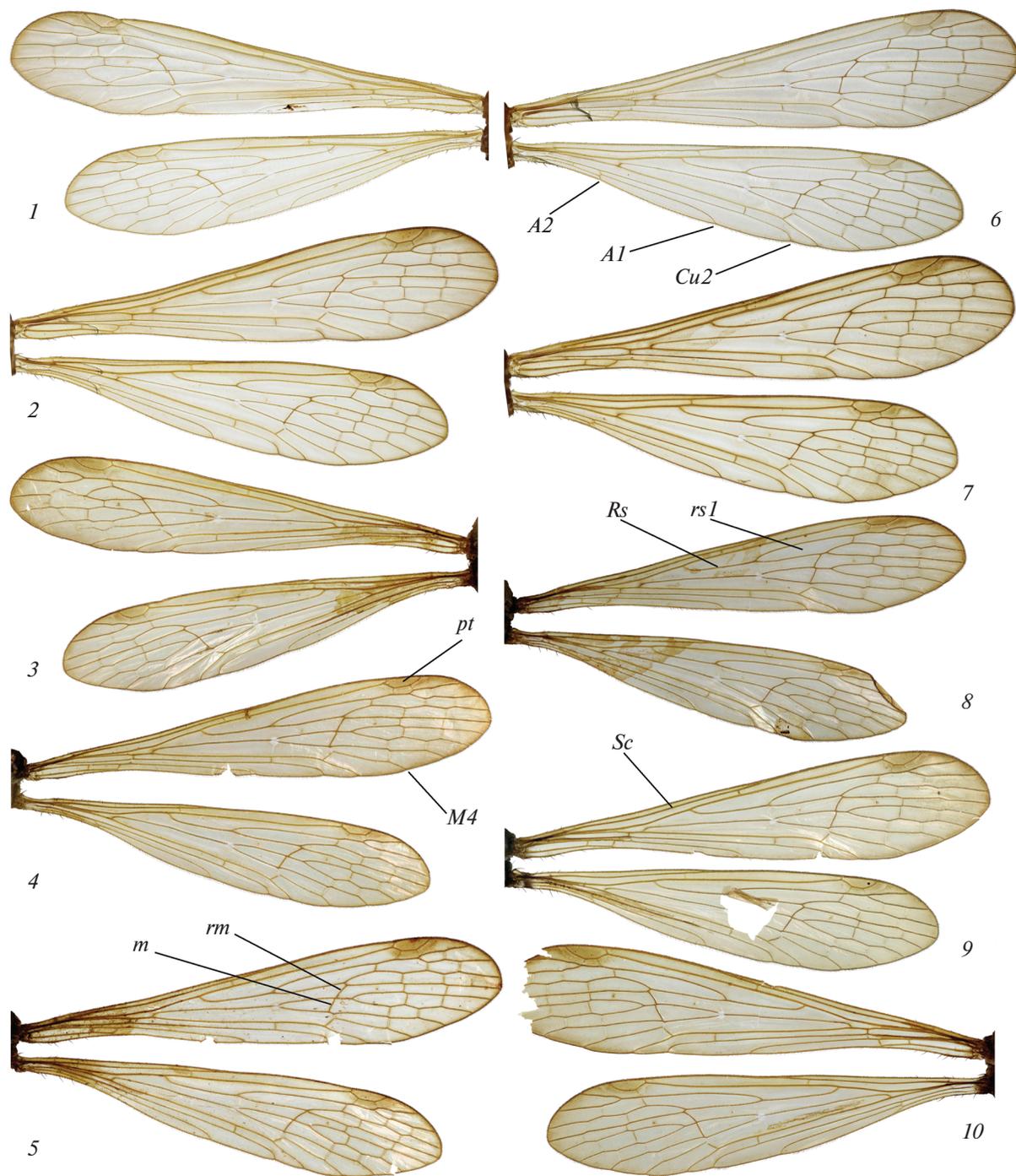


Рис. 2. Крылья самок (1–5, 9, 10) и самцов (6–8) *Bittacus italicus*: 1 – балка Песковатка; 2, 6, 7 – дельта р. Самур; 3 – Красная Поляна; 4 – Днепр; 5 – Болград; 8 – Эссендуки; 9, 10 – долина р. Мзымта. A1 – 1-я анальная жилка, A2 – 2-я анальная жилка, Cu2 – 2-я кубитальная жилка, M4 – 4-я ветвь медиальной жилки, Rs – радиальный сектор, Sc – субкостальная жилка, m – поперечная жилка 1-го медиального развилка, pt – птеростигма, rm – радиомедиальная жилка, rs1 – 1-я ячейка радиального сектора.

ватка, 49°07'43" N, 44°45'27" E, ~75 м, 14.07.2016 (В.Ю. Савицкий, А.В. Тимохов); 1 ♀, Краснодарский край, пос. Красная Поляна, 27.07.1952 (А.Н. Желоховцев); 1 ♀, окр. пос. Красная Поляна, долина реки Мзымта, 03.08.1951 (А.Н. Желоховцев);

1 ♂, Ставропольский край, г. Эссендуки, 31.07.1919 (М.А. Рябов); 2 ♂♂, 1 ♀, Дагестан, дельта реки Самур близ берега Каспийского моря, ~7 км СВ пос. Самур, 41°52'46" N, 48°32'33" E, ~25 м, 11.07.2018 (А.В. Тимохов, В.Ю. Савицкий). **Укра-**

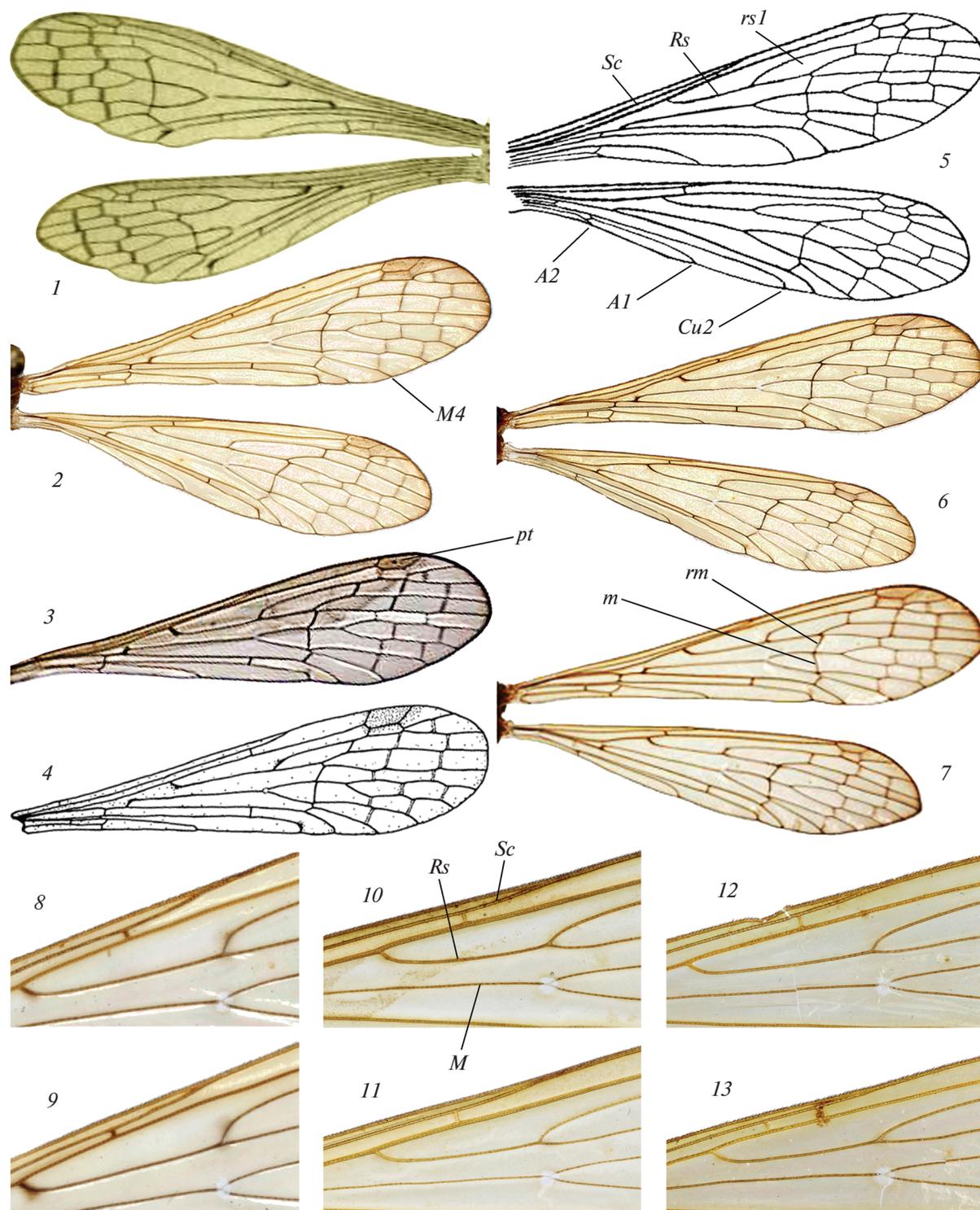


Рис. 3. Детали строения видов рода *Bittacus*: 1–9 – *B. hageni* (по работам разных авторов с изменениями); 10–13 – *B. italicus*. 1–7 – крылья самок (1–4) и самцов (5–7); 8–13 – участок переднего крыла. 1 – Австрия (по: Brauer, 1860); 2, 6, 8, 9 – Польша (по: Przybyłowicz, 2006); 3 – Франция (по: Tourneur, 2019); 4 – Словения (по: Devetak, 1991); 5 – Чеченская Республика (по: Мартынова, 1959); 7 – Франция (по: Tillier, 2008); 10, 11 – дельта реки Самур; 12 – долина р. Мзымта; 13 – Днепр. М – медиальная жилка; остальные обозначения как на рис. 2.

ина: 3 ♀♀, Одесская обл., г. Болград, 4–10.08.1953; 1 ♀, Днепропетровская обл., г. Днепр, р-н Игрень, 20.07.1992 (В.Н. Ковтунович); 1 ♀, Полтавская обл., Миргородский р-н, с. Яреськи, 29.07.1919 (И. Фабри); 1 ♂, там же, Гадячский р-н, г. Гадяч, 20–22.07.1911 (Н.М. Книпович).

Распространение. Широко распространен в Южной и Центральной Европе (Dobosz, Nadas, 1999; Tillier et al., 2009).

Мартынова (1959) по материалам коллекции ЗИН указала *B. italicus* для Крыма и Кавказа без приведения точных мест сбора. В коллекции ЗИН имеются экземпляры этого вида из следующих пунктов с территории России и стран Закавказья: Крым (Артек и Белогорск); Ставропольский край (Ессентуки и Кисловодск); Кабардино-Балкария (Гунделен); Дагестан (Хасавюрт); Грузия (Лагодехи); Азербайджан (село Кабахчол Белоканского района). Для Белгородской обл. *B. italicus* был указан как *B. hageni* (Присный, 2005). Согласно устному сообщению А.В. Присного, им были собраны 2 экземпляра *B. italicus* в следующих пунктах Белгородской обл.: 1 ♀, Алексеевский р-н, 2 км СВ с. Варваровка, 18.08.2004; 1 экз., Ровеньский р-н, западнее пос. Ровеньки, Ровеньский яр, 11–20.08.2001. В Краснодарском крае *B. italicus* найден в долинах рек Ея, Малая Лаба и Мзымта (Щуров, Макаркин, 2017; коллекция ЗММУ).

Мартынова (1959) ошибочно указала *B. italicus* для Урала. Это указание основано на 2 экземплярах из коллекции ЗИН, имеющих этикетку: “Ур. Кужа-Тугай Уральск. обл. 15.VI.908 Бородин”. В статье Мартыновой (1959) название этого урочища приведено с ошибками как “Кажи-Тугай (sic!) (Урал)”. Д.Н. Бородин совместно с Б.П. Уваровым и В.М. Шицем летом 1908 г. собирал насекомых в Темирском уезде Уральской обл. (Уваров, Бородин, 1909; Уваров, 1910; 1910а). Согласно Уварову (1910а) урочище Кужа-Тугай находится на р. Эмба, 110 верст (около 117 км) южнее города Темир, у южной оконечности Кок-Джидинских бугристых песков (пески Кокжиде). На доступных картах топоним с таким названием нам найти не удалось, однако непосредственно у южной оконечности песков Кокжиде находится село Кожасай (103 км южнее города Темир, 48°12'52" N, 57°06'52" E), для которого в электронных поисковых источниках (<https://mapsgta.com/13564062>) приводится альтернативное название Kodzha-Tugay. Соответственно данной Б.П. Уваровым привязке урочище Кужа-Тугай, вероятнее всего, находится вблизи села Кожасай Мугалжарского р-на Актюбинской обл. Казахстана.

Таким образом, на основании сборов более вековой давности мы впервые указываем *B. italicus* для фауны Казахстана. В России этот вид досто-

верно известен из Крыма, Белгородской и Волгоградской областей, Краснодарского и Ставропольского краев, Кабардино-Балкарии, Чечни и Дагестана. Находки *B. italicus* в низовьях рек Самур и Терек, окрестностях города Волгоград и в Западном Казахстане, в долине р. Эмба позволяют предположить, что он распространен по всему Северному Прикаспию.

Экология. Вид всюду довольно редок, однако встречается чаще, чем *B. hageni*. Описан случай массового появления *B. italicus* в центральной Франции в 1888 г. (Martin, 1892, цит. по: Tillier et al., 2009). Все экземпляры *B. italicus*, собранные нами в Волгоградской обл. и Дагестане, прилетели ночью на свет ультрафиолетовой лампы. Сравнение дат сборов показывает, что основной период лёта *B. italicus* в различных точках широкого ареала приходится на июль – первую половину августа (Brauer, 1871; Мартынова, 1959; Щуров, Макаркин, 2017 и др.). Самое раннее появление особей отмечено 28 июня (по григорианскому календарю) в долине р. Эмба в Западном Казахстане и 30 июня в степных районах Краснодарского края.

Брауэр (Brauer, 1871) в результате многолетних наблюдений и экспериментов установил, что этому виду для успешного эмбрионального развития необходимо полное высыхание почвы, в которую были отложены яйца. В противном случае эмбриогенез может продолжаться еще один год. При этом фенология вида определяется не только суммой эффективных температур, ключевым фактором оказывается режим увлажнения почвы в течение года. Обильное увлажнение почвы весной стимулирует ранний выход личинок из яиц и их дальнейшее развитие. Напротив, засушливая весна и последующее обильное увлажнение почвы летом обуславливают более поздний выход личинок и, соответственно, задержку появления имаго на 3–4 месяца по сравнению с обычными годами. Так, в 1856 г. Брауэр (Brauer, 1871) зарегистрировал наиболее позднее появление имаго *B. italicus* (самца – 25 августа и самки – 10 октября). Эта экологическая особенность, по-видимому, и определяет характер биотопической приуроченности *B. italicus*, а также встречаемость и распределение его локальных популяций.

Bittacus italicus имеет широкий ареал и распространен как в гумидных, так и в аридных районах. Он приурочен к лесным биотопам в меньшей степени, чем *B. hageni*, и также встречается на опушках и в открытых биотопах (Brauer, 1871; Tillier et al., 2009; Nidergas, 2014). В аридных районах этот вид встречается по берегам рек и других водоемов, а также в оврагах и балках при наличии в них временных водотоков, что обеспечивает необходимое увлажнение почвы в весенний период. Экземпляры из Волгоградской (рис. 5), Белгород-

ской областей и Краснодарского края, для которых имеются соответствующие сведения, были собраны в балках или оврагах (Щуров, Макаркин, 2017; Присный, устное сообщение; наши данные). В Дагестане все особи *B. italicus* пойманы нами в дельте р. Самур, близ берега Каспийского моря, на участке с разнотравной растительностью и слегка засоленной почвой (рис. 6).

Особый интерес представляет самая восточная известная точка ареала *B. italicus* – урочище Кужа-Тугай в долине р. Эмба. Уваров и Бородин (1909) отмечают полное отсутствие здесь и в близлежащих биотопах древесной и кустарниковой растительности. В урочище Кужа-Тугай имеются сырые и болотистые луга, заметно отличающиеся как от окружающих степных и полупустынных биотопов, так и от сухих и солонцеватых лугов долины Эмбы (Уваров, Бородин, 1909; Уваров, 1910а). Благодаря этому здесь, по-видимому, создается градиент экологических условий, пригодных для развития преимагинальных стадий *B. italicus*.

Диагностика *Bittacus hageni* и *B. italicus*

Самцы *B. hageni* и *B. italicus* хорошо различаются строением последних сегментов брюшка и эдеагуса, что известно, начиная с работы Брауэра (Brauer, 1860; Esben-Petersen, 1921; Мартынова, 1959; Petschenka, 2006). У *B. italicus* пенисфилум эдеагуса простой, дуговидно изогнут, доли эпиандриума (видоизмененного 9-го тергита) относительно узкие, на вершине немного расширены и слегка загнуты внутрь, на внутренней стороне примерно у середины с узким отростком, направленным вниз и внутрь, вершина которого с рядом из нескольких плотно расположенных крупных шипиков (рис. 4, 4, 5). У *B. hageni* пенисфилум эдеагуса спирально закручен, доли эпиандриума широкие, к вершине заметно сужены и сильно загнуты внутрь, на внутренней стороне примерно у середины с широким полусферическим выступом, который покрыт многочисленными шипиками (согласно рисункам в работах: Esben-Petersen, 1921; Мартынова, 1959; Petschenka, 2006; Przybyłowicz, 2006).

Брауэр (Brauer, 1855, 1871) первым описал своеобразные пузыревидные образования сочленовных мембран 6–7-го и 7–8-го тергитов самцов *Bittacus*, а также отметил их диагностическое значение. У *B. italicus* они имеют вид непарных поперечных мешковидных образований (рис. 4, 1, 2; Petschenka, 2006: fig. 2, c, d), а у *B. hageni* – парных пальцевидных структур (рис. 4, 6, 7; Petschenka, 2006: fig. 2, a, b). У *B. hageni*, как и у *B. italicus*, эти образования имеются и на сочленовой мембране 7–8-го тергитов, хотя и не показаны на рисунках (Petschenka, 2006).

К настоящему времени подобные образования сочленовных мембран 6–7-го и 7–8-го тергитов описаны для самцов многих видов из разных родов семейства Bittacidae и установлено их функциональное значение (Tjeder, 1956; Bornemissza, 1966; Tan, Hua, 2009; Gao, Hua, 2013 и др.). В гиподерме этих образований находятся феромонные железы (Crossley, Waterhouse, 1969), и самец выворачивает их, привлекая самку (Bornemissza, 1966; Gwynne, 1984; Gao, Hua, 2013).

Ниже рассмотрены признаки, предложенные разными авторами для различения обоих полов *B. hageni* и *B. italicus*.

Брауэр (Brauer, 1860) указал значительное число признаков, отличающих самцов и самок *B. hageni* от *B. italicus*. Наиболее важные из них, по нашему мнению: у *B. hageni* более тонкие и короткие ноги, бедра на нижней стороне с 2 рядами щетинок, голени с 3 рядами щетинок; дистальная часть брюшка расширена, 2–7-й тергиты перед задним краем с черными поперечными линиями; крылья относительно шире и короче, на вершине притупленные, поперечная жилка первого медиального развилка (*m*) перпендикулярна продольной оси крыла и лежит под тупым углом к расположенной непосредственно перед ней прямой радиомедиальной жилке (*rm*). У *B. italicus* согласно Ф. Брауэру бедра и голени с большим числом щетинок, образующих по 4 ряда; брюшко почти цилиндрическое, лишь в виде исключения с черными поперечными линиями перед задним краем тергитов; крылья более узкие и длинные, поперечная жилка *m* наклонена к продольной оси крыла и лежит почти в одном направлении со слегка S-образно изогнутой *rm*. Также Брауэр (Brauer, 1860) отметил различия в строении яиц этих видов: у *B. hageni* они серо-желтые, почти сферические, с двумя маленькими углублениями на противоположных концах, а у *B. italicus* – бочкообразные, темно-коричневые.

Согласно Эсбен-Петерсену (Esben-Petersen, 1921) оба пола *B. hageni* отличаются от *B. italicus* более широкими крыльями с более округленной вершиной, более крупным белым пятном в развилке медиальной жилки (*M*), более короткой 1-й анальной жилкой (*A1*), отсутствием крупных щетинок на тазиках и наличием крупных щетинок на крае крыла лишь у самого его основания. У *B. italicus* тазики с несколькими крупными черными щетинками, а край крыла несет крупные черные щетинки на значительном расстоянии от основания крыла.

Дорохова и Мартынова (1987) для различения обоих полов *B. italicus* и *B. hageni* приводят лишь признаки жилкования крыльев. По мнению этих авторов, у *B. italicus* субкостальная жилка (*Sc*) впадает в костальную (*C*) перед первым ветвлением радиального сектора (*Rs*), а *A1* оканчивается



Рис. 4. Детали строения видов рода *Bittacus*: 1–5, 8 – *B. italicus* (Самур); 6, 7 – *B. hageni* (Франция, по: Petschenka, 2006, с изменениями). 1, 2 – дистальная часть брюшка с вывернутыми пузыревидными образованиями сбоку и сверху; 3 – дистальная часть брюшка сбоку; 4, 5 – вершина брюшка сбоку и сверху; 6, 7 – часть брюшка с вывернутыми пузыревидными образованиями сбоку и сверху; 8 – основание крыла. VI–VIII – 6–8-й тергиты брюшка; нф – пеннисфилум; ц – церк; эн – эпиандриум.

1



2



Рис. 5. Местообитание *Bittacus italicus* в Волгоградской области: 1 – вид сверху на балку Песковатка, 2 – место сбора *B. italicus* в балке Песковатка.

посередине длины крыла; у *B. hageni* *Sc* впадает в *C* на уровне первого ветвления *Rs*, а *A1* оканчивается проксимальнее середины длины крыла.

У изученных нами экземпляров *B. italicus* торчащие черные щетинки на бедрах и голених образуют по 4 ряда, передние тазики с 2–5, средние с 1, задние с 1–3 черными щетинками. Мы не имели возможности изучить эти признаки у *B. hageni*, но в сравнительном плане изучили их у 2 самцов и 1 самки *B. ussuriensis* из Южного Приморья. У *B. ussuriensis* тазики без щетинок, все

бедра с 2 рядами щетинок на нижней стороне, передние голени с 3 рядами щетинок, задние лишь с 1–4 щетинками, не образующими явственных рядов, а средние с 3 рядами обычных длинных щетинок и в проксимальной части с рядом коротких сильно утолщенных щетинок. Таким образом, особенности хетотаксии ног у видов рода *Bittacus* могут значительно различаться. Поэтому принятые во внимание последующими авторами данные Брауэра (Brauer, 1860) и Эсбен-Петерсена (Esben-Petersen, 1921) о диагностическом значе-



Рис. 6. Местообитание *Bittacus italicus* в Дагестане в дельте реки Самур.

нии хетотаксии ног *B. hageni* и *B. italicus* заслуживают дополнительного изучения как у этих видов, так и у других видов семейства Bittacidae.

У всех изученных нами экземпляров *B. italicus* и на рисунке этого вида в работе Брауэра (Brauer, 1860) передний и задний край крыла на некотором протяжении от его основания несет ряд крупных черных щетинок, которые обычно длиннее на заднем крае крыла (рис. 4, 8). На фотографиях крыльев *B. hageni* и на рисунке в работе Ф. Брауэра такие щетинки незаметны или имеется 1 щетинка в основании переднего края заднего крыла. Поскольку кроме Эсбен-Петерсена (Esben-Petersen, 1921) никто больше не упоминал этот признак, для точного определения его диагностического значения необходимо изучение коллекционных экземпляров *B. hageni*.

Некоторые изученные нами экземпляры *B. italicus* имеют отчетливые узкие черные поперечные полосы вдоль переднего края одного или нескольких тергитов. Особенно хорошо они заметны у экземпляров, хранящихся в спирту: у самки из Волгоградской обл. они имеются на 3–5-м, а у самца из Дагестана на 3–6-м тергитах (рис. 4, 1–3: видна черная полоса на 6-м тергите). В обычном состоянии брюшка передний край каждого тергита втянут под задний край предыдущего. По-

этому, если черная полоса просвечивает через задний край предыдущего тергита, создается ложное впечатление, особенно при изучении сухих экземпляров, что она лежит не у переднего края 3–6-го тергитов, а у заднего края 2–5-го тергитов. Таким образом, остается неясным, где именно на тергитах расположены черные поперечные линии, описанные Брауэром (Brauer, 1860), и, соответственно, диагностическое значение этого признака.

Видимо, с этими черными линиями ассоциированы структуры последних тергитов брюшка *B. hageni*, называемые некоторыми авторами antecostae (Przybyłowicz, 2006; Tillier, 2008; Tourneur, 2019). По мнению этих авторов, наличие antecostae на последних тергитах брюшка позволяет легко различать самок *B. hageni* и *B. italicus*. Однако antecostae хорошо различимы только у живых особей, недавно умерщвленных или хранящихся в фиксирующей жидкости, а у сухих экземпляров их наличие или отсутствие оценить сложно (Tillier, 2008; Tourneur, 2019). Это, по нашему мнению, значительно ограничивает диагностическое значение этого признака.

Необходимо отметить, что у изученных нами экземпляров *B. italicus* черные полосы у переднего края тергитов брюшка по положению соответ-

ствуют antecostae в прямом понимании этого термина. Как известно, antecostae образовались на месте первичных межсегментных складок и в виде более или менее явственной бороздки отделяют акротергит от основной части тергита (Snodgrass, 1935). Однако в литературе по таксономии семейства Bittacidae сложилось не вполне правильное использование этого термина. Многие авторы понимают под antecostae только довольно сильно склеротизованные структуры на переднем крае тергита брюшка (Londt, 1972; Tjeder, 1974; Tan, Hua, 2009 и другие). Судя по приведенным в этих работах рисункам, такие структуры часто развиты и на акротергите или в основном на акротергите. Вместе с тем каждый тергит брюшка имеет и antecostae, и акротергит независимо от степени склеротизации его переднего края. Поэтому морфологически верно писать не о наличии или отсутствии antecostae на тех или иных тергитах, а о степени и характере склеротизации их переднего края.

Крылья *B. italicus* относительно длиннее и уже, чем у *B. hageni*. У *B. italicus* длина переднего крыла составляет 18–21 мм, длина заднего крыла – 16–19 мм (Esben-Petersen, 1921; наши данные), у *B. hageni* – 17–19 мм и 15–16.5 мм соответственно (Esben-Petersen, 1921). Согласно нашим измерениям у *B. italicus* длина переднего крыла в 4.6–5.3 раза, а у *B. hageni* в 3.9–4.4 раза больше ширины, измеренной на уровне проксимального края птеростигмы и места окончания 4-й ветви медиальной жилки (*M4*).

Белое пятно на крыльях в развилке *M* может быть одинаково хорошо развито как у *B. italicus*, так и у *B. hageni* (рис. 3, 8–13), поэтому этот признак не пригоден для различения этих видов.

У всех изученных нами экземпляров *B. italicus*, как и указывает Брауэр (Brauer, 1860), поперечная жилка *m* наклонена к продольной оси крыла (рис. 2). Обычно у *B. italicus* она лежит почти в одном направлении с жилкой *rm*, но у некоторых особей (рис. 2, 2, 4, б) она лежит под тупым углом к *rm*, как и у *B. hageni* (рис. 3, 1–7). Жилка *rm* у *B. italicus* обычно слабо S-образно изогнута, но иногда почти прямая (рис. 2, 4), как и у большинства *B. hageni*. В свою очередь, и у *B. hageni* жилка *rm* иногда слабо S-образно изогнута (рис. 3, 3). Таким образом, из признаков жилкования крыла, предложенных Ф. Брауэром, для надежного различения *B. italicus* и *B. hageni* можно использовать только положение жилки *m* относительно продольной оси крыла.

Положение вершины *Sc* относительно 1-го развилка *Rs* как у *B. italicus*, так и у *B. hageni* довольно изменчиво. У обоих видов вершина *Sc* переднего крыла часто лежит на уровне 1-го развилка *Rs* или немного дистальнее его (рис. 3, 8–13), а *Sc* заднего крыла обычно впадает в *C* заметно прокси-

мальнее 1-го развилка *Rs*. Таким образом, этот признак непригоден для различения *B. italicus* и *B. hageni*, что ранее уже отмечалось (Przybyłowicz, 2006).

Жилка *A1* у *B. hageni* относительно короче, чем у *B. italicus*, как и указывает Эсбен-Петерсен (Esben-Petersen, 1921). Дорохова и Мартынова (1987) иначе интерпретируют этот же признак: *A1* у *B. italicus* оканчивается посередине длины крыла, а у *B. hageni* проксимальнее середины длины крыла. Однако в действительности вершина *A1* у *B. italicus* почти всегда лежит заметно проксимальнее середины длины крыла (рис. 2), что затрудняет правильное понимание этого признака в формулировке, предложенной Дороховой и Мартыновой (1987). По нашему мнению, оценивать относительную длину *A1* удобнее всего, соотнося место ее впадения в задний край крыла с положением вершин 2-й кубитальной (*Cu2*) и 2-й анальной (*A2*) жилок. В этом случае описание этого признака будет следующим: вершина *A1* у *B. italicus* на обоих крыльях лежит гораздо ближе к вершине *Cu2*, чем к вершине *A2*, а у *B. hageni* на переднем крыле – посередине расстояния между вершинами *Cu2* и *A2* или немного ближе к *A2*, а на заднем крыле – немного ближе к *Cu2*.

Дополнительно мы предлагаем следующий признак жилкования крыла для различения рассматриваемых видов: общий ствол *Rs* у *B. italicus* в 1.35–1.85 раза короче ячейки *rs1*, а у *B. hageni* он относительно длиннее, и отношение длины ячейки *rs1* к *Rs* составляет 0.8–1.3.

Таким образом, для надежного различения обоих полов *B. italicus* и *B. hageni* можно использовать особенности жилкования крыла и его форму, а также, вполне вероятно, особенности хетотаксии ног и основания крыла. Ниже мы приводим таблицу для определения *B. hageni* и *B. italicus* только по признакам строения крыльев.

Таблица для различения *Bittacus hageni* и *B. italicus* по признакам строения крыльев

1(2) Крылья более узкие, длина переднего крыла в 4.6–5.3 раза больше ширины (измеренной на уровне проксимального края птеростигмы и места окончания *M4*). Общий ствол *Rs* значительно, в 1.35–1.85 раза, короче ячейки *rs1*. Вершина *A1* на обоих крыльях лежит гораздо ближе к вершине *Cu2*, чем к вершине *A2*. Поперечная жилка *m* лежит под углом к продольной оси крыла (рис. 2) *B. italicus* (Müller 1766)

2(1) Крылья более широкие, длина переднего крыла в 3.9–4.4 раза больше ширины. Общий ствол *Rs* немного короче, такой же длины или немного длиннее ячейки *rs1* (отношение длины *rs1* к *Rs* составляет 0.8–1.3). На переднем крыле вершина *A1* лежит посередине расстояния между

вершинами *Cu2* и *A2* или немного ближе к *A2*, а на заднем крыле — немного ближе к *Cu2*. Поперечная жилка *m* лежит почти перпендикулярно продольной оси крыла (рис. 3, 1–7) *B. hageni* Brauer, 1860

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны А.Л. Озерову и А.А. Гусакову за возможность работы с коллекцией ЗММУ, Е.В. Ильиной (Махачкала) за помощь в организации исследований и А.В. Присному (Белгород) за ценную информацию о находках *Bittacus* в Белгородской области и фотографии одного из экземпляров, А.С. Просвинову (Москва) за фотографии местообитания *B. italicus* в Волгоградской области. Также авторы благодарны В.А. Кривохатскому за предоставленную возможность ознакомиться с этикетками некоторых экземпляров *Bittacus* из коллекции ЗИН.

Работа авторов выполнена в рамках научного проекта государственных заданий МГУ № 121032300105-0 и 121032300064-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорохова Г.И., Мартынова О.М., 1987. 26. Отряд Месоптерга – Скорпионовые мухи // В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. IV. Большекрылые, верблюдки, сетчатокрылые, скорпионовые мухи и ручейники. Шестая часть. Л.: Наука. С. 97–106.

Бахтиев А.М., 2011. Особо охраняемые природные территории Чеченской Республики и развитие их оптимальной системы // Рефлексия. № 1. С. 3–13.

Мартынова О.М., 1959. Скорпионницы (Mecoptera) фауны СССР. III. Семейство Bittacidae // Энтомологическое обозрение. Т. 38. Вып. 1. С. 196–199.

Плутенко А.В., 1995. 26. Отряд Mecoptera – Скорпионницы, или скорпионовые мухи // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. СПб.: Наука. С. 68–81.

Присный А.В., 2005. [Биттакус Хагени] *Bittacus hageni* Вг. // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, лишайники, грибы и животные. Официальное издание. Белгород: “Белгородская областная типография”. С. 358.

Уваров Б.П., 1910. Материалы по фауне Orthoptera Уральской области // Труды Русского Энтомологического Общества. Т. 39. С. 359–390.

Уваров Б.П., 1910а. К фауне чешуекрылых Зауральской киргизской степи // Русское энтомологическое обозрение. Т. 10. № 3. С. 161–169.

Уваров Б.П., Бородин Д.Н., 1909. Очерк флоры средней Эмбы // Русский ботанический журнал. № 6. С. 94–107.

Щуров В.И., Макаркин В.Н., 2017. Новые данные о сетчатокрылообразных (Neuroptera: Raphidioptera) и скорпионницах (Mecoptera) Северо-Западного Кавказа // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 13. № 1. С. 77–90.

Bornemissza G.F., 1966. Observations on the hunting and mating behaviour of two species of scorpion flies (Bittacidae: Mecoptera) // Australian Journal of Zoology. V. 14. P. 371–382.

Brauer F., 1855. Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren // Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Bd. 5. S. 701–726.

Brauer F., 1860. *Bittacus hageni*, eine neue europäische Art, beschrieben und mit den verwandten Arten verglichen // Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Bd. 10. S. 691–696.

Brauer F., 1871. Beiträge zur Kenntniss der Lebensweise und Verwandlung der Neuropteren (*Micromus variegatus* Fabr., *Panorpa communis* L., *Bittacus italicus* Klg., *Bittacus hageni* Brau.) // Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Bd. 21. S. 107–116.

Crossley A.C., Waterhouse D.F., 1969. The ultrastructure of a pheromone-secreting gland in the male scorpion-fly *Harpobittacus australis* (Bittacidae: Mecoptera) // Tissue and Cell. V. 1. № 2. P. 273–294.

Devetak D., 1991. The genus *Bittacus* Latr. (Bittacidae, Mecoptera) in Yugoslavia and Albania // Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen. Jg. 43. № 1/2. S. 51–54.

Dobosz R., Hadas T.B., 1999. *Bittacus italicus* (O.F. Müller, 1766) (Mecoptera: Bittacidae) w Polsce i na Ukrainie // Wiadomosci Entomologiczne. V. 17. № 3–4. S. 145–150.

Dobosz R., Pacuk B., 2018. *Bittacus hageni* Brauer, 1860 – a new locality in northern Poland, and a summary of current knowledge of the distribution and biology of this species // Annals of the Upper Silesian Museum in Bytom, Entomology. V. 26. P. 1–4.

Esbén-Petersen P., 1921. Mecoptera. Monographic Revision // Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps. Catalogue Systématique et Descriptif. Fasc. 5. Part. 2. P. 1–172.

Gao Q., Hua B.Z., 2013. Co-evolution of the mating position and male genitalia in insects: a case study of a hangingfly // PLoS ONE. V. 8. № 12. e80651. P. 1–8.

Gwynne D.T., 1984. Nuptial feeding behaviour and female choice of mates in *Harpobittacus similis* (Mecoptera: Bittacidae) // Journal of the Australian Entomological Society. V. 23. P. 271–276.

Londt J.G.H., 1972. Mecoptera of Southern Africa // Journal of the Entomological Society of Southern Africa. V. 35. № 2. P. 313–343.

Nidergang V., 2014. Contribution à l'étude des Mécoptères de France. *Bittacus italicus* (Müller, 1766), une nouvelle espèce pour le département de la Savoie (France, Rhône-Alpes) (Mecoptera Bittacidae) // L'Entomologiste. T. 70. № 3. P. 217–218.

Penny N.D., Byers G.W., 1979. A check-list of the Mecoptera of the World // Acta Amazonica. V. 9. № 2. P. 365–388.

Petschenka G., 2006. On the morphology of *Bittacus hageni* Brauer, 1860 and *Bittacus italicus* (Müller, 1766) (Mecoptera: Bittacidae) // Entomologische Zeitschrift. Bd. 116. № 3. S. 124–126.

- Przybyłowicz L., 2006. *Bittacus hageni* Brauer, 1860 (Mecoptera: Bittacidae) – new to the fauna of Poland, with some remarks on Polish specimen of *Bittacus italicus* (O. F. Müller, 1766) // Polskie Pismo Entomologiczne. V. 75. № 3. P. 333–337.
- Snodgrass R.E., 1935. Principles of Insect Morphology. London: Comstock Publishing Associates. 667 p.
- Tan J.L., Hua B.Z., 2009. *Bicaubittacus*, a new genus of the Oriental Bittacidae (Mecoptera) with descriptions of two new species // Zootaxa. № 2221. P. 27–40.
- Tillier P., 2008. Contribution à l'étude des Mécoptères de France. Troisième partie: présence de *Bittacus hageni* Brauer dans le Val-d'Oise (Île-de-France, France). Synthèse des données françaises et européennes (Mecoptera Bittacidae) // L'Entomologiste. T. 64. № 3. P. 131–138.
- Tillier P., Danflous S., Giacomino M., Jacquemin G., Maurel J.-P., Mazel R., 2009. Cartographie des Mécoptères de France (Mecoptera: Panorpidae, Bittacidae, Boreidae) // Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie. T. 18. № 1. P. 1–27.
- Tjeder B., 1956. Zwei neue ost-asiatische *Bittacus*-arten (Mecoptera: Bittacidae) // Beiträge zur Entomologie. Bd. 6. № 1/2. S. 45–53.
- Tjeder B., 1970. 18. Mecoptera // In: Tuxen S. L. (ed.). Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen: Munksgaard. P. 99–104.
- Tjeder B., 1974. Bittacidae from Burma, collected by R. Malaise (Mecoptera) // Entomologisk Tidskrift. V. 94 (1973). № 3–4. P. 188–193.
- Tourneur J., 2019. Redécouverte pour l'ouest de la France d'un insecte rare en Europe: *Bittacus hageni* Brauer, 1860 (Mecoptera: Bittacidae) // Invertébrés Armorica. V. 20. P. 8–10.
- Vidlička L., 2010. Srpice (Mecoptera) PR Šúr // Majzlan O. & Vidlička, L. (eds). Príroda rezervácie Šúr. Bratislava: Ústav zoológie SAV. P. 277–284.
- Vidlička L., Kmeťová I., 2002. First record of *Bittacus hageni* (Insecta: Mecoptera, Bittacidae) in Slovakia // Biologia (Bratislava). V. 57. № 2. P. 170.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF SPECIES OF THE GENUS *BITTACUS* (MECOPTERA, BITTACIDAE) IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA AND IN KAZAKHSTAN, WITH NOTES ON THEIR DIAGNOSES

V. Yu. Savitsky^{1, *}, A. V. Timokhov^{2, **}

¹Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

²Department of Entomology, Biology Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: alophus@gmail.com

**e-mail: atimokhov@mail.ru

All known information on the geographic and habitat distribution, as well as the phenology of species of the genus *Bittacus* Latreille 1805 in the European part of Russia and the adjacent regions of Kazakhstan are summarized and rectified. *Bittacus italicus* (Müller 1766) is recorded from the Volgograd Region, Russia and Kazakhstan for the first time. Potential diagnostic features of *B. italicus* and *B. hageni* Brauer 1860 are analyzed. New characters of wing venation are proposed to identify both sexes of these species.

Keywords: scorpion flies, hanging flies. taxonomy, wing venation

УДК 591.9:598.2(477.75)

СОВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА АВИФАУНЫ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПТИЦ КРЫМА

© 2021 г. С. Ю. Костин*

*Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
Ялта, 298648 Россия*

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

Поступила в редакцию 19.03.2020 г.

После доработки 02.06.2020 г.

Принята к публикации 03.06.2020 г.

Представлен список птиц Крыма, отражающий современное состояние рецетной авифауны полуострова с повидовой характеристикой статуса и экологической специфики. Впервые проведен анализ фенологической и экологической структуры фауны птиц Крыма в целом и отдельно его горной и равнинной частей, которые представляют различные зоохорологические выделы. Показано особое положение предгорий как переходной приморской и лесостепной полосы. На основании результатов собственных данных, литературных источников и коллекционных материалов для территории полуострова за весь период исследований (1795–2019 гг.) приводилось 385 видов птиц, из которых 9 были найдены только в ископаемом состоянии. Установлено, что 320 видов современной авифауны относятся к 53 семействам и 19 отрядам. Четыре отряда (Passeriformes, Charadriiformes, Anseriformes, Falconiformes) объединяют 254 вида (или 78.6% крымской авифауны), таким образом в остальных отрядах насчитывается от 1 до 13 видов. В **экологической структуре** доминируют лимнофилы (42.3%) и дендрофилы (34.5%), на кампофилов приходится 11.3%. По **характеру пребывания** наибольшее число относится к группе мигрантов (252 вида, или 79% авифауны) – это виды, местные популяции которых оседлы (20 видов), гнездящиеся-перелетные (82 вида) и прилетающие на зимовку (69 видов). Для 197 видов (61.8%) достоверно установлен факт гнездования, 8 видов с большой долей вероятности могут быть отнесены к гнездящимся. Перелетных видов 99, из которых 17 зимуют, причем 5 – спорадично. На зимовке отмечено 167 видов (52.4%), из них к оседлым отнесено 58, регулярно зимуют 63, редко или спорадически зимуют – 42, встречается только зимой – 31 вид. Группа “летующих”¹ объединяет 45 видов, большую часть которых составляют северные мигранты (ржанкообразные – 21 вид и гусеобразные – 5 видов), а также западно-палеарктические (4 вида). К категории “залетных” отнесено 26 видов и 17 предположительно залетных; “кочующих” – 6. **Особенности распределения птиц по территории** выявлены при сравнении авифаун различных зоохорионов полуострова. Видовое разнообразие птиц снижается от Равнинного (97.5% всей фауны) к Горному (90.3%) Крыму и от предгорий (89.9%) к горно-лесному поясу (53.6%). В степной зоне больше, чем в горах, мигрантов (242 против 218), гнездящихся (159 против 128) и гнездящихся-перелетных (83 против 62) видов. При этом большая часть оседлых видов отмечена в горной части – 31 против 18 на равнине. Кочевки птиц, обусловленные суточными и сезонными ритмами, выявлены не менее чем у 54 видов, но из них только по степи кочуют 23 вида, а в горах 21 вид.

Ключевые слова: авифауна, распределение птиц, Крымский полуостров, Россия

DOI: 10.31857/S0044513421060088

Фауна Крыма традиционно привлекает внимание исследователей, которые отмечали ее самобытность и относительное разнообразие. Говоря об особенностях Крыма как зоогеографического региона, Пузанов (1949) выделил три основные – резкая разнородность животного населения крымской степи и горного Крыма; “дефектность”, свойственная островным фаунам, и богатство эндемичных таксонов. Общеизвестно, что островные фауны представляют большой научный интерес как очень удобные объекты исследований по систематике, зоогеографии, истории фауны и другим фундаментальным разделам био-

логии. Базой для исследования выше перечисленных разделов служат знания фаунистического состава, структуры и распределения животного населения региона (С. Костин, 2011). Результаты постоянной инвентаризации фауны на национальном, региональном и местном уровнях служат основой для постановки и проведения научных исследований, а периодическая подготовка каталогов фауны – неотъемлемая часть процесса мониторинга животного мира (Коблик и др., 2006).¹

¹ “Летующие” – виды, задерживающиеся на лето на путях пролета за пределами гнездового ареала (Белик, 2000).

Итоги инвентаризации авифауны Крыма, начатые Габлицем (1785) и Палласом (Pallas, 1796) и представленные в сводках Никольского (1891), Пузанова (Puzanow, 1933), Ю. Костина (1983), отражают определенные этапы изучения птиц полуострова. Ревизия разновременных сводных списков региональной авифауны (С. Костин, 2006) показала, что к концу XIX столетия пронумерованный список птиц Крыма содержал 270 видов. К 1980 г. список увеличился на 25, а к 2005 г. — еще на 20 видов. При этом под действием коренных антропогенных преобразований ландшафтов в последние 20–30 лет динамично менялся статус (численность и характер пребывания), распределение отдельных видов и целых экологических групп птиц. Поэтому актуальным вопросом региональных фаунистических исследований представляется составление списка птиц Крыма, отражающего современное состояние рецетной авифауны полуострова с повидовой характеристикой статуса и экологической специфики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При написании работы были использованы личные наблюдения, сделанные в 1977–2019 гг., и материалы фондовых хранилищ: Зоомузеев Харьковского (Девятко, Джамирзоев, 2008) — 923 регистрации и Киевского университетов — 340 регистраций; ННПМ НАН Украины (Пекло, 1997, 1997а, 2002, 2008) — 5480 регистраций. Библиографический список работ, содержащих сведения о птицах Крыма, насчитывает сотни источников, из которых 436 обработано в оригинале. Их дополняют архивные материалы — “Летописи природы” региональных заповедников и сведения, полученные в рамках выполнения природоохранных проектов. Семейный архив, содержащий дневники экспедиций Ф.А. Киселёва, Ю.В. Аверина, М.А. Воинственского, а также картотеки экспозиции музея Крымского заповедника (84 вида птиц) и крымских сборов из фондов Зоомузея МГУ и Зоологического института РАН (1034 записи), составленные Ю. Костиным.

Данные, представленные в сводной таблице (табл. 1), отражают современное состояние (статус пребывания) видов, где классификация и номенклатура птиц, а также обозначения характера пребывания, соответствуют таковым в работе Коблика и Архипова (2014); обозначения экологических групп — в работе Белика (2000).

За всю историю изучения птиц Крыма в специальной литературе упоминается, по разным оценкам, от 360 до 374 видов птиц. Ревизия литературных и коллекционных свидетельств регистрации птиц Крыма выявила 385 видов, из которых 9 (*Lyrurus tetrax* (Linnaeus 1758), *Lagopus muta* (Montin 1781), *L. lagopus* (Linnaeus 1758), *Morus bassanus* (Linnaeus 1758), *Columba rupestris* Pallas

1811, *Pyrhocorax pyrrhocorax* (Linnaeus 1758), *P. graculus* (Linnaeus 1766), *Petronia petronia* (Linnaeus 1758), *Montifringilla nivalis* (Linnaeus 1758)) были найдены на полуострове только в ископаемом состоянии (Воинственский, 1963, 1965; Бурчак-Абрамович, 1977; Барышников, Потапова, 1988).

В список рецетной авифауны Крыма не включены виды, указанные явно ошибочно или по недоразумению — бурая оляпка (*Cinclus pallasii* Temminck 1820), певчий сверчок (*Locustella certhiola* (Pallas 1811)), вертлявая камышевка (*Acrocephalus paludicola* (Vieillot 1817)), скальная овсянка (*Emberiza buehneri* Blyth 1845), а также глухая кукушка (*Cuculus optatus* Gould 1845)². Не фигурирует в нем и неудачно интродуцированная бородачатая куропатка (*Perdix dauurica* (Pallas 1811))³.

К группе “сомнительных” ($n = 23$) мы относим орлана-долгохвоста (*Haliaeetus leucoryphus* (Pallas 1771)), длиннохвостого поморника (*Stercorarius longicaudus* Vieillot 1819), бургомистра (*Larus hyperboreus* Gunnerus 1767), морскую чайку (*L. marinus* Linnaeus 1758), полярную крачку (*Sterna paradisaea* Pontoppidan 1763), тонкокловую кайру (*Uria aalge* (Pontoppidan 1763)), белую сову (*Nyctea scandiaca* (Linnaeus 1758)), длиннохвостую неясыть (*Strix uralensis* Pallas 1771), воробьиного сычика (*Glaucidium passerinum* (Linnaeus 1758)), малого (*Dendrocopos minor* Linnaeus, 1758), среднего (*D. medius* (Linnaeus 1758)) пестрых, белоспинного (*D. leucotos* (Bechstein 1802)), зеленого (*Picus viridis* (Linnaeus 1758)), седого (*P. canus* J.F. Gmelin, 1788) дятлов, желну (*Dryocopus martius* Linnaeus 1758)), степного конька (*Anthus richardi* Vieillot 1818), соловьиную широкохвостку (*Cettia cetti* (Temminck 1820)), средиземноморскую пересмешку (*Hippolais olivetorum* (Strickland 1837)), хохлатую синицу (*Parus cristatus* Linnaeus, 1758), князька (*P. cyanus* Pallas 1770), поползня (*Sitta europaea* Linnaeus 1758), европейскую черную ворону (*Corvus corone* Linnaeus 1758), огородную овсянку (*Emberiza cirrus* Linnaeus 1766), которые известны по 1–2 “визуальным регистрациям” в XIX веке (С. Костин, 2006; Коблик, Архипов, 2014).

Залетные виды ($n = 24$), отмеченные в XX веке, не включены в сводную таблицу в силу их крайней редкости и сомнительной достоверности пребывания в регионе. Эти виды можно разделить на три группы:

а) виды, подтвержденные коллекционными экземплярами, но их повторная регистрация маловероятна в ближайшие десятилетия ($n = 4$) —

² Глухая кукушка исключена из состава авифауны Крыма, т.к. экземпляры кукушек, добытые в 1902 и 1976 гг. и отнесенные к глухой кукушке (Ю. Костин, 1983), после перепределения (Пекло, 1997; данные Зоомузея МГУ) оказались обыкновенной кукушкой (*Cuculus canorus*).

³ После выпуска 30 особей в 1959 г. эта куропатка в регионе не встречается.

Таблица 1. Состав авифауны Крыма

№	Вид	Характер пребывания				Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	Равнинный Крым	
1	Кеклик (<i>Alectoris chukar</i> (J.E. Gray 1830))	I	e	I	—	с
2	Серая куропатка (<i>Perdix perdix</i> (Linnaeus 1758))	R	b	R	R	к
3	Перепел (<i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus 1758))	wMB	Mb	MB	wMB	к
4	Фазан (<i>Phasianus colchicus</i> Linnaeus 1758)	I	—	I	I	д
5	Лебедь-шипун (<i>Cygnus olor</i> (J.F. Gmelin 1789))	WM	m	WM	WMBS	л
6	Лебедь-кликун (<i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus 1758))	wm	m	wm	WM	л
7	Малый лебедь (<i>Cygnus bewickii</i> Yarrell 1830)	w	—	w	w	л
8	Гуменник (<i>Anser fabalis</i> (Latham 1787))	mw	—	mw	WM	л
9	Белолобый гусь (<i>Anser albifrons</i> (Scopoli 1769))	WM	M	WM	WM	л
10	Пискулька (<i>Anser erythropus</i> (Linnaeus 1758))	vw	—	vw	wm	л
11	Серый гусь (<i>Anser anser</i> (Linnaeus 1758))	wM	wM	wM	WMBS	л
12	Краснозобая казарка (<i>Branta ruficollis</i> (Pallas 1769))	wm	—	wm	WM	л
13	Огарь (<i>Tadorna ferruginea</i> (Pallas 1764))	mb	E	mb	B-M(R)	л
14	Петанка (<i>Tadorna tadorna</i> (Linnaeus 1758))	Wb irr	—	Wb	WMBS	л
15	Свиязь (<i>Anas penelope</i> Linnaeus 1758)	WM	—	WM	WMs	л
16	Серая утка (<i>Anas strepera</i> Linnaeus 1758)	wM	—	wM	WMb	л
17	Чирок-свистунок (<i>Anas crecca</i> Linnaeus 1758)	WM	—	WM	WMS	л
18	Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus 1758)	WMB	Mb	WMB	WMB	л
19	Шилохвость (<i>Anas acuta</i> Linnaeus 1758)	WM	—	WM	WMbS	л
20	Чирок-трескунок (<i>Anas querquedula</i> Linnaeus 1758)	M	v	M	MbS	л
21	Широконоска (<i>Anas cluata</i> Linnaeus 1758)	wMs	—	wM	WMbS	л
22	Красноносый нырок (<i>Nettion rufina</i> (Pallas 1773))	WM	—	WM	WMB	л
23	Красноголовый нырок (<i>Aythya ferina</i> (Linnaeus 1758))	WMB	—	WMB	WMB	л
24	Белоглазый нырок (<i>Aythya nyroca</i> (Güldenstädt 1770))	wms	—	wms	WMB	л
25	Хохлатая чернеть (<i>Aythya fuligula</i> (Linnaeus 1758))	WMs	—	WMs	WMS	л
26	Морская чернеть (<i>Aythya marila</i> (Linnaeus 1761))	wm	—	wm	WM	л
27	Гага (<i>Somateria mollissima</i> (Linnaeus 1758))	irr	—	irr	irr	л
28	Синьга (<i>Melanitta nigra</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	v(w)	л
29	Турпан (<i>Melanitta fusca</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	v	л
30	Гоголь (<i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus 1758))	wm	v	wm	WM	л
31	Луток (<i>Mergellus albellus</i> (Linnaeus 1758))	wm	—	wm	WM	л
32	Длинноносый крохаль (<i>Mergus serrator</i> Linnaeus 1758)	Ws	—	Ws	R	л
33	Большой крохаль (<i>Mergus merganser</i> Linnaeus 1758)	wm	v	wm	Wm	л
34	Савка (<i>Oxyura leucoserphala</i> (Scopoli 1769))	WM	—	WM	WM(b)	л
35	Краснозобая гагара (<i>Gavia stellata</i> (Pontoppidan 1763))	w	—	w	w	л
36	Чернозобая гагара (<i>Gavia arctica</i> (Linnaeus 1758))	WMs	M	WMs	WMs	л
37	Левантский буревестник (<i>Puffinus yelkouan</i> (Acerbi 1827))	irr	—	irr	irr	г

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания			Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	
38	Розовый пеликан (<i>Pelecanus onocrotalus</i> Linnaeus 1758)	v	—	v	л
39	Кудрявый пеликан (<i>Pelecanus crispus</i> Bruch 1832)	v	—	v	л
40	Малый баклан (<i>Phalacrocorax pygmaeus</i> (Pallas 1773))	w	—	w	л
41	Большой баклан (<i>Phalacrocorax carbo</i> (Linnaeus 1758))	WM	V	WM	л
42	Хохлатый баклан (<i>Phalacrocorax aristotelis</i> (Linnaeus 1761))	R	—	R	г
43	Большая выпь (<i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus 1758))	wM	—	wM	л
44	Волчок (<i>Ixobrychus minutus</i> (Linnaeus 1766))	MB	M	MB	л
45	Кваква (<i>Nycticorax nycticorax</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	л
46	Жёлтая цапля (<i>Ardeola ralloides</i> (Scopoli 1769))	M	—	M	л
47	Египетская цапля (<i>Bubulcus ibis</i> (Linnaeus 1758))	v	—	v	л
48	Малая белая цапля (<i>Egretta garzetta</i> (Linnaeus 1766))	M	—	M	л
49	Большая белая цапля (<i>Casmerodius albus</i> (Linnaeus 1758))	wM	m	wM	л
50	Серая цапля (<i>Ardea cinerea</i> Linnaeus 1758)	wM	m	wM	л
51	Рыжая цапля (<i>Ardea purpurea</i> Linnaeus 1758)	M	m	M	л
52	Черный аист (<i>Ciconia nigra</i> (Linnaeus 1758))	Mb irr	Mb irr	M	л
53	Белый аист (<i>Ciconia ciconia</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	д
54	Каравайка (<i>Plegadis falcinellus</i> (Linnaeus 1766))	M	—	M	д
55	Колпица (<i>Platalea leucorodia</i> Linnaeus 1758)	m	—	m	л
56	Розовый фламинго (<i>Phoenicopterus roseus</i> Pallas 1811)	v	—	v	л
57	Малая поганка (<i>Tachybaptus ruficollis</i> (Pallas 1764))	WMb	v	WMb	л
58	Серошекая поганка (<i>Podiceps grisegena</i> (Boddaert 1783))	WMb	w	WMb	л
59	Чомга (<i>Podiceps cristatus</i> (Linnaeus 1758))	WMb	w	WMb	л
60	Черношейная поганка (<i>Podiceps nigricollis</i> C. L. Brehm 1831)	WMb	—	WMb	л
61	Красношейная поганка (<i>Podiceps auritus</i> (Linnaeus 1758))	wm	—	wm	л
62	Степная пустельга (<i>Falco naumanni</i> Fleischer 1818)	E	—	E	л
63	Пустельга (<i>Falco tinnunculus</i> Linnaeus 1758)	WMB	MB	WMB	с
64	Кобчик (<i>Falco vespertinus</i> Linnaeus 1766)	Mb	M	Mb	с
65	Дербник (<i>Falco columbarius</i> Linnaeus 1758)	WM	WM	WM	д
66	Челлок (<i>Falco subbuteo</i> Linnaeus 1758)	Mb	M	Mb	д
67	Балобан (<i>Falco cherrug</i> J. E. Gray 1834)	WMB(R)	M	WMB	д
68	Сапсан (<i>Falco peregrinus</i> Tunstall 1771)	WMB(R)	WMB	WMB(R)	с
69	Скопа (<i>Pandion haliaetus</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	с
70	Осоел (<i>Pernis ptilorhynchus</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	д
71	Черный коршун (<i>Milvus migrans</i> (Boddaert 1783))	wMs	M	wMs	д
72	Орлан-белохвост (<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus 1758))	WME	WME	WM	д
73	Белоголовый сип (<i>Gyps fulvus</i> (Hablizl 1783))	R	R	R	с

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания			Экологическая группа	
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье		Равнинный Крым
74	Черный гриф (<i>Aegypius monachus</i> (Linnaeus 1766))	R	R	itT	ит	д
75	Стервятник (<i>Neophron percnopterus</i> (Linnaeus 1758))	VE	v	V	—	с
76	Змеяяд (<i>Circus galliscus</i> (J.F. Gmelin 1788))	MB	MB	Mb	wm	л
77	Болотный лунь (<i>Circus aeruginosus</i> (Linnaeus 1758))	wMb	M	wMb	WMB(R)	л
78	Полевой лунь (<i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus 1766))	WM	wM	WM	WM	к
79	Степной лунь (<i>Circus macrourus</i> (S.G. Gmelin 1771))	M	M	M	WM itT	к
80	Луговой лунь (<i>Circus pygargus</i> (Linnaeus 1758))	wM	M	wM	WMB itT	к
81	Европейский тювик (<i>Accipiter brevipes</i> (Severtzov 1850))	—	—	—	m	д
82	Перепелятник (<i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WMB(R)	WMB(R)	WM	д
83	Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WMB(R)	WMB(R)	WM	д
84	Канюк (<i>Buteo buteo</i> (Linnaeus 1758))	WMB	M	WMB	WMB	д
85	Курганник (<i>Buteo rufinus</i> (Cretzschmar 1829))	WM	WM	WM	WM	с
86	Зимняк (<i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan 1763))	WM	WM	WM	WM	с
87	Малый подорлик (<i>Aquila pomarina</i> C.L. Brehm 1831)	M	M	M	M	д
88	Большой подорлик (<i>Aquila clanga</i> Pallas 1811)	M	M	M	wM	д
89	Степной орёл (<i>Aquila nipalensis</i> Hodgson 1833)	m	m	m	mE itT	к
90	Орёл-могильник (<i>Aquila heliaca</i> Savigny 1809)	WMB	WMB	WMB	WMB	д
91	Беркут (<i>Aquila chrysaetos</i> (Linnaeus 1758))	WM	WM	WM	WM	д
92	Орёл-карлик (<i>Hieraaetus pennatus</i> (J.F. Gmelin 1788))	M	M	M	M	д
93	Красавка (<i>Anthropoides virgo</i> (Linnaeus 1758))	Mb	M	Mb	MBS	к
94	Серый журавль (<i>Grus grus</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	MS	л
95	Водяной пастушок (<i>Rallus aquaticus</i> Linnaeus 1758)	wMB	M	wMB	wMB	л
96	Коростель (<i>Crex crex</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	Mb	к
97	Малый погоныш (<i>Porzana parva</i> (Scopoli 1769))	M	m	M	B-M	л
98	Погоныш-крошка (<i>Porzana pusilla</i> (Pallas 1776))	M	—	M	M(b)	л
99	Погоныш (<i>Porzana porzana</i> (Linnaeus 1766))	wM	m	wM	wMB	л
100	Камышица (<i>Gallinula chloropus</i> (Linnaeus 1758))	WMB	MB	WMB	WB	л
101	Лысуха (<i>Fulica atra</i> Linnaeus 1758)	WMB	m	WMB	WMB itT	л
102	Дрофа (<i>Otis tarda</i> Linnaeus 1758)	wm	V	wm	WMB	л
103	Стрепет (<i>Tetrax tetrax</i> (Linnaeus 1758))	w	—	w	wmb	к
104	Авдотка (<i>Burhinus oedicnemus</i> (Linnaeus 1758))	Mb	—	Mb	MB	к
105	Кулик-сорока (<i>Haematopus ostralegus</i> Linnaeus 1758)	M	—	M	B-M	л
106	Ходулочник (<i>Himantopus himantopus</i> (Linnaeus 1758))	Mb	—	Mb	B-M	л
107	Шилоклювка (<i>Recurvirostra avosetta</i> Linnaeus 1758)	mS	—	mS	wMB	л
108	Чибис (<i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus 1758))	wMB	—	wMB	wMB	л
109	Белохвостая пегалица (<i>Vanellodictus leucura</i> (M.H.C. Lichtenstein 1823))	V	—	V	wmb	л

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания			Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	
110	Кре́тка (<i>Chettusia gregaria</i> (Pallas 1771))	—	—	—	v
111	Золотистая ржанка (<i>Pluvialis apricaria</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	wMS
112	Тулес (<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus 1758))	M	—	M	wMS
113	Галстучник (<i>Charadrius hiaticula</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	wMS
114	Малый зуёк (<i>Charadrius dubius</i> Scopoli 1786)	MB	mb	MB	MB
115	Морской зуёк (<i>Charadrius alexandrinus</i> Linnaeus 1758)	m	—	m	MB
116	Толстоклювый зуёк (<i>Charadrius leschenaultii</i> Lesson 1826)	v	—	v	—
117	Хрустан (<i>Euchromia morinellus</i> (Linnaeus 1758))	m	m	m	M
118	Вальшнеп (<i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus 1758)	WMB	wMB	WMB	M
119	Гаршнеп (<i>Lymnocryptes minimus</i> (Brünnich 1764))	M	V	M	wM
120	Бекас (<i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus 1758))	WM	—	WM	WMS
121	Дупель (<i>Gallinago media</i> (Latham 1787))	M	v	M	MS
122	Большой веретенник (<i>Limosa limosa</i> (Linnaeus 1758))	M	—	M	wMS
123	Малый веретенник (<i>Limosa lapponica</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	M
124	Средний крошшеп (<i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	wM
125	Тонкоклювый крошшеп (<i>Numenius tenuirostris</i> Vieillot 1817)	v	—	v	M
126	Большой крошшеп (<i>Numenius arquata</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	wM
127	Щеголь (<i>Tringa erythropus</i> (Pallas 1764))	M	—	M	(m)v?
128	Травник (<i>Tringa totanus</i> (Linnaeus 1758))	wMb	m	wMb	WMB irr
129	Поручейник (<i>Tringa stagnatilis</i> (Bechstein 1803))	M	—	M	MS
130	Большой улит (<i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus 1767))	ms	—	ms	wMS
131	Черныш (<i>Tringa ochropus</i> Linnaeus 1758)	wMS	—	wMS	wMS
132	Фифи (<i>Tringa glareola</i> Linnaeus 1758)	MS	—	MS	MS
133	Перевозчик (<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus 1758))	wMB	MB	wM	MS
134	Мородунка (<i>Xenus cinereus</i> (Güldenstädt 1775))	M	—	M	M
135	Круглоносый плавунчик (<i>Phalaropus lobatus</i> (Linnaeus 1758))	v	—	v	M
136	Камнешарка (<i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus 1758))	M	—	M	wMS
137	Кулик-воробей (<i>Calidris minuta</i> (Leisler 1812))	M	—	M	MS
138	Белохвостый песочник (<i>Calidris temminckii</i> (Leisler 1812))	M	—	M	MS
139	Краснозобик (<i>Calidris ferruginea</i> (Pontoppidan 1763))	M	—	M	MS
140	Чернозобик (<i>Calidris alpina</i> (Linnaeus 1758))	wm	—	wm	wMS
141	Исландский песочник (<i>Calidris canutus</i> (Linnaeus 1758))	wm	—	wm	MS
142	Песчанка (<i>Calidris alba</i> (Pallas 1764))	—	—	—	wM
143	Турухтан (<i>Phylomachus pugnax</i> (Linnaeus 1758))	wM	—	wM	wMS
144	Грязовик (<i>Limicola falcinellus</i> (Pontoppidan 1763))	v	—	v	M
145	Луговая тиркушка (<i>Glaucola pratinscola</i> (Linnaeus 1766))	Mb	—	Mb	MB

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания			Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	
146	Степная тиркушка (<i>Glareola nordmanni</i> J.G. Fischer 1842)	—	—	—	b-m
147	Средний поморник (<i>Stercorarius pomarinus</i> (Temminck 1815))	—	—	—	irr
148	Короткохвостый поморник (<i>Stercorarius parasiticus</i> (Linnaeus 1758))	irr (m)	—	irr (m)	irr (m)
149	Сизая чайка (<i>Larus canus</i> Linnaeus 1758)	WM irr	—	WM irr	WM irr
150	Клуша (<i>Larus fuscus</i> Linnaeus 1758)	wMS	—	wMS	wMS
151	Хохотунья (<i>Larus cachinnans</i> Pallas 1811)	WB(R)	—	WB(R)	WB(R)
152	Средиземноморская чайка (<i>Larus michahellis</i> J.F. Naumann 1840)	WB(R)	—	WB(R)	WB(R)
153	Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i> Pontoppidan 1763)	wm	—	wm	—
154	Черноголовый хохотун (<i>Larus ichthyaetus</i> Pallas 1773)	w irr	—	w irr	B-M
155	Черноголовая чайка (<i>Larus melanocephalus</i> Temminck 1820)	wM	—	wM	wMB
156	Озерная чайка (<i>Larus ridibundus</i> Linnaeus 1766)	WM	V	WM	WMS
157	Морской голубок (<i>Larus genei</i> Brème 1840)	wMs	—	wMs	MB
158	Малая чайка (<i>Larus minutus</i> Pallas 1776)	wM	—	wM	wMS
159	Моевка (<i>Rissa tridactyla</i> (Linnaeus 1758))	wm	—	wm	wm
160	Чайконосная крачка (<i>Gelochelidon nilotica</i> (J.F. Gmelin 1789))	m	—	m	MB
161	Чеграва (<i>Hydroprogne caspia</i> (Pallas 1770))	m	—	m	B-M
162	Пестроногая крачка (<i>Thalasseus sandvicensis</i> (Latham 1787))	WM irr	—	WM irr	WMB
163	Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i> Linnaeus 1758)	mb irr	—	mb irr	MB
164	Малая крачка (<i>Sterna albifrons</i> Pallas 1764)	irr	—	irr	MB
165	Белошекая крачка (<i>Chlidonias hybrida</i> (Pallas 1811))	mb	—	mb	MB
166	Белокрылая крачка (<i>Chlidonias leucopterus</i> (Temminck 1815))	ms	—	ms	MS
167	Черная крачка (<i>Chlidonias niger</i> (Linnaeus 1758))	ms	—	ms	MS
168	Сизый голубь (<i>Columba livia</i> J.F. Gmelin 1789)	R	R	R	R
169	Клинтух (<i>Columba oenas</i> Linnaeus 1758)	WB(R)	WB(R)	WB(R)	WM irr
170	Вяхрь (<i>Columba palumbus</i> Linnaeus 1758)	WB(R)	WB(R)	WB(R)	WB(R)
171	Горлица (<i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus 1758))	MB	Mb	MB	MB
172	Кольчатая горлица (<i>Streptopelia decaocto</i> (Frisvaldszky 1838))	R	V	R	R
173	Кукушка (<i>Cuculus canorus</i> Linnaeus 1758)	MB	MB	MB	MB
174	Сипуха (<i>Tyto alba</i> (Scopoli 1769))	v	—	v	R(N)
175	Сплюшка (<i>Otus scops</i> (Linnaeus 1758))	MB	—	MB	MB
176	Филин (<i>Bubo bubo</i> (Linnaeus 1758))	R	R	R	E
177	Серая неясыть (<i>Strix aluco</i> Linnaeus 1758)	R	R	Wb irr	—
178	Домовый сыч (<i>Athene noctua</i> (Scopoli 1769))	Wb irr	—	Wb irr	R
179	Ушастая сова (<i>Asio otus</i> (Linnaeus 1758))	WB(R)	V	WB(R)	WB(R)
180	Болотная сова (<i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan 1763))	WM(B)	—	WM(B)	WMB(R)
181	Козодой (<i>Caprimulgus europaeus</i> Linnaeus 1758)	MB	M	MB	MB

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания				Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	Равнинный Крым	
182	Белобрюхий стриж (<i>Apus melba</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	MB	с
183	Черный стриж (<i>Apus apus</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	MB	с
184	Сизоворонка (<i>Coracias garrulus</i> Linnaeus 1758)	Mb	M	Mb	MB	с
185	Зимородок (<i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus 1758))	WMB	wm	wMB	wM	л
186	Золотистая шурка (<i>Merops apiaster</i> Linnaeus 1758)	MB	M	MB	MB	с
187	Удод (<i>Upupa epops</i> Linnaeus 1758)	MB	M(b)	MB	MB	с
188	Вертишейка (<i>Jynx torquilla</i> Linnaeus 1758)	MB	m	MB	M(b)	д
189	Сирийский дятел (<i>Dendrocopos syriacus</i> (Hemprich et Ehrenberg 1833))	R itt	—	R itt	R	д
190	Большой пёстрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus 1758))	R	R	R	itt	д
191	Степной жаворонок (<i>Melanocorypha calandra</i> (Linnaeus 1766))	WMB	wM(b)	WMB	WMB(R)	к
192	Белокрылый жаворонок (<i>Melanocorypha leucoptera</i> (Pallas 1811))	v	—	v	v?	к
193	Чёрный жаворонок (<i>Melanocorypha yeltoniensis</i> (J.R. Forster 1768))	v	—	v	v	к
194	Малый жаворонок (<i>Calandrella brachydactyla</i> (Leisler 1814))	Mb	M(b)	Mb	MB	к
195	Серый жаворонок (<i>Calandrella rufescens</i> (Vieillot 1819))	V	—	V	MB	к
196	Рогатый жаворонок (<i>Eremophila alpestris</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	v	к
197	Хохлатый жаворонок (<i>Galerida cristata</i> (Linnaeus 1758))	R	—	R	R	к
198	Полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i> Linnaeus 1758)	WMB itt	wMB	WMB	WMB	к
199	Лесной жаворонок (<i>Lullula arborea</i> (Linnaeus 1758))	WMB	wM	MB	WM	д
200	Береговушка (<i>Riparia riparia</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	MB	с
201	Деревенская ласточка (<i>Hirundo rustica</i> Linnaeus 1758)	MB	MB	MB	MB	с
202	Рыжепоясничная ласточка (<i>Cecropis daurica</i> (Laxmann 1769))	MB	—	MB	M	с
203	Воронок (<i>Delichon urbica</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	MB	с
204	Полевой конёк (<i>Anthus campestris</i> (Linnaeus 1758))	Mb	Mb	Mb	MB	к
205	Луговой конёк (<i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus 1758))	WM	WM	WM	WM	к
206	Лесной конёк (<i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	Mb	д
207	Краснозобый конёк (<i>Anthus cervinus</i> (Pallas 1811))	M	—	M	M	к
208	Горный конёк (<i>Anthus spinoletta</i> (Linnaeus 1758))	v	—	v	v	к
209	Желтая трясогузка (<i>Motacilla flava</i> Linnaeus 1758)	M	M	M	Ms	к
210	Черноголовая трясогузка (<i>Motacilla feldlegg</i> Michahelles 1830)	MB	M	MB	MB	к
211	Малая желтоголовая трясогузка (<i>Motacilla werue</i> (Buturlin 1907))	m	—	m	m	л
212	Горная трясогузка (<i>Motacilla cinerea</i> Tunstall 1771)	R	R	wb	v	л
213	Белая трясогузка (<i>Motacilla alba</i> Linnaeus 1758)	wMB	MB	wMB	wMB	л
214	Свиристель (<i>Vombycilla garrulus</i> (Linnaeus 1758))	wm	v	wm	wm	д
215	Крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus 1758))	R	R	Wb	WM	д
216	Лесная завирушка (<i>Prunella modularis</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	wMB	WM	WM	д
217	Рябинник (<i>Turdus pilaris</i> Linnaeus 1758)	WM	WM	WM	WM	д

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания				Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	Равнинный Крым	
218	Белозобый дрозд (<i>Turdus torquatus</i> Linnaeus 1758)	V	—	V	V(m)	д
219	Черный дрозд (<i>Turdus merula</i> Linnaeus 1758)	R	R	R	WMB(R)	д
220	Белобровик (<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus 1758)	WM	WM	WM	WM	д
221	Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i> C. L. Brehm 1831)	wMB	MB	wM	M	д
222	Деряба (<i>Turdus viscivorus</i> Linnaeus 1758)	R	R	R itt	WM itt	д
223	Пестрый каменный дрозд (<i>Monticola saxatilis</i> (Linnaeus 1766))	MB	MB	M	—	с
224	Горихвостка-лысушка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	MB	д
225	Горихвостка-чернушка (<i>Phoenicurus ochruros</i> (S.G. Gmelin 1774))	WMB	Mb	WMB	WMB	с
226	Зарянка (<i>Eritrichus rubecula</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WMB(R)	WMB	WM	д
227	Южный соловей (<i>Luscinia megarhynchos</i> C. L. Brehm 1831)	MB	M	MB	MB	д
228	Соловей (<i>Luscinia luscinia</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	M(b)	д
229	Варакушка (<i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus 1758))	M	m	M	Ms	л
230	Луговой чекан (<i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus 1758))	M(b)	M	M(b)	M	к
231	Западный черноголовый чекан (<i>Saxicola rubicola</i> (Linnaeus 1766))	wMB	M	wB	wMB	к
232	Азиатский черноголовый чекан (<i>Saxicola maurus</i> (Pallas 1773))	—	—	—	mb?	к
233	Каменка (<i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	MB	с
234	Каменка-пешанка (<i>Oenanthe pleschanka</i> (Lepeschin 1770))	MB	m	MB	MB	с
235	Чернухая каменка (<i>Oenanthe melanoleuca</i> (Güldenstädt 1775))	mb	—	mb	mb	с
236	Каменка-пясунья (<i>Oenanthe isabellina</i> (Temminck 1829))	mb	v	mb	MB	к
237	Серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i> (Pallas 1764))	MB	MB	Mb	M(b)	д
238	Мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas 1764))	M	M	M	M	д
239	Мухоловка-белшейка (<i>Ficedula albicollis</i> (Temminck 1815))	M	M	M	M	д
240	Полушейниковая мухоловка (<i>Ficedula semitorquata</i> (Homeyer 1885))	mb	mb	m	—	д
241	Малая мухоловка (<i>Ficedula parva</i> (Bechstein 1792))	Ms	M	Ms	M	д
242	Соловьиный сверчок (<i>Locustella luscinioides</i> (Savi 1824))	M	—	M	B-M	д
243	Речной сверчок (<i>Locustella fluviatilis</i> (Wolf 1810))	M	—	M	Mb	л
244	Обыкновенный сверчок (<i>Locustella naevia</i> (Boddaert 1783))	—	—	—	v(m)	л
245	Тонкоклювая камышевка (<i>Acrocephalus melanopogon</i> (Temminck 1823))	—	—	—	v	л
246	Камышевка-баручок (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (Linnaeus 1758))	M	m	M	Mb	л
247	Индийская камышевка (<i>Acrocephalus agricola</i> (Jerdon 1845))	Mb	—	Mb	MB	л
248	Садовая камышевка (<i>Acrocephalus dumetorum</i> Blyth 1849)	—	—	—	v(m)	д
249	Болотная камышевка (<i>Acrocephalus palustris</i> (Bechstein 1798))	m(b)	—	m(b)	Mb	л
250	Тростниковая камышевка (<i>Acrocephalus scirpaceus</i> (Hermann 1804))	M	—	M	MB	л
251	Дроздовидная камышевка (<i>Acrocephalus arundinaceus</i> (Linnaeus 1758))	Mb	M	Mb	MB	л
252	Северная бормотушка (<i>Iduna caligata</i> (M. H. C. Lichtenstein 1823))	—	—	—	v	д
253	Бледная бормотушка (<i>Iduna pallida</i> (Hemprich et Ehrenberg 1833))	—	—	—	V(m)	д

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Характер пребывания				Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	Равнинный Крым	
254	Зеленая пересмешка (<i>Hippolais icterina</i> (Vieillot 1817))	M	m	M	M(b)	д
255	Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	M	д
256	Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot 1817))	Mb	Mb	M	M	д
257	Пеночка-трещотка (<i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechstein 1793))	MB	MB	M	Mb	д
258	Зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall 1837))	—	—	—	v(m)	д
259	Желтобрюхая пеночка (<i>Phylloscopus nitidus</i> Blyth 1843))	V	—	—	v(m)	д
260	Пеночка-зарничка (<i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth 1842))	v	—	v	—	д
261	Толстоклювая пеночка (<i>Phylloscopus schwarzi</i> (Radde 1863))	—	—	—	v(m)	д
262	Славка-черноголовка (<i>Phylloscopus atricapilla</i> (Linnaeus 1758))	MB	MB	MB	MB	д
263	Садловая славка (<i>Sylvia borin</i> (Boddaert 1783))	M	M	M	MS(b)	д
264	Ястребиная славка (<i>Sylvia nisoria</i> (Bechstein 1792))	MB	—	MB	MB	д
265	Певчая славка (<i>Sylvia crassirostris</i> Cretschmar 1830)	—	—	—	v(m)	д
266	Серая славка (<i>Sylvia communis</i> Latham 1787)	MB	Mb	MB	MB	д
267	Славка-мельничек (<i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus 1758))	M	M	M	M	д
268	Белюсая славка (<i>Sylvia mystacea</i> Ménétries 1832)	—	—	—	v(m)	д
269	Рыжегрудая славка (<i>Sylvia cantillans</i> (Pallas 1764))	—	—	—	v(m)	д
270	Средиземноморская славка (<i>Sylvia melanocephala</i> (J.F. Gmelin 1789))	—	—	—	v(m)	д
271	Пустынная славка (<i>Sylvia nana</i> (Hemprich et Ehrenberg 1833))	—	—	—	v?	д
272	Желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i> (Linnaeus 1758))	WMb	WMb	WM	WM	д
273	Красноголовый королек (<i>Regulus ignicapilla</i> (Temminck 1820))	R	R	R irr	M	д
274	Усатая синица (<i>Parus biarmicus</i> (Linnaeus 1758))	b irr	—	b irr	R	л
275	Ополовник (<i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus 1758))	R	R	R	b irr	д
276	Ремез (<i>Remis pendulinus</i> (Linnaeus 1758))	WM	v	wM	WMB	л
277	Московка (<i>Parus ater</i> Linnaeus 1758)	R	R	R	b?S	д
278	Лазоревка (<i>Parus caeruleus</i> Linnaeus 1758)	R	R	R	R	д
279	Большая синица (<i>Parus major</i> Linnaeus 1758)	R	R	R	R	д
280	Пищуха (<i>Certhia familiaris</i> Linnaeus 1758)	R	R	irr	V	д
281	Жулан (<i>Lanius collurio</i> Linnaeus 1758)	MB	MB	MB	MB	д
282	Чернолобый сорокопут (<i>Lanius minor</i> J.F. Gmelin 1788)	Mb	M	Mb	MB	д
283	Серый сорокопут (<i>Lanius exubitor</i> Linnaeus 1758)	WM	WM	WM	WM	д
284	Пустынный сорокопут (<i>Lanius lahtora</i> (Sykes 1832))	—	—	—	mb?	д
285	Красноголовый сорокопут (<i>Lanius senator</i> Linnaeus 1758)	mb	—	mb	M	д
286	Иволга (<i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus 1758))	MB	M	MB	MB	д
287	Сойка (<i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus 1758))	R	R	R	V	д
288	Сорока (<i>Pica pica</i> (Linnaeus 1758))	wb irr	—	wb irr	R irr	д
289	Кедровка (<i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus 1758))	V	v	V irr	V irr	д

Таблица 1. Окончание

№	Вид	Характер пребывания				Экологическая группа
		Горный Крым	Среднегорье	Предгорье	Равнинный Крым	
290	Галка (<i>Corvus monedula</i> Linnaeus 1758)	Mb	M	Mb	WMB(R)	с
291	Грач (<i>Corvus frugilegus</i> Linnaeus 1758)	WMB	M	WMB	WMB	д
292	Серая ворона (<i>Corvus cornix</i> Linnaeus 1758)	R	b irr	R	R	д
293	Ворон (<i>Corvus corax</i> Linnaeus 1758)	R	R	R	R	д
294	Розовый скворец (<i>Pastor roseus</i> (Linnaeus 1758))	M	—	M	B-M	с
295	Скворец (<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus 1758)	WMB irr	Mb	WMB irr	WMB irr	с
296	Домовый воробей (<i>Passer domesticus</i> (Linnaeus 1758))	R	b	R	R	с
297	Черногрудый воробей (<i>Passer hispaniolensis</i> (Temminck 1820))	—	—	—	B-M	д
298	Полевой воробей (<i>Passer montanus</i> (Linnaeus 1758))	R	—	R	R	с
299	Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus 1758)	WMB(R)	WMB	WMB(R)	WMB	д
300	Юрок (<i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus 1758)	WM	WM	WM	WM	д
301	Зеленушка (<i>Chloris chloris</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WB	WMB(R)	WMB(R)	д
302	Чиж (<i>Spinus spinus</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WMB(R)	WM	WM	д
303	Щегол (<i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WB	WMB(R)	WMB(R)	д
304	Коноплянка (<i>Acanthis cannabina</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WB	WMB(R)	WMB(R)	д
305	Чечетка (<i>Acanthis flammea</i> (Linnaeus 1758))	WM	WM	WM	WM	д
306	Чевяца (<i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas 1770))	mb	mb	m	m	д
307	Клёст-еловик (<i>Loxia curvirostra</i> Linnaeus 1758)	R	R	irr	v	д
308	Снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus 1758))	WM	WM	WM	WM	д
309	Дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus 1758))	WMB(R)	WB(R)	Wm	WMB	д
310	Просянка (<i>Miliaria calandra</i> (Linnaeus 1758))	WMB	WMB	WMB	WMB	к
311	Обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus 1758)	WMB	M	WMB	WM	д
312	Белошпочная овсянка (<i>Emberiza leucorhynchos</i> S.G. Gmelin 1771)	wm	—	wm	m	с
313	Горная овсянка (<i>Emberiza cia</i> Linnaeus 1766)	R	R	R	v	с
314	Садовая овсянка (<i>Emberiza hortulana</i> Linnaeus 1758)	MB	M	MB	MB	д
315	Черноголовая овсянка (<i>Graniatova melanocephala</i> (Scopoli 1769))	V	—	V	B-M	д
316	Камышовая овсянка (<i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus 1758))	WM	—	WM	WMB	л
317	Овсянка-крошка (<i>Ocyris pusillus</i> (Pallas 1776))	v	—	v	—	к
318	Овсянка-ремез (<i>Ocyris rusticus</i> (Pallas 1776))	v	—	v	—	с
319	Лапландский подорожник (<i>Calcarius lapponicus</i> (Linnaeus 1758))	v	—	v	—	к
320	Пуночка (<i>Plectrophenax nivalis</i> (Linnaeus 1758))	v	—	v	v	с

Примечания. Характер пребывания вида: W — в норме зимующий; w — зимующий нерегулярно или в небольшом числе; M — в норме мигрирующий; m — не ежегодно или малочисленный на пролете; N — чужеродный вид, происходящий из неволи; I — вид-интродуцент (намеренная интродукция в природу); R — оседлый; B — в норме гнездящийся; b — малочисленный на гнездовании; B-M — гнездящийся перелетный; V — периодически залетный; v — известен лишь единичные залеты; S — в норме встречается летом вне гнездовой части ареала; s — отмечены единичные случаи летовки; irr — кочующий; E — исчезнувший на гнездовании в XX веке; e — случаи гнездования не регистрировались в последние 40–50 лет; () — предположительно; ? — статус неясен.
Экологическая группа: л — лимнофилы, д — дендрофилы, к — кампофилы, с — склерофилы, г — гидрофилы.

желтозобик (*Tryngites subruficollis* (Vieillot 1819)), большая горлица (*Streptopelia orientalis* (Latham 1790)), гольцовый конёк (*Anthus rubescens* (Tunstall 1771)), северный сорокопуд (*Lanius borealis* Vieillot 1807);

б) судя по литературным данным, виды были добыты в регионе, но отсутствуют в современных хранилищах ($n = 7$) – белобрюхий рябок (*Pterocles alchata* (Linnaeus 1766)), саджа (*Syrhaptes paradoxus* (Pallas 1773)), мохноногий сыч (*Aegolius funereus* (Linnaeus 1758)), светлобрюхая пеночка (*Phylloscopus bonelli* Vieillot 1819)), сибирская (*Carpodacus roseus* (Pallas 1776)), большая (*C. rubicilla* (Güldenstädt 1775)) чечевицы, красноклювая овсянка (*Emberiza caesia* Cretzschmar 1827);

в) виды, идентифицированные “визуально” ($n = 13$), – белошекая казарка (*Branta leucopsis* (Bechstein 1803)), морянка (*Clangula hyemalis* (Linnaeus 1758)), средиземноморский буревестник (*Calonectris diomedea* (Scopoli 1769)), красный коршун (*Milvus milvus* (Linnaeus 1758)), стерх (*Grus leucogeranus* Pallas 1773), бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva* (J.F. Gmelin 1789)), морской песочник (*Calidris maritima* (Brünnich 1764)), хохлатая кукушка (*Clamator glandarius* (Linnaeus 1758)), малый пегий зимородок (*Ceryle rudis* (Linnaeus 1758)), желтолобая трясогузка (*Motacilla lutea* (S.G. Gmelin 1774)), скальная ласточка (*Ptyonoprogne rupestris* (Scopoli 1769)), стенолаз (*Tichodroma muraria* (Linnaeus 1766)), канареечный вьюрок (*Serinus serinus* (Linnaeus 1758)).

Отдельно следует отметить встречу стайки черноголовых гайчек (*Parus palustris* Linnaeus 1758) и пухляка (*P. montanus* Conrad von Baldenstein 1827) в январе 1991 г. на территории арборетума Никитского сада (Мосалов и др., 2002). Они могут указывать на расширение возможностей проникновения кочующих бореальных видов далеко на юг в связи с формированием “экологических коридоров” в виде лесомелиоративной сети в степной зоне Украины и Крыму (С. Костин, 2018). При этом совершенно ясно, что они требуют специального рассмотрения и тщательного анализа, т.к. в большинстве случаев они являются “маркерами” тенденций динамики сезонных ареалов птиц.

Под “современной” авифауной Крыма в работе принят состав видов, зарегистрированный в регионе за последние 80–100 лет. Учитывая вышесказанное, оперативный блок выборки (табл. 1) насчитывает 320 видов птиц.

При существенной разнице статуса одних и тех же видов в среднегорье (горно-лесной) и равнинной части полуострова, переходная полоса – предгорья – характеризуется смешанным составом. Поэтому в табл. 1 отдельно представлен этот биохорологический выдел. Он охватывает Внешнюю, Внутреннюю гряды и нижнюю часть Север-

ного макросклона Крымских гор (340–730 м над ур. м.), а также приморскую акваторию и береговую полосу южного побережья (0–300 м над ур. м.). Согласно биогеографическому районированию по северным предгорьям проходит граница между Крымско-Керченской и Горно-Крымской подпровинциями Понтической провинции Умеренного биоклиматического пояса (Удра, 1997). По системе флористического районирования по предгорьям проходит граница между Циркумбореальной и Средиземноморской областями Голарктики, а также границы фитохорионов более низких рангов: Восточно-Европейской и Эвксинской провинций, Понтической и Крымско-Новороссийской подпровинций (Ена, 2012). По зоогеографическому делению Равнинный Крым относится к Азово-Черноморскому району Понтийского округа степной провинции Аридной Средиземно-Центральноазиатской подобласти, а Горный Крым – к Эвксинскому району Восточного Средиземноморского (Понто-Эгейского) округа Средиземноморской провинции Палеарктики (Щербак, 1988). Таким образом, показаны особенности распределения видов в разных природных зонах полуострова, а также различия фенологической и экологической структуры авифауны Горного и Равнинного Крыма. Аналогичный подход был применен в работах Никольского (1891) и Пузанова (Puzanow, 1933), хотя позже в обобщающих работах статус видов приводился для полуострова в целом (Ю. Костин, 1983; С. Костин, 2006; Бескаравайный, 2012; Коблик, Архипов, 2014) или для его отдельных регионов (Бескаравайный, 2008; С. Костин, 2010; 2014).

Автор зачастую оказывался в замешательстве, определяя для видов то или иное обозначение характера пребывания. Причиной этого явилась крайне полиморфная популяционная структура авифауны полуострова. Это можно проиллюстрировать на примере зяблика, представители разных популяций которого – европейские (*F. c. coelebs* Linnaeus 1758), крымские (*F. c. solomkoi* Menzbier et Sushkin 1913), кавказские (*F. c. caucasica* Serebrowski 1925) – мигрируют, зимуют и гнездятся на полуострове. Но местные птицы, гнездящиеся в Крыму, в норме улетают, а здесь зимуют европейские и кавказские. Вопрос оседлости местных зябликов остается открытым.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По таксономической структуре 320 видов птиц объединены в 53 семейства и 19 отрядов. Наиболее многочисленны и широко представлены 4 отряда, которые составляют 78.6% крымской авифауны (табл. 1, 2): Passeriformes, Charadriiformes, Anseriformes, Falconiformes. Остальные 15 отрядов насчитывают от 7–13 (Strigiformes, Gruiformes, Ciconiiformes) до 1–5 видов. Сезонный аспект

Таблица 2. Сезонная структура доминирующих отрядов авифауны Крыма

Отряд	Число видов				
	всего	%	гнездящиеся	мигранты	зимующие
Passeriformes	130	40.8	83	87	51
Charadriiformes	63	19.7	24	58	29
Falconiformes	31	9.7	16	28	21
Anseriformes	30	9.4	14	27	27

Таблица 3. Сезонная структура (число видов) авифауны Крыма

Регионы	Всего	Фенологические группы			
		оседлые	гнездящиеся	мигранты	зимующие
Крым	320	35 + (23)	197 + (8)	252 + (12)	168
Равнинный	312	18 + (16)	159 + (8)	242 + (12)	144 + (1)
Горный:	288	31 + (17)	128 + (1)	218 + (2)	143 + (1)
Предгорный	287	25 + (13)	114 + (1)	217 + (2)	143 + (1)
Горно-лесной	171	21 + (15)	74 + (1)	127	53

В скобках указано предполагаемое число видов, дополняющих число видов данной фенологической группы птиц.

таксономической структуры авифауны повторяет общую схему доминирования по Крыму, где безраздельным лидером является Passeriformes.

По характеру пребывания преобладает комплекс мигрантов – 252 вида (табл. 3), или 79% крымской авифауны. Комплекс включает виды местные популяции которых оседлы (20), гнездящиеся-перелетные (82) и прилетающие на зимовку (69). Строго пролетных – 36 видов, из которых 14 встречаются в регионе в репродуктивный период (летовка).

Гнездятся 197 видов (61.8% авифауны) и с большой долей вероятности гнездятся 8 видов из 14 отрядов и 45 семейств. Перелетных – 99, из которых 17 зимуют, причем 5 видов спорадично. Зимуют вместе с оседлыми (табл. 3) – 167 видов (52.4%), из них 63 – регулярно, 42 – редко или спорадически. Встречается только зимой – 31 вид.

Близкими по своей природе к мигрантам является группа летующих видов (45), часть особей зимующих и весеннепролетных видов встречается в регионе в гнездовой период. Большую часть составляют северные мигранты (в основном ржанкообразные – 21 и гусеобразные – 5), а также западнопалеарктические виды (4).

Среди летующих выделяются виды, гнездящиеся на полуострове. У чомги и серошекой поганки, лебедя-шипунa, пеганки, лысухи известны массовые скопления на линьке, состоящие в основном из не размножающихся птиц. Предположительно гнездящиеся фламинго и садовая славка скорее летуют или кочуют по северу полуострова, чем гнездятся (Бескаравайный, 2012; Попенко,

Андрющенко, 2017). Остается открытым вопрос регулярности гнездования красноголового сорокопуга на юге полуострова и статуса пустынного сорокопуга на Керченском п-ове (Витер и др., 2015).

Учитывая, что зональным типом ландшафта на полуострове является семиаридный степной, правомерно ожидать соответствующее участие степных животных в сложении фауны. Но, как показал анализ экологической структуры региональной авифауны, доля кампофилов составляет среди крымских птиц только 11.3%, а доминируют лимнофилы – 42.3% и дендрофилы – 34.5% (табл. 4).

Морские акватории и побережья определяют присутствие гидрофилов, к которым мы относим хохлатого баклана и левантского буревестника. Преобладание лимнофилов объясняется наличием больших площадей водно-болотных угодий и островных комплексов, а дендрофилов – существованием значительного горно-лесного массива, облесенных долин рек, балок и лесонасаждений в сухостепной зоне. При этом участие кампофилов, населяющих зональные ландшафты, такое же, как склерофилов – обитателей интразональных биотопов (табл. 4).

Региональную схему пространственной дифференциации населения птиц детально рассматривать уместно в рамках орнитогеографического районирования. Здесь же мы остановимся на общих особенностях распределения птиц по территории, которые проявляются при сравнении авифаун различных зоохорионов полуострова.

Таблица 4. Экологическая структура (число видов/%) авифауны Крыма

Регионы	Всего	Экологические группы				
		лимнофилы	дендрофилы	кампофилы	склерофилы	гидрофилы
Крым	320	135/42.3	110/34.5	36/11.3	36/11.3	2/0.63
Равнинный	312	134/43.1	107/34.4	35/10.2	33/10.6	2/0.64
Горный:	288	125/43.4	96/33.3	31/10.8	34/11.8	2/0.69
Предгорный	287	125/43.6	96/33.4	31/10.8	34/11.8	2/0.70
Горно-лесной	171	38/22.2	86/50.3	21/12.3	26/15.2	—

Видовое разнообразие птиц снижается от Равнинного (97.5% региональной авифауны) к Горному (90.3%) Крыму и от предгорий (89.9%) к горно-лесному поясу (53.6%).

Равнинный Крым представляет собой основной район зимовки околоводных (цапель, утиных), хищных птиц, дроф, голубей, сов, жаворонков, скворцов и врановых. Преобладание зимующих видов и мигрантов в сухостепной части полуострова (табл. 3) объясняется большей кормностью территории (сельхозугодья) и мелководий, по сравнению с лесопокрытыми территориями. Но при экстремальных похолоданиях значительное количество зимующих птиц откочевывает в южную часть полуострова, тем самым нивелируя различия фаунистического состава.

Следствием островной изоляции может являться сосредоточение в горах большей части оседлых видов — 31 против 18 на равнине, хотя общее число гнездящихся в степной зоне больше, чем в горах (табл. 3), а гнездящихся-перелетных — 83 против 62 в горах с минимумом в среднегорье — 37 видов.

К современным особенностям региональной авифауны следует отнести существование группы видов с неясным статусом. Это египетская цапля, которую до недавнего времени характеризовали как редкий залетный вид, а в 2016–2017 гг. была зарегистрирована на гнездовании (Кучеренко и др., 2018). Тонкокловый кроншнеп — в прошлом редкий пролетный кулик, а за последние 15 лет достоверно не был зарегистрирован в регионе. Кедровку — в последние десятилетия регулярно наблюдают в Крыму. Наиболее продолжительное пребывание было зарегистрировано в сезон 2008/2009 гг. (с 6.10.2008 г. по 20.10.2009 г.) (Бескаравайный и др., 2010). Вероятно, с 1990-х гг. мы наблюдаем формирование миграций у короткохвостого поморника, статус которого ранее определяли как залетный или кочующий вид.

Выделяется группа из 17 видов воробьиных, которые были зарегистрированы только 1–2 до 5 раз в периоды сезонных миграций (Бескаравайный, 2012; С. Костин, 2006; 2010). Фрагментарность встреч не позволяет однозначно опреде-

лить характер их пребывания, т.к. они в равной степени могут относиться как к залетным, так и к пролетным птицам.

За рассматриваемый период только в горной части отмечен стервятник и лапландский подорожник, тогда как только в степи зарегистрированы залеты синги, турпана, степной пустельги, кречётки, рогатого жаворонка. Зимние залеты в степь и предгорья отмечены у 5, а залеты во внегнездовое время с равнины в предгорья — у 10 видов. В обратном направлении и с материковой части Азово-Причерноморья в период мигаций и зимовки залетело 4 вида.

Часть видов — гагары, бакланы, журавли, лебеди, гуси, некоторые цапли (кваква, серая, рыжая, большая белая) — зарегистрированы в среднегорье только как транзитные мигранты, останавливаются здесь исключительно в экстренных случаях. При этом наличие криволесий и безлесных нагорий (яйл) (900–1545 м над ур. м.) определяет присутствие здесь ряда видов лесостепного, степного и водно-болотного комплексов. Здесь в периоды сезонных миграций отмечены хрустан, перепел, коростель, погоньш, чернолобый сорокопут, иволга и др., а также гнездятся кряква, серая куропатка, перепел, коростель, жаворонки, коньки, жулан, просянка.

На эту особенность распределения крымских птиц указывает и экологическая структура авифауны среднегорья, где закономерно преобладают склерофилы и дендрофилы — 77.1 и 75.9% состава экогрупп. Заметное участие кампофилов — 55.2% и лимнофилов — 32.4% проявляется в общем спектре, тогда как среди гнездящихся они составляют только 13.2 и 2.2% состава экогрупп.

Для современного состояния фауны характерно проникновение элементов гнездовой фауны степной зоны далеко в предгорья и южное побережье. По данным Бескаравайного (2007), не менее 7 видов достигают Гераклеийского п-ова и западного южного побережья и не менее 18 достигают юго-восточного побережья (от бухты Двукорная до Алушты). Акватории у южных берегов полуострова являются районами традиционных зимовок ихтиофагов (гагары, бакланы). Но за последние

50 лет у южнобережных городов сформировались стойкие зимовочные комплексы, включающие, кроме указанных видов, и поганок, чаек, крачек, лебедей, крякву, нырковых уток, лысуху. Скапливаясь здесь на весеннем пролете, подавляющее большинство цапель, уток, куликов, чаек (табл. 1) облетают горно-лесной массив с запада и востока через предгорья.

Кочёвки можно рассматривать как выражение характера пребывания, так и проявление суточного и сезонного ритмов жизненного цикла, т.е. кочёвки отражают особенности территориального распределения птиц в регионе. К кочующим по характеру пребывания относятся 6 видов (*Puffinus yelkouan*, *Pelecanus crispus*, *Somateria mollissima*, *Aquila nipalensis*, *Neophron percnopterus*, *Stercorarius pomarinus*), которые отличаются внесезонным характером перемещений.

Вторую группу (виды, совершающие суточные и сезонные кочёвки) составляют 54 вида, число которых в Равнинном – 33 и Горном Крыму – 31, но из них только по степи кочуют 23 вида, а в горах 21. Для таких горных видов как белоголовый сип и черный гриф характерны суточные кормовые вылеты в степь, а у чайковых, голубей, врановых отмечены многокилометровые регулярные суточные перемещения с мест ночевки к кормовым угодьям (свалки, озимые и яровые поля, залежи, сады и пр.) и обратно. Вдоль всей береговой линии в послегнездовой период кочует большой баклан, а по территории полуострова кочуют хохотунья и средиземноморская чайки, обыкновенный скворец, ворон, большая синица, лазоревка, деряба; в зимний период – сизая чайка и кольчатая горлица. Лимнофилы (малый баклан, два вида куликов, по три – цапель и чаек, семь – крачек, пеганка, лысуха), гнездящиеся в Присивашье и на западе Крыма, в послегнездовой период зачастую достигают предгорий в районах Севастополя и Феодосии.

Выделяется группа из 13 видов, которые, обладая ограниченным или “точечным” ареалом, широко кочуют по степи: луговой лунь, чеглок, сипуха, черноголовая овсянка; водно-болотным угодьям Присивашья: серый гусь, чирок-трескун, белоглазая чернеть, длинноносый крохаль, перевозчик, большой кроншнеп и в горах: лесной жаворонок, красноголовый королек, клест. Ее дополняют виды, для которых характерны сезонные кочевки за пределами гнездового ареала. Это гнездящиеся в Горном Крыму и кочующие по степи: клинтух, большой пестрый дятел, длиннохвостая синица, москковка, пищуха или кочующие в предгорьях: домовый сыч, сирийский дятел, чернолобый сорокопуд, сорока.

В заключение следует отметить, что современное состояние авифауны Крыма характеризуется динамичностью состава и ареалогической струк-

туры представителей всех экологических групп птиц. За последние 60–70 лет в результате антропогенной трансформации ландшафтов Равнинного (С. Костин, 2019, 2019а) и Горного (Бескаравайный, 2001; Кучеренко, 2019) Крыма наметилась определенная тенденция к нивелированию различий орнитологического населения крымской степи и предгорий (Бескаравайный, 2007; С. Костин, 2018, 2019). Проведенный анализ показал, что на современном этапе горно-лесная часть полуострова отличается “дефектностью”, свойственной островным фаунам, в то же время здесь сосредоточены ареалы эндемичных подвидов птиц. Установленные различия в составе авифаун Равнинного и Горного Крыма подтверждают наличие между ними границы зоохорионов высокого ранга. Таким образом, зоогеографические особенности Крыма, о которых писал Пузанов (1949), актуализируются современными данными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы госзадания ФГБУН “НБС-ННЦ” № 0829-2015-0002, 0829-2019-0037.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р., 1988. Птицы среднего палеолита Крыма // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 182. С. 30–63.
- Белик В.П., 2000. Птицы степного Придонья: Формирование фауны ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУБ. 376 с.
- Бескаравайный М.М., 2001. Биотопическое распределение птиц восточной части Горного Крыма // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Мелитополь: Бранта. Вып. 4. С. 42–70.
- Бескаравайный М.М., 2007. О южных границах распространения некоторых элементов гнездовой орнитофауны равнинного и предгорного Крыма // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Мелитополь: Бранта. Вып. 10. С. 7–26.
- Бескаравайный М.М., 2008. Птицы морских берегов южного Крыма. Симферополь: Н.Орианда. 160 с.
- Бескаравайный М.М., 2012. Птицы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ. 336 с.
- Бескаравайный М.М., Костин С.Ю., Кучеренко В.Н., 2010. Инвазия кедровки *Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus, 1758) в Крым в 2008/2009 гг. // Беркут. Т. 19. Вып. 1–2. С. 153–156.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1977. К изучению ископаемых птиц карстовых пещер южной части СССР (Кавказ, Крым, южная и западная Украина, Молдавия, Средняя Азия) // Proceedings of the 6th International Congress of speleology. Olomouc, CSSR. Praha: Academia. С. 275–279.

- Витер С.Г., Тайкова С.Ю., Редькин Я.А., 2015. Первые находки пустынного сорокопута *Lanius lahtora pallidirostris* в Крыму и Приазовье в 2011 и 2012 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-выпуск 1140. С. 1593–1604.
- Воинственский М.А., 1963. Ископаемая орнитофауна Крыма // Труды Комплексной карстовой экспедиции АН УССР. Вып. 1. С. 106–123.
- Воинственський М.А., 1965. Деякі риси сучасної орнитофауни Криму та її історія протягом антропогену // Наземні хребетні України. Київ: Наукова думка. С. 51–63.
- Габлиць К.И., 1785. Физическое описание Таврической губернии по ее местоположению и по всем трем царствам природы. СПб. 198 с.
- Десятко Т.Н., Джамирзоев Г.С., 2008. Каталог орнитологической коллекции Музея природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина (Кавказ, южные регионы России и Украины, Средняя Азия, Казахстан). Махачкала: ДГПУ. 236 с.
- Ена А.В., 2012. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Оріанда. 232 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю., 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. Зоологические исследования. № 14. М.: Товарищество научных изданий КМК. 171 с.
- Костин С.Ю., 2006. Общие аспекты современного состояния фауны птиц Крыма. Сообщение 1. Опыт ревизии авифаунистических списков // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Мелитополь: Бранта. Вып. 9. С. 19–48.
- Костин С.Ю., 2010. Общие аспекты современного состояния фауны птиц Крыма. Сообщение 2. Ретроспективный анализ состава авифауны и характера пребывания птиц Равнинного Крыма // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Мелитополь: Бранта. Вып. 13. С. 89–115.
- Костин С.Ю., 2011. Ареалогический анализ авифауны Горного Крыма // Экосистемы, их оптимизация и охрана. Вып. 4. С. 21–27.
- Костин С.Ю., 2014. Птицы Крымского природного заповедника // Научные записки природного заповедника “Мыс Мартьян”. Вып. 5. С. 122–204.
- Костин С.Ю., 2018. Лесомелиорация как фактор трансформации орнитофауны равнинного Крыма // Наука юга России. Т. 14. № 2 С. 98–108. <https://doi.org/10.23885/2500-0640-2018-14-2-98-108>
- Костин С.Ю., 2019. Лесохозяйственная деятельность как фактор трансформации фауны и населения птиц западной части горного Крыма // Наука Юга России. Т. 15. № 1. С. 82–93. <https://doi.org/10.7868/S25000640190110>
- Костин С.Ю., 2019а. Динамика населения птиц Крыма под влиянием гидромелиорации. Сообщение 1. Лиманно-островной комплекс // Наука Юга России. Т. 15. № 3. С. 89–99. <https://doi.org/10.7868/S25000640190310>
- Костин С.Ю., 2019б. Динамика населения птиц Крыма под влиянием гидромелиорации Сообщение 2. Плавневый комплекс // Наука юга России. Т. 15. № 4. С. 78–87. <https://doi.org/10.7868/S25001640190410>
- Костин Ю.В., 1983. Птицы Крыма. М.: Наука. 240 с.
- Кучеренко В.Н., 2019. Роль искусственных лесонасаждений в обеспечении сохранения редких видов птиц Крымского полуострова // Биологическое разнообразие и устойчивость лесных и урбоэкосистем. Симферополь: КФУ. С. 63–67.
- Кучеренко В.М., Прокопенко С.П., Жеребцова Т.А., Жеребцов Д.Ю., 2018. Сучасний статус єгипетської чаплі (*Vibulcus ibis*) на Кримському півострові // Беркут. Т. 27. Вип. 1. С. 68–75.
- Мосалов А.А., Ганитский И.В., Коблик Е.А., Глуховский М.В., Редькин Я.А., Шариков А.В., Шитиков Д.А., 2002. Зимняя орнитофауна некоторых районов побережья Крыма // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 182. С. 315–325.
- Никольский А.М., 1891. Позвоночные животные Крыма // Приложение LXVIII^{му} тому Записок Императорской Академии наук. № 4. СПб.: Типография Императорской Академии наук. С. 1–484.
- Пекло А.М., 1997. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Неворобьиные Non-Passeriformes. (Пингвинообразные Sphenisciformes – Журавлеобразные Gruiformes). Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины. Вып. 1. 156 с.
- Пекло А.М., 1997а. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Неворобьиные Non-Passeriformes. (Ржанкообразные Charadriiformes Дятлообразные Piciformes). Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины. Вып. 2. 235 с.
- Пекло А.М., 2002. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Воробьинообразные Passeriformes. Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины. Вып. 3. 312 с.
- Пекло А.М., 2008. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Воробьинообразные – Passeriformes (Alaudidae, Motacillidae, Prunellidae, Sylviidae, Regulidae, Paridae, Remizidae, Sittidae, Tichodromadidae, Certhiidae, Aegithalidae, Passeridae, Emberizidae). Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины. Вып. 4. 410 с.
- Попенко В.М., Андриющенко Ю.А., 2017. Гнездование розового фламинго (*Phoenicopterus roseus*) в Украине // Бранта: Сб. научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Вып. 20. Мелитополь: Бранта. С. 220–223.
- Пузанов И.И., 1949. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение // Ученые записки Горьковского государственного университета. Вып. 14. С. 5–32.
- Удра І.Ф., 1997. Біогеографічне районування території України // Український географічний журнал. Т. 6. № 4. С. 23–34.
- Щербак Н.Н., 1988. Зоогеографическое деление Украинской ССР // Вестник зоологии. № 3. С. 22–31.

Pallas P., 1796. Physikalisch-topographisches Gemälde von Taurien aus dem Gemälde einer im Jahre 1794 gethanen Reise. Neue Nordische Beiträge. Band VII. P. 377–438.

Puzanow I., 1933. Versucheiner Revision der taurischen Ornis // Bulletin de la Societe des Naturalistes de Moscou. Moscou. V. 42 (1). S. 3–40.

CURRENT STRUCTURE OF THE FAUNA OF AND FEATURES OF BIRD DISTRIBUTION IN CRIMEA

S. Yu. Kostin*

Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Yalta, 298648 Russia

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

A list of the Crimean bird fauna is presented to reflect the current state of knowledge and to characterize the status and environmental specificity of the species involved. For the first time, an analysis of the phenological and ecological structure of the Crimean avifauna as a whole is carried out, separately for its mountain and plain parts which support various zoochorological subunits. A special position of foothills as an area transitional between the coastal zone and the forested steppe belt is shown. Based on the literature record and collections available for the territory of the peninsula during the entire period of research (1795–2019), 385 species of birds are listed, including 9 found only as fossils. The present avifauna encompasses 320 species belonging to 53 families and 19 orders. Four orders (Passeriformes, Charadriiformes, Anseriformes, Falconiformes) comprise 254 species, or 78.6% of the Crimean avifauna, while the remaining orders contain from 1 to 13 species each. As regards the ecological structure, limnophiles (42.3%) and dendrophiles (34.5%) dominate, while campophiles account for 11.3%. In distribution, the largest number belong to the group of migrants (252 species, or 79% of the Crimean avifauna), including species whose local populations are settled (20), nesting-migratory (82), and those arriving for wintering (69). For 197 species (61.8%), nesting has been reliably documented, and further 8 species can be classified as most probably nesting. There are 99 migrant species, of which 17 overwinter and further 5 do this sporadically. As many as 167 species (52.4%) have been recorded during the winter season, 58 of them being sedentary, 63 species regularly passing the winter, 42 rarely or sporadically doing so, and 31 species occurring only in winter. The flying group includes 45 species, most of which are northern migrants (Charadriiformes, 21 and Anseriformes, 5), as well as western Palaearctic ones (4). At least 26 species, as well as probably further 17, can be assigned to the group of “vagrant birds”, while 6 species are classified as “nomadic birds”. Features of the distribution of birds over the territory are revealed when comparing the avifauna of various zoochorological subunits. The bird species diversity is decreased both from the plain (97.5% of all fauna) to the mountainous (90.3%) areas of Crimea and from the foothills (89.9%) to the mountain forest belt (53.6%). Within the steppe zone, there are more migrants (242 vs. 218), nesting (159 vs. 128) and nesting-migratory (83 vs. 62) species than in the mountains. At the same time, most of the sedentary species have been recorded in the mountainous area: 31 vs. 18 on the plain. Migrations of birds due to diurnal and seasonal rhythms are known for at least 54 species, but only 23 of them roam the steppe, and 21 species are nomadic in the mountains.

Keywords: avifauna, bird distribution, Crimean Peninsula, Russia

УДК 598.2:553.7(571.56)

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ХРУСТАНА (*EUDROMIAS MORINELLUS*) НА ПЛАТО ПУТОРАНА, СРЕДНЯЯ СИБИРЬ

© 2021 г. А. А. Романов^а, *, В. В. Тарасов^б, **

^аГеографический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119991 Россия

^бИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: putorana05@mail.ru

**e-mail: grouse@bk.ru

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.

После доработки 03.09.2020 г.

Принята к публикации 08.09.2020 г.

Приведены данные по биологии и экологии хрустана (*Eudromias morinellus*), полученные в 1988–2018 гг. в крупнейшем горном массиве Российской Арктики. Установлено, что в период размножения вид осваивает широкий диапазон высот, почти повсеместно населяет плоские вершины в пределах гольцового пояса, локально – некоторые участки подгольцового пояса и крайне редко встречается в горно-таежном поясе. Его ареал имеет явно выраженный трехмерный характер. Оптимальные местообитания в гольцовом поясе приурочены к сухим щебнистым участкам горной тундры, которые имеют бугристый микрорельеф и покрыты скудной травянистой растительностью. Обилие вида в гольцовом поясе в гнездовой период варьирует от 0.4 до 10.0 особей/км², в среднем 1.7 особей/км². Обилие хрустана максимально в средней части гольцового пояса (11.5 особей/км²) и сокращается в сторону вершин (1.3 особей/км²) и подножий склонов (3.5 особей/км²). В средней части гольцового пояса, составляющей 42% жизненного пространства в вертикальной плоскости, в гнездовой период концентрируется 70% всех особей вида. Самки до середины 3-й декады июня активно токуют в полете, а также на земле – поодиночке и группами до 15 особей. Откладка яиц начинается 7–22 июня, часто – при еще почти сплошном снежном покрове. Гнезда располагаются на высотах 850–1036 м над ур. м., в среднем 935 ± 28 (*n* = 8). Локальная гнездовая плотность, определяемая по среднему минимальному расстоянию между соседними гнездами, может составлять 1.67 гнезд/км². Наиболее ранняя расчетная дата появления птенцов 3 июля, наиболее поздняя – 18 июля, средняя – 9 июля ± 1 день (*n* = 13). В одном гнезде птенцы вылупляются в течение одних суток.

Ключевые слова: хрустан, плато Путорана, гольцовый высотный пояс, горная тундра, распространение, обилие, гнездовой период, брачное поведение

DOI: 10.31857/S0044513421060118

Хрустан (*Eudromias morinellus* Linnaeus 1758) имеет арктоальпийское распространение по всему северу Палеарктики (Степанян, 2003; Лаппо и др., 2012; Рябицев, 2014). Особенности распространения и экологии этого кулика на значительной части ареала позволяют отнести его к типично горным видам. До 1980-х гг. его справедливо признавали слабоизученным видом (Рогачева, 1988). Многие аспекты его биологии на значительной части ареала до сих пор изучены неудовлетворительно. Недостаточны даже сведения о распространении хрустана в Российской Федерации, в т.ч. на плато Путорана, где находится один из предполагаемых оптимумов гнездового ареала

(Лаппо и др., 2012). При этом констатируются снижение численности и сокращение ареала вида (Томкович, 2007) – по-видимому, во многом в результате гибели птиц на зимовках в Северной Африке, где используются пестициды против саранчи (Hable, Präsent, 1990; Saari, 1995).

Основная цель – обобщение и анализ данных по экологии и биологии хрустана на плато Путорана для использования при мониторинге и разработке мер сохранения вида. В соответствии с этим решали три основные задачи: 1 – выявление закономерностей пространственного размещения и показателей обилия вида в гнездовой период; 2 – выявление основных элементов поведе-

Таблица 1. Протяженность маршрутов (км), обилие хрустана (особей/км²) и доля его участия (%) в общем населении птиц в гнездовой период в различных пунктах плато Путорана

№	Пункты регистрации вида	Гольцовый пояс		Подгольцовый пояс	
		Обилие/ протяженность маршрутов	Доля	Обилие/ протяженность маршрутов	Доля
Север плато					
1	оз. Боковое (70°10' с.ш., 94°15' в.д.)	3.7/25	3.2	—	—
2	р. Аян (69°00'–69°20' с.ш., 93°30'–94°30' в.д.)	10.0/86	22.4	—	—
3	озера Богатырь, Нералах (69°35'–69°43' с.ш., 92°10'–92°35' в.д.)	0.5/227	0.7	—	—
4	оз. Негу-Икэн (69°35'–69°47' с.ш., 93°05'–93°15' в.д.)	0.5/141	0.5	—	—
5	оз. Богатырь-Хуолу (69°42'–69°49' с.ш., 92°30'–92°45' в.д.)	6.0/289	2.5	—	—
Центр плато					
6	оз. Аян (69°00'–69°20' с.ш., 93°30'–94°30' в.д.)	1.0/104	4.3	0.6/68	1.3
Запад плато					
7	оз. Кутарамакан (68°35'–68°50' с.ш., 91°30'–92°30' в.д.)	0.6/60	2.0	8.0/11	9.9
8	Гусиные озера в бассейне р. Курейки (68°22' с.ш., 93°30' в.д.)	0.4/113	1.1	0.2/41	0.05
9	оз. Качук (69°00' с.ш., 94°30' в.д.)*	—	—	—	—
10	Норильские озера (68°41'–68°49' с.ш., 89°36'–90°26' в.д.)**	—	—	—	—
Восток плато					
11	оз. Харпича (68°46' с.ш., 96°57' в.д.)	0.7/21	1.9	1.5/17	2.1
12	оз. Дюпкун Котуйский (68°00' с.ш., 98°30' в.д.)	1.2/21	3.4	—	—
13	оз. Нерангда (69°00' с.ш., 98°00' в.д.)***	—	—	—	—
Юг плато					
14	оз. Някшингда (67°00' с.ш., 93°30' в.д.)	1.0/30	2.2	—	—

Примечания. Обилие птиц в каждом пункте рассчитано на основании учетных маршрутов указанной протяженности. Прочерк – нет данных.

Вид зарегистрирован без определения обилия * – Морозовым (1984), ** – Кречмаром (1966), *** – Зыряновым (1988).

ния, параметров устройства гнезд, размеров кладок и яиц; 3 – установление календарных дат основных фенологических явлений в период гнездования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы по биологии и экологии хрустана собраны в 1988–2018 гг. на плато Путорана – крайней северо-западной оконечности Средне-Сибирского плоскогорья и одновременно срединной части гнездового ареала вида. Район исследований расположен между 65°00'–71°00' с.ш. и 90°00'–100°00' в.д. Площадь арены исследований составила около 250 тыс. км². Сведения, приводимые в настоящей работе, получены во время стационарных наблюдений и пеших маршрутов, которые были проведены с мая по август в вышеуказанные сезоны и которые охватили северные, южные, центральные, западные и восточные районы плато Путорана (см. табл. 1). Один и тот же

географический объект плато Путорана на разных картах может быть назван по-разному. Например, оз. Нералах в ряде картографических источников именуется как Нералак, оз. Негу-Икэн – как Негу-Икон. В нашей работе названия обследованных рек и озер соответствуют названиям на среднемасштабной топографической карте масштаба 1 : 200000.

Для анализа обилия вида использованы результаты маршрутных учетов, проведенных по методике Равкина (1967) на высотах до 1412 м над ур. м., протяженность маршрутов указана в табл. 1. Высоту местности и длину пройденного пути определяли по навигаторам GPS. Суммарная протяженность маршрутов составила 6921 км: 4063 км – в лесных ландшафтах горно-таежного пояса, 238 км – в горных редколесьях подгольцового пояса, 1204 км – в горных тундрах гольцового пояса. Птиц на маршрутах регистрировали визуально и по голосу. Все показатели обилия, приводимые в настоящей работе, получены на учетах

в период размножения, включая этапы брачных демонстраций, насиживания кладок и вождения птенцов, возраст которых не превышал 7–10 дней. Различия в уровне встречаемости по указанным этапам цикла размножения не выявлены, поэтому все данные суммированы и усреднены.

Гнезда хрустана обнаруживали, наблюдая за беспокоящимися особями, а также случайным образом при вспугивании птиц на маршрутах. Настойчиво беспокоившихся особей со второй половины июля относили к птицам, сопровождавшим затаившихся птенцов.

Степень насиженности яиц и дату появления первого яйца в кладках, сроки формирования которых неизвестны, определяли методом флотации (для куликов – по: Liebezeit et al., 2007), который является общепринятым в исследовании биологии размножения птиц (Westerkov, 1950; Rahn, 1974).

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Плато Путорана – самый крупный горный массив Российской Арктики. В соответствии с вертикальной дифференциацией растительности различают высотно-ландшафтные пояса: горно-северотаежный (лесной), подгольцовый (горно-лесотундровый) и гольцовый (горно-тундровый) (Норин, 1986). Хрустан в своем распространении на плато Путорана экологически связан почти исключительно с гольцовым поясом. Физико-географическое описание этого пояса содержится в ряде монографий (Пармузин, 1964, 1976; Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006), поэтому приведем лишь краткую характеристику основных местообитаний вида.

Гольцовый пояс расположен на высотах более 500–800 м над ур. м., где при полном отсутствии деревьев и кустарников перемежаются участки, покрытые горной тундрой и практически лишенные растительности (Куваев, 2006). Рельеф формируют возвышающиеся над окружающим пространством крутосклонные массивы плато, сильно разрушенные горные массивы со сглаженными куполообразными вершинами и пологими террасированными склонами, а также столовые горные плато с плоскими вершинами, приподнятыми в среднем на 900–1200 м над ур. м. Современный облик окружающих вершины низкогорных ландшафтов сформировался под воздействием поздне-плейстоценового оледенения.

Горные вершины плато отличаются особой экстремальностью климатических условий (Го-

лубчиков, 1996). Снег здесь регулярно выпадает и летом, и даже в июле может на несколько дней образовать устойчивый покров глубиной до 15–20 см. В годы с холодным летом, когда температура воздуха не превышает +5°C, мощный лед на озерах сохраняется в почти неизменном виде все лето (Пармузин, 1976), образуются лишь узкие (шириной 2–15 м) полыньи, вытянутые вдоль берегов. Повсеместно распространены мохово-лишайниково-осоковые, мохово-лишайниково-кустарничковые, мохово-осоково-разнотравные тундры. Проективное покрытие растительностью на разных участках гольцового пояса составляет 25–100%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение вида в пределах региона

Наблюдения, проведенные нами и другими исследователями, указывают на то, что хрустан распространен на плато Путорана почти повсеместно и зарегистрирован в большинстве обследованных пунктов: в 11 из 15 – по нашим данным (Романов, 1996, 2006а, 2013, 2015; Романов и др., 2007, 2018, 2019) и в 14 из 18 – по обобщенным данным, полученным нами и другими исследователями (Кречмар, 1966; Морозов, 1984; Зырянов, 1988). Не удалось встретить хрустана лишь в долине р. Микчангда и в котловинах озер Собачье, Кета, Агата Верхняя (Романов, 2006, 2013; Рупасов, Журавлев, 2006). Вид достоверно гнездится в северной, западной и восточной частях плато. Гнездование в центральной и южной его частях также не вызывает сомнений, но фактами не подтверждено.

Высотно-ландшафтное размещение

Хрустан – типичный обитатель горно-тундровых ландшафтов вершин плато, неотъемлемый элемент авифауны гольцового пояса, входит в число видов, формирующих ее ядро. В гнездовой период подавляющее большинство встреч зарегистрировано в гольцовом поясе на высотах 750–1245 м над ур. м., преимущественно 890–1070 м над ур. м. Вид предпочитает участки с небольшим уклоном, которые имеют бугристый микро-рельеф и которые покрыты скудной травянистой растительностью. Его оптимальные местообитания – сухие каменистые мохово-лишайниковые тундры с различной долей участия дриады (*Dryas* sp.), кассиопеи (*Cassiope* sp.) и осоки (*Carex* sp.), с обилием каменистых и щебнистых россыпей, а также мерзлотных медальонов. Охотно держится на вершинах крупных щебнистых

бугров, поверхность которых, если не считать лишайниковых куртин, лишена всякой растительности. Избегает крутых горных склонов, скал и осыпей.

Значительно в меньшей степени хрустан населяет подгольцовый пояс, куда наряду с некоторыми другими видами — тундровой куропаткой (*Lagopus muta*), золотистой ржанкой (*Pluvialis apricaria*), краснозобым коньком (*Anthus cervinus*), гольцовым коньком (*A. rubescens*), обыкновенной каменкой (*Oenanthe oenanthe*), — экологически тесно связанными с гольцовыми ландшафтами, может проникать при наличии достаточно обширных участков низкорослой горно-тундровой растительности. В подобных местообитаниях подгольцового пояса хрустан встречается в районе озер Аян, Кутарамакан, Дюпкун Курейский, Харпича. По разделяющим заросли ерника (*Betula fruticosa*), ольховника (*Duschekia fruticosa*), ивняка (*Salix glauca*, *S. lanata*) участкам каменистых горных тундр с пятнами мерзлотных форм рельефа хрустан может опускаться ниже верхней границы подгольцового пояса, которая на севере плато проходит в среднем по высоте 500, на юге — 800, на западе и в центре — 750 м над ур. м. Хрустан и тундровая куропатка в пределах подгольцового пояса строго придерживаются горно-тундровых участков. Остальные из перечисленных видов не проявляют явной биотопической избирательности и встречаются также среди редин из лиственниц (*Larix gmelinii*), куртин ольховника, на опушках горных лиственничных редколесий.

В пределах горно-таежного пояса хрустан распространен в буквальном смысле точечно (Кречмар, 1966). Основным лимитирующим фактором, препятствующим более широкому распространению вида в этом поясе, следует считать не абсолютную высоту местности, а ничтожно малую площадь пригодных для гнездования местообитаний и отсутствие экологических “русел проникновения”. Но, несмотря на это, там, где на высотах 100–120 м над ур. м. формируются подходящие биотопы, часть птиц охотно селятся локальными изолированными очагами и успешно гнездятся (Кречмар, 1966). Известны случаи гнездования в тундроподобных ландшафтах по берегам Норильских озер в пределах горно-таежного пояса (Кречмар, 1966). Формирование подходящих гнездовых местообитаний в пределах экологически чуждых виду северо-таежных ландшафтов обусловлено температурной и, соответственно, ландшафтной инверсией. Благодаря охлаждающему влиянию крупных озер, имеющих “полярный” гидрологический режим, вода весь вегетационный период имеет значительно более низ-

кую температуру, чем воздух, и в совокупности с постоянными ветрами оказывает сильнейшее охлаждающее воздействие на растительность прибрежных пространств (приозерий) на расстоянии до 1–1.5 км (Водопьянова, 1976). В приозерьях получают широкое распространение открытые тундроподобные каменистые ландшафты. Таких мест на плато Путорана немного, но единичные пары хрустанов, вероятно, гнездятся там регулярно.

В целом, на плато Путорана хрустан в гнездовой период осваивает широкий диапазон высот, при этом почти повсеместно населяет плоские вершины гольцового пояса, локально — некоторые участки подгольцового пояса, и крайне редко встречается у подножий склонов в пределах горно-таежного пояса. Ареал этого вида, обитающего во всех трех высотных поясах, имеет явно выраженный трехмерный характер. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что высотное распределение вида в пределах высотного спектра обусловлено не столько абсолютной высотой местности, сколько экологическими параметрами предпочитаемых местообитаний и границами распространения наиболее оптимальных из них.

Дифференциация обилия в пределах гольцового пояса

Выявлены существенные различия показателей обилия в разных пунктах, обследованных в разные годы (см. табл. 1). Эти различия могут быть обусловлены как межгодовой динамикой численности (Лаппо и др., 2012), так и экологическими особенностями местообитаний.

Из 11 пунктов плато Путорана, где в 1988–2018 гг. мы встретили хрустана, многочислен он был лишь в одном (р. Аян, где в населении птиц он оказался в числе доминантов с долей участия 22.4%), обычен в 5 и редок в 5 пунктах. В 8 пунктах он входил в число субдоминантов с долей участия 1.1–4.3%. По данным учетов, среднее обилие вида по всему гольцовому поясу составило 1.7 особей/км², а по подгольцовому — 0.8 особей/км². В гольцовом поясе обилие хрустана в гнездовой период варьировало от 0.4 до 10.0 особей/км², достигая максимальных значений в северных частях региона. Локальные участки повышенной плотности населения вида обнаружены в 1989 г. на вершинах плато в среднем течении р. Аян (10.0 особей/км²) и в 2018 г. в котловине оз. Богатырь-Хуолу (6.0 особей/км²). В подгольцовом поясе показатели обилия изменялись в пределах 0.2–8.0 особей/км², наибольшая плот-

ность (8.0 особей/км²) обнаружена в 1990 г. на вершинах плато у юго-западной оконечности оз. Кутарамакан.

В котловине оз. Богатырь-Хуолу на северо-западе плато выявлена вертикальная дифференциация показателей обилия хрустана в пределах нижней (730–950 м над ур. м.), средней (950–1100 м над ур. м.) и верхней (1100–1412 м над ур. м.) частей гольцового пояса, предопределенная различиями флористического состава, структуры и высоты растительного покрова, показателей проективного покрытия, широты распространения открытых каменистых поверхностей и увлажнения (Романов и др., 2019).

Нижняя часть пояса, где обилие хрустана составило 3.5 особей/км², представлена влажной мелкопочварной мохово-ивняково-осоковой горной тундрой с дриадой. В поймах рек и на пологих склонах озерных котловин широко распространены дерновинные разнотравно-луговые тундры с обилием дриады, копеечника арктического (*Hedysarum arcticum*), остролодочника (*Oxytropis* sp.), горца (*Polygonus* sp.), новосиверсии ледяной (*Novosieversia glacialis*) с проективным покрытием до 100%. Обилие трав приближает дерновинную тундру к луговым ценозам (Павлов и др., 1988).

В средней части обилие хрустана 11.5 особей/км². Проективное покрытие здесь не превышает 60%, повсеместно господствуют мохово-лишайниковые, мохово-осоковые, разнотравно-осоковые тундры с ивой арктической (*Salix arctica*), карликовой березкой (*Betula nana*), голубикой (*Vaccinium uliginosum*). Сухие пологие склоны котловин озер изобилуют мерзлотными медальонами, покрыты лишайниками, кассиопеей четырехгранной (*Cassiope tetragona*) и дриадой. Широко распространены песчано-щебнистые холмы, мозаично поросшие куртинами лишайников, дриады, злаков и незабудочника (*Eritrichinum* sp.). Холмы чередуются с обширными плоскими перелуженными долинами речек и ручьев, задернованная мелкобугристая поверхность которых занята густым растительным покровом из мхов, лишайников, дриады, кассиопеи, злаков, осок, карликовых ив. Повсюду многочисленны снежники, каменистые россыпи (курумы) и скопления валунов.

Верхняя часть гольцового пояса, где обилие хрустана составило 1.3 особей/км², отличается крайне низкими показателями проективного покрытия (лишь местами до 40%). Террасированные и крутые склоны заняты почти безжизненными холодными гольцовыми пустынями (Куваев, 2006), где мозаично чередуются многочисленные горные обрывы, скалы-останцы, обширные снежники, пятна мерзлопученного грунта, каменистые

россыпи с фрагментарным вкраплением маленьких куртинок из мхов, лишайников, осок, дриады, новосиверсии.

Количественные учеты птиц в котловине оз. Богатырь-Хуолу, целенаправленно проведенные на разных высотах, показали, что на фоне снижения общей плотности населения птиц от подножий к вершинам обилие хрустана максимально в средней части гольцового пояса и постепенно сокращается в сторону как вершин, так и подножий склонов (Романов и др., 2019). В средней части гольцового пояса, составляющей 42% жизненного пространства в вертикальной плоскости, в гнездовой период концентрируется 70% всех особей вида. С увеличением высоты, в условиях снижения теплообеспеченности, сокращения продолжительности бесснежного периода и фрагментации растительного покрова обилие снижается значительно более интенсивно.

Аналогичные закономерности вертикальной дифференциации обилия хрустана установлены при анализе соответствующих показателей в котловинах всех обследованных в 2010, 2013 и 2018 гг. гольцовых озер: Богатырь (970 м над ур. м.), Нералах (920 м над ур. м.), Богатырь-Хуолу (854 м над ур. м.) и Негу-Икэн (760 м над ур. м.). Обилие хрустана здесь оказалось максимальным (6.0 особей/км²) в котловине оз. Богатырь-Хуолу (на средних относительно других озер высотах), и его сокращение прослеживается как в направлении вышерасположенного оз. Богатырь (0.5 особей/км²), так и в направлении нижерасположенного оз. Негу-Икэн (0.5 особей/км²).

Картирование в 2018 г. в котловине оз. Богатырь-Хуолу найденных гнезд ($n = 5$) и выводков с недавно вылупившимися птенцами ($n = 3$) показало более низкое значение обилия, чем по результатам маршрутных учетов. Точки этих находок оказались ограничены участком горной тундры площадью 4 км² (см. рис. 1). При условии тотального обнаружения гнезд (что на практике недостижимо) и равного соотношения полов это соответствует обилию в 4.0 особей/км² (по данным маршрутных учетов – 6.0 особей/км²). Различия в полученных разными методами результатах можно объяснить или нарушением баланса соотношения полов (по визуальным наблюдениям, действительно, было много холостых самок), или тем, что мы нашли слишком мало гнезд, не более трети от их реального числа. Второе предположение вряд ли возможно, так как мы обследовали контрольный участок достаточно продолжительное время, а найденные гнезда размещались вполне равномерно. Это позволяет надеяться, что мы пропустили не более 1–2 гнезд. В таком случае плотность гнездования в этом “центре” состав-

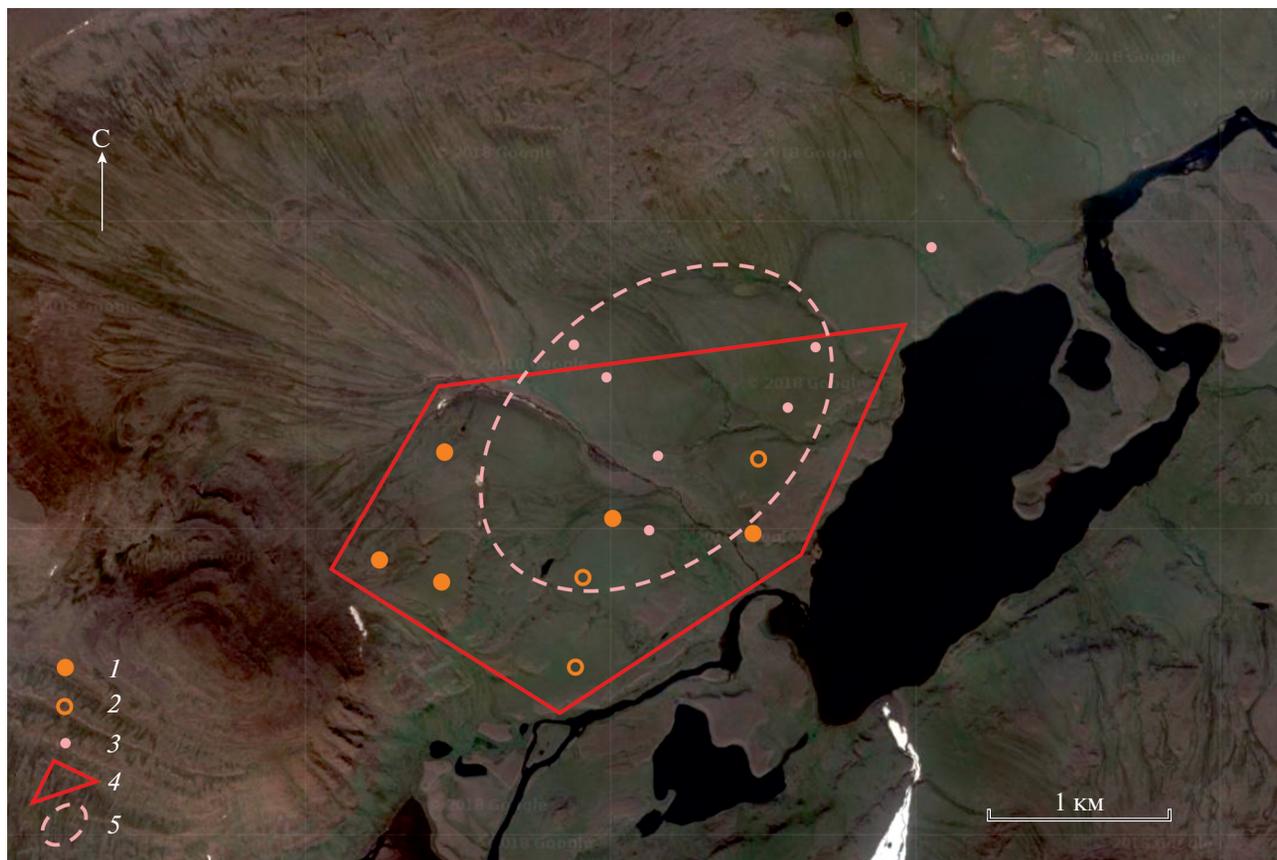


Рис. 1. Схема размещения гнезд (1), выводков (2) и стай холостых самок (3) в 2018 г. в котловине оз. Богатырь-Хуолу; 4 – контрольный участок (4 км²), 5 – участок наибольшей токовой активности самок.

вила 2–2.5 условных пар (гнезд)/км² (Романов и др., 2018). Расчет гнездовой плотности по среднему минимальному расстоянию между соседними гнездами дает еще более низкое значение. Расстояние между ближайшими гнездами и местами обнаружения выводков ($n = 14$) составило в среднем 774 ± 78 (SE) м (от 369 до 1167). Если бы все гнезда располагались равномерно по территории с таким расстоянием одно от другого, плотность составила бы 1.67 гнезд/км².

При этом здесь же, в котловине оз. Богатырь-Хуолу, выявлена выраженная неравномерность распределения птиц по территории. Так, у подножия высоких столовых гор на границе нижней и средней частей гольцового пояса, на пологих склонах с высотами от 870 до 970 м над ур. м., мы обнаружили участок повышенной концентрации птиц размером примерно 1.5×2 км. На этом участке заметно чаще, чем где-либо в других местах, мы встречали токующих самок – как в воздухе, так и на земле. Они собирались в группы до 15 особей и перемещались по этому участку, устраивая своеобразные “блуждающие тока” подобно самцам турухтана (*Philomachus pugnax*)

(см.: Рябицев и др., 2003; Рябицев, 2014). Вблизи этого “центра активности самок” располагались все найденные в тот сезон гнезда и выводки. Мы предполагаем, что на северо-западе плато Путорана такие “центры” могут быть удалены один от другого на несколько десятков километров.

Хрустан – один из 17 видов птиц, которые, несмотря на экстремальные условия среды верхней части гольцового пояса, держатся в гнездовой период на практически безжизненных вершинах плато, напоминающих по своим условиям зональные арктические тундры или полярные пустыни (Романов, 2013; Романов и др., 2019). Экстремально сжатые (из-за значительно более поздних в сравнении с меньшими высотами сроков таяния снега) сроки гнездования на вершинах плато, скорее всего, не относятся к непреодолимым препятствиям для обитания хрустана.

Брачное поведение

В 1989 г. в долине р. Аян наиболее активные брачные демонстрации пришлось на 20 июня и весьма четко совпали с окончанием массового

прохода диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) по вершинам плато. К 25 июня брачные демонстрации заметно ослабели, а к 3 июля прекратились.

Более подробные сведения о брачном поведении хрустанов удалось получить в 2018 г., к которому относятся все описанные ниже в данном разделе наблюдения. Со дня нашего прибытия в котловину оз. Богатырь-Хуолу (18 июня) мы наблюдали токовые полеты самок — до 2–3 особей находились одновременно в поле зрения. Они летали порознь на высоте 30–50 м в разных направлениях широкими (радиусом 1–2 км) кругами или почти по прямой, скрываясь за горизонтом. На земле мы встречали их поодиночке, иногда 2 птицы гонялись друг за другом с “жужжанием”. Так, 18 июня наблюдали одиночную самку, которая отдыхала и кормилась, а затем, увидев вторую птицу (пол не определен), стала преследовать ее в полете.

Известно, что хрустаны в сезон гнездования образуют брачные пары, причем зачастую еще на пролете (Cramp, Simmons, 1983; Kålås, Vurkjedal, 1984; Pulliainen, Saari, 1996), однако пар мы практически не видели. Расчетные сроки откладки яиц в тот год пришлось в среднем на 10–12 июня. По-видимому, спустя неделю после завершения кладки, ко времени начала наших работ, большинство самок уже оставили своих самцов, и пары прекратили существование.

Активное токование самок в полете продолжалось примерно до середины 3-й декады июня. Группы токующих птиц встречали и на земле. Так, 20 июня обнаружена группа из 15 самок. Они собрались на склоне приречной террасы, где шумно, с “жужжанием”, бегали по земле, демонстрировали позы угрозы и периодически атаковали друг друга. Голова при этом была опущена вниз, спина — горбом, хвост — веером, оперение распушено — как это демонстрируют дерущиеся самцы галстучника (*Charadrius hiaticula*) (см.: Cramp, Simmons, 1983). Мы были свидетелями, как одна из самок прижала соперницу к земле и долго (с полминуты) не отпускала, не переставая клевать ее в спину. Время от времени большая или меньшая часть птиц взлетала и улетала прочь от стаи, но вскоре возвращалась обратно. Ни одного самца в стае надежно разглядеть мы не сумели, хотя не исключено, что самец в стае все же был (возможно, даже в паре с самкой), и именно к нему слетелись холостые (или покинувшие самцов, приступивших к насиживанию кладок) самки, как это делают, например, холостые селезни речных уток (род *Anas*), преследуя брачные пары (см., например: Коблик, 2001). На следующий

день токующих самок здесь мы не нашли — по-видимому, они токовали где-то в другом месте. Такое поведение птиц было похоже на “блуждающее токование” самцов турухтана или тетерева (*Lyrurus tetrix*) (см.: Рябицев, 2014). По-видимому, совместное токование самок хрустана на земле встречается нечасто, описания этого явления в литературе мы не нашли.

Второй раз группа из 5 токующих птиц встречена 24 июня в 1 км от первого места. Поведение их было таким же — они шумно бегали по земле, демонстрировали позы угрозы и периодически атаковали друг друга. Вскоре 3 птицы улетели, а две другие (вероятно, самец и самка, хотя внешне надежно различить их с расстояния 30 м не удалось даже по фотографиям) долгое время продолжали ходить вместе, издавая негромкие высокие трели (явно адресованные друг другу), и кормиться. Одна из них (самка), помимо этого, непрерывно токовала, вторая (очевидно, самец) периодически присаживалась, демонстрируя гнездовые ямки. Это был единственный эпизод, когда две птицы (предположительно, брачная пара) наблюдались вместе. К моменту нашего прибытия в район исследований большинство самцов уже более недели насиживали кладки, и отсутствие пар на фоне довольно частых встреч токующих самок подтверждает данные о том, что пары у хрустанов обычно формируются на очень непродолжительное время, лишь на несколько дней, до окончания кладки (Nethersole-Thompson, 1973; Cramp, Simmons, 1983). А описанную выше встречу предполагаемой пары, судя по срокам, можно интерпретировать проявлением последовательной полиандрии. Известно, что самка может отложить кладку второму самцу уже через 5 дней после завершения первой кладки (Cramp, Simmons, 1983; Pulliainen, Saari, 1992).

В дальнейшем группы из 3–9 самок, уже не проявлявших взаимной агрессии, мы встречали еще 5 раз — до 8 июля. Они вместе кормились, токовали, улетали вместе при испугивании, издавая при взлете “жужжание”. Вскоре они перестали и токовать. Последний раз звуки токования на земле (монотонно повторяющийся короткий свист) слышали 1 июля в группе из 3 самок. Токование в полете мы продолжали регистрировать регулярно (1–2 раза в день) до 10 июля, к 14 июля оно полностью прекратилось. В горах Норвегии активное токование самок длится около месяца (Kålås, Vurkjedal, 1984), на плато Путорана, по нашим наблюдениям, — заметно меньше.

Большинство встреч самок мы регистрировали на участке размером 1.5 × 2 км (см. рис. 1), расположенном у подножия гор на пологих спускаю-

щихся к руслу реки террасах – в 0.5–1.5 км от реки, на высотах 870–970 м над ур. м., в среднем 905 ± 15 (SE), $n = 7$. При удалении от этого “центра” на 4–12 км число встреч хрустанов сокращалось в 5–10 раз. Вблизи этого “центра”, на контрольном участке площадью 4 км², мы нашли 5 гнезд и 3 выводка с недавно вылупившимися (3–5 дней назад) птенцами, т.е., наверное, половину потомства в данной локальной группировке (судя по количеству токующих самок, при условии равного соотношения полов). Возможно, как многие виды птиц, для которых характерно совместное токование особей, – глухари (род *Tetrao*), тетерева и др. – хрустаны стремились устраивать гнезда в местах расположения токовищ или неподалеку от них. Известно, что самки турухтана, например, устраивают гнезда на расстоянии не более 400 м от токовища (Nauman et al., 1986). Кроме того, очевидно, что локальная группировка в данном месте сформировалась во многом благодаря расположению первых проталин на обращенных к югу склонах котловины озера (см. рис. 1). Это согласуется с данными о том, что пары обычно образуются из стаи в 5–8 особей каждого пола, которая собирается на плоской поверхности, часто поблизости от водного потока (Cramp, Simons, 1983). По-видимому, на данном участке, который раньше других освободился от снега, осела пролетная стая птиц. Хотя в другие годы хрустаны появлялись весной на плато Путорана в основном парами и лишь изредка группами из 6–9 особей (см. ниже).

Фенология размножения

В гольцовом поясе долины р. Аян 20 июня 1989 г., когда горная тундра еще на 50% была покрыта снегом, найдено гнездо с одним свежим яйцом. В том же году в долине р. Неракачи у оз. Бокового (в 35 км севернее р. Аян) на границе гольцового и подгольцового поясов 4 августа неоднократно видели птиц, отводивших от молодых, которые к этому времени достигли 1/3 величины взрослой особи. Длина клюва, крыла, цевки одного из них составила соответственно 13, 60, 32 мм, кроющие плеча и спины распустились на 3/4 их длины, все маховые и верхние кроющие крыла находились в стадии кисточек, а на месте нижних кроющих крыла и контурных головы были заметны лишь пеньки.

В горной тундре у юго-западной оконечности оз. Кутарамакан, еще почти полностью покрытой снегом, 21 июня 1990 г. найдено гнездо с 3 ненасиженными яйцами. У средней части этого озера 5 августа наблюдали взрослую птицу, сопровож-

давшую нелетную молодую. Последняя была почти полностью оперена, достигала размеров взрослой особи, имела не полностью сформированные маховые и рулевые (длиной 10–20 мм), клюв, крыло, цевку (длиной соответственно 9, 113, 40 мм).

В гольцовом поясе у Гусиных озер 28 июня и 1 июля 2006 г. найдены 2 гнезда, в каждом из которых была полная кладка из 3 слабо насиженных яиц. Расчетные даты начала этих кладок 21 и 22 июня.

В нижней части гольцового пояса у восточной оконечности оз. Харпича 18 июня 2007 г. найдено гнездо с 3 ненасиженными яйцами.

В котловинах озер Богатырь и Нералах с 6 июля по 5 августа 2010 г. и в котловине оз. Негу-Икэн с 25 июня по 26 июля 2013 г. периодически отмечали особей, проявлявших беспокойство у гнезд или выводков. Самцы, сопровождающие птенцов, встречены 9 и 14 июля 2010 г.

В котловине оз. Богатырь-Хуолу в 2018 г. найдены 5 гнезд с полными кладками из 3 яиц. Птенцы в них появились довольно дружно: в двух гнездах 7 июля, еще в двух гнездах 8 июля и в одном гнезде 11 июля. Сроки начала гнездования определены по реконструированным датам начала насиживания кладок. Согласно данным о динамике изменения удельного веса яиц (ее определяли методом флотации), инкубация одного яйца длилась в среднем примерно 24 дня, в разных гнездах ее длительность различалась на 1–2 дня. В Шотландии и финской Лапландии инкубационный период длился дольше – около 26 дней (Nethersole-Thompson, 1973; Pulliainen, Saari, 1992). В дни, когда в известных нам гнездах появились птенцы (7–8 июля), мы встретили еще 3 выводка с птенцами 3–5-дневного возраста (уже без яйцевого зуба), в каждом выводке было по 3 птенца. С учетом данных об этих выводках, расчетная средняя дата откладки первого яйца в гнездах ($n = 8$) пришлась в 2018 г. на 10 июня ± 1 день (SE), наиболее ранняя дата – на 7 июня, наиболее поздняя дата – на 15 июня.

Когда 18 июня в 2018 г. мы прибыли в котловину оз. Богатырь-Хуолу, снег в долине реки и котловине озера уже практически растаял (оставались лишь снежники в горах). Вместе с тем, судя по нашим наблюдениям в окрестностях г. Норильска с 14 по 17 июня, весна в тот год была холодной и затяжная, таяние снега в горах началось, вероятно, не ранее 10 июня. И в эти же дни, как показывают наши расчеты, в гнездах хрустанов в районе исследований уже были яйца. Это говорит о том, что они начали гнездиться на первых про-

талилах при еще практически сплошном снежном покрове. В горах северной Скандинавии сроки гнездования вида более растянуты и приходятся на фенологически более поздние даты. Так, в Норвегии хрустаны прилетали в середине мая, занимали гнездовые участки в конце мая—начале июня, когда снег покрывал 75% поверхности, и через несколько дней начинали откладывать яйца. При этом самки продолжали токовать до второй недели июля, а сезон откладки яиц длился до 1 месяца (Kålås, Byrkjedal, 1984).

По наблюдениям за 4 гнездами в 2018 г., процесс вылупления птенцов в каждом из них занял менее суток. На севере Европы этот процесс длился от 12 часов (Pulliainen, Saari, 1992) или менее (Nethersole-Thompson (1973) до 24 часов (Kålås, Byrkjedal, 1984). В котловине оз. Богатырь-Хуолу видеонаблюдение за одним из гнезд показало, что между появлением первого и третьего птенцов прошло 16 часов, затем вся семья продолжала оставаться в гнезде еще 1.5 суток. Самец временами оставлял птенцов и уходил кормиться, отсутствуя не дольше минуты. Пока он грел младшего птенца, двое старших тоже периодически покидали гнездо и гуляли в его окрестностях, что склевывая с поверхности грунта и растений, и затем возвращались обратно в гнездо под брюхо самца.

Итак, по обобщенным данным ($n = 13$) за 1988–2018 гг., хрустаны приступали к откладке яиц с 7 по 22 июня, в среднем 13 июня ± 2 дня (SE), медиана 12 июня. В дни, когда в гнездах хрустанов появлялись первые яйца, горная тундра часто еще полностью оставалась покрытой снегом. Наиболее ранняя расчетная дата появления птенцов 3 июля, наиболее поздняя — 18 июля, средняя — 9 июля ± 1 день (SE), медиана — 8 июля.

Устройство гнезд, размеры кладок и яиц

Все известные нам полные кладки хрустана ($n = 9$) содержали по 3 яйца.

Гнездо, найденное в долине р. Аян, представляло собой слабозаметное углубление диаметром 9 см и глубиной 5 см в кочке, образованной мхом, осокой и дриадой среди мерзлотных медальонов.

Гнездо, обнаруженное у оз. Кутарамакан, представляло собой бесформенное углубление в грунте диаметром 13 см и глубиной 1 см и было расположено на вытаявшем глинисто-щебнистом бугре размером 10×15 м, покрытом мхами, лишайниками, дриадой, стелющимся ерником, ивкой и багульником (*Ledum palustre*). Размеры яиц: 29.2×41.3 , 29.8×42.5 , 29.0×42.5 мм; их вес соответственно: 18.0, 19.15, 18.1 г.

В горной тундре у Гусиных озер 2 осмотренных гнезда располагались на высотах 875 и 890 м над ур. м. Они были устроены на плоских поверхностях террас, покрытых дриадой, лишайником, мхом, кассиопеей, осокой. Не менее 30% площади этих местообитаний занимали каменистые россыпи и мерзлотные медальоны. Гнезда выглядели как ямки в примятой растительной куртинке, их внешний диаметр: 12 и 14 см, глубина лотка: 4 и 4.5 см. Размеры яиц ($n = 6$): $39.2\text{--}43.8 \times 28.9\text{--}30.1$, в среднем 41.3×29.4 мм.

Найденное у оз. Харпича гнездо располагалось в горной тундре нижней части гольцового пояса (850 м над ур. м.) в 150 м от бурного ручья и в 15 м от одиночных угнетенных лиственниц высотой 0.5–0.8 м. Оно представляло собой углубление на поверхности сырой, мохово-злаково-дриадовой кочки, расположенной среди каменистых россыпей, и было выстлано сухими листьями ивы и арктоуса (*Arctous alpina*). Внешний диаметр гнезда 12 см, глубина — 6 см. Размеры яиц: 29.1×43.0 , 30.2×42.8 , 29.3×44.1 мм.

В котловине оз. Богатырь-Хуолу обнаруженные гнезда ($n = 5$) были устроены на ледниковых моренах, пологих террасах с углом наклона до 10° (по глазомерным оценкам), среди камней и редкой растительности с проективным покрытием 30–50%. Выстилка 5 гнездовых лунок состояла из измельченного растительного мусора толщиной около 1 см. Средний диаметр лотка ($n = 3$): 10.3 ± 0.2 (SE) см, глубина — 4.2 ± 0.9 см. Средние размеры яиц ($n = 12$): $28.13 \pm 0.19 \times 41.74 \pm 0.34$ мм ($27.2\text{--}29.2 \times 40.4\text{--}43.6$). Высота местности, где были обнаружены гнезда и выводки, составила в среднем 941 ± 26 м над ур. м. (от 871 до 1036, $n = 8$).

Таким образом, все найденные в 1988–2018 гг. гнезда располагались на высоте от 850 до 1036 м над ур. м., в среднем 935 ± 28 ($n = 8$). Они представляли собой углубление в грунте диаметром от 9 до 14 см, в среднем 11, и глубиной от 1 до 6 см, в среднем 4 ($n = 8$). Размеры яиц ($n = 25$) составили в среднем $28.80 \pm 0.17 \times 41.88 \pm 0.25$ мм ($27.2\text{--}30.2 \times 39.2\text{--}44.1$).

Успешность гнездования

Скорость таяния снежного покрова и степень его мозаичности весной в значительной мере определяют распределение гнезд по территории, сроки откладки яиц и саму возможность гнездования. По-видимому, сильные снегопады в начале лета могут стать причиной гибели кладок (Cramp, Simmons, 1983), о чем косвенно свидетельствуют и наши наблюдения в конце июня 1988 и 1989 гг. за вертикальными перемещениями

хрустанов (см. ниже). В годы с благоприятными погодными условиями случаи гибели кладок или яиц не отмечены. Так, в 2018 г. во всех 5 гнездах, которые находились под наблюдением, благополучно вывелись все птенцы. Следует отметить, что в тот год успешность гнездования у всех видов птиц была высокой. Из 39 гнезд, судьбу которых удалось проследить, неудачными оказались лишь 4. Из отложенных всеми видами 167 яиц благополучно вывелись и покинули гнезда 144 птенца, таким образом, общая успешность гнездования птиц составила 86% (Романов и др., 2018). Столь высокая успешность гнездования, помимо благоприятных погодных условий, была обусловлена также низким уровнем хищничества на фоне обилия мелких грызунов. Здесь, в котловине оз. Богатырь-Хуолу мы не встречали песцов (*Vulpes lagopus*), лисиц (*V. vulpes*), лишь однажды был отмечен горноста́й (*Mustela erminea*). Из птиц потенциальным разорителем гнезд был лишь длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*), но в качестве кормовых объектов его в полной мере обеспечивали многочисленные полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffi*) и копытные лемминги (*Dicrostonyx torquatus*). В другие годы судьбу найденных гнезд проследить не удалось.

Реакция насиживающих птиц на фактор беспокойства

В 2018 г. при контрольных посещениях гнезд мы заставали на кладках только самцов. Самки участия в насиживании не принимали, хотя известно, что в других частях ареала это иногда случается (Stamp, Simmons, 1983; Lückner et al., 2011; Bassi et al., 2014). Поведение самцов при приближении человека было разным: в 13 случаях из 31 они затаились и взлетели в самый последний момент из-под ног, в 18 случаях — незаметно сошли с гнезда заранее. При этом 4 самца 10 раз подпустили человека вплотную к гнезду и лишь 5 раз сошли с него заблаговременно. А пятый самец, на которого пришлась половина всех наблюдений (из-за непосредственной близости гнезда к нашему палаточному лагерю), почти каждый раз (в 13 визитах из 16) заранее незаметно сходил с гнезда. Этот же самец 4 июля трижды кратковременно сходил с насиживаемой кладки, чтобы отогнать оказавшегося вблизи гнезда галстучника.

Сроки миграций

Во время весеннего движения хрустанов их встречали в основном парами и лишь изредка группами из 6–9 особей. Наиболее ранние даты встреч — 5 июня 1988 г. в районе оз. Аян, 14 июня

1989 г. в среднем течении р. Аян (Романов, 1996). В этих районах птицы появились в горной тундре, когда более 30% ее поверхности было покрыто нестаявшим снегом. В некоторые годы хрустан прилетает фенологически еще раньше, когда снежный покров находится в зимнем состоянии, а его таяние только начиналось. Подобная ситуация была зафиксирована нами, например, 16 июня 1990 г. у оз. Кутарамакан, а Морозовым (1984) — 25 июня 1980 г. у оз. Капчук.

Сильные снегопады и похолодание 20–22 июня 1988 г. заставили птиц, державшихся на вершинах плато, спуститься в межгорные долины. В это время продолжался прилет хрустанов, которые из-за неблагоприятной погоды не имели возможности переместиться в горную тундру. В результате птицы скапливались на болотах среди лиственничников, в редколесьях, на береговых галечниках оз. Аян, заросших злаками. Видимо, даже у воды не все могли прокормиться, т.к. на берегу озера находили погибших от истощения птиц ($n = 5$). Скудное содержимое желудков двух вскрытых особей состояло из измельченной растительной массы, ягод шикши, личинок комаров и гастролитов. В 1989 г. в долине р. Аян 24 и 25 июня сильные снегопады стимулировали вертикальные перемещения и концентрации птиц у реки, подобные тем, что происходили годом ранее у оз. Аян (Романов, 1996).

Вероятно, сильные снегопады также стали причиной кочевок хрустанов 23–25 июля 2010 г. у берегов озер Богатырь и Нералах, где активно перемещавшиеся птицы держались одиночно или группами по 2–5 особей.

Осенью большинство птиц отлетает из региона, вероятно, к 20 августа. Из бассейна р. Аян в 1989 г. хрустаны исчезли к 16 августа. Отлет хрустанов из окрестностей оз. Капчук Морозов (1984) в 1980 г. наблюдал 16–20 августа. В 1990 г. у оз. Кутарамакан интенсивный осенний пролет шел 18–19 августа и совпал с резким похолоданием и мощными снегопадами, образовавшими сплошной снежный покров в гольцовом и подгольцовом поясах плато. В эти дни стаи из 10–30 хрустанов постоянно летели низко над водой на юго-запад, а на берегах озера повсеместно встречались одиночки, пары и группы из 3–4 особей, собиравших корм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что хрустан распространен по территории плато Путорана почти повсеместно, достоверно гнездится в его северной, западной и восточной частях. В гнездовой период он осваи-

вает широкий диапазон высот, населяя преимущественно плоские вершины гольцового пояса, локально — некоторые участки подгольцового пояса и крайне редко встречаясь в пределах горно-таежного пояса. Высотное распределение вида обусловлено не столько абсолютной высотой местности, сколько экологическими параметрами предпочитаемых местообитаний. Ареал вида в пределах Путорана имеет явно выраженный трехмерный характер.

Хрустан — типичный обитатель горно-тундровых ландшафтов вершин плато, характерный элемент авифауны гольцового пояса, входящий в число видов, формирующих ее ядро. В гнездовой период держится преимущественно в интервале 890–1070 м над ур. м. Предпочитает участки с небольшим уклоном, имеющие бугристый микро-рельеф и покрытые скудной травянистой растительностью. Оптимальные местообитания — сухие каменистые мохово-лишайниковые тундры с различной долей участия дриады, кассиопеи и осоки, обилием каменистых и щебнистых россыпей, а также мерзлотных медальонов. Охотно держится на вершинах крупных щебнистых бугров, поверхность которых, если не считать лишайниковых куртин, почти лишена всякой растительности.

Распределение хрустана в пространстве неравномерно. Обилие в оптимальных горно-тундровых местообитаниях гольцового пояса в гнездовой период варьирует в пределах 0.4–10.0 особей/км², составляя в среднем 1.7 особей/км². Обилие вида максимально в средней части гольцового пояса и постепенно сокращается в сторону как вершин, так и подножий склонов. Кроме того, очаги повышенной плотности можно наблюдать на относительно небольших участках местности, где формируются локальные центры токовой активности самок. В таких случаях птицы придерживаются ограниченной территории, на которой не только совершают обычные для этого вида одиночные рекламные полеты, но и собираются на земле для совместного токования группами до полутора десятков особей. К таким “центрам” может быть приурочено и распределение гнезд на местности.

Птицы прилетают в места размножения в основном парами, которые распадаются вскоре после откладки яиц. Покинув приступивших к насиживанию самцов, самки еще около двух недель продолжают активно токовать, пытаясь привлечь новых самцов, затем активность токования заметно снижается и по истечении еще двух недель полностью прекращается. В годы наших исследований птицы начинали откладывать яйца с 7 по

22 июня, в среднем — 13 июня ± 2 дня ($n = 13$). Экстремальные погодные-климатические условия в гнездовой период не являются непреодолимыми для хрустана. Он может приступать к гнездованию, даже когда гольцовые вершины плато еще полностью покрыты снегом. В целом, сроки размножения хрустанов на плато Путорана более сжаты, чем в северо-европейской части ареала, а отдельные фазы этого цикла имеют меньшую продолжительность.

Найденные гнезда располагались на высоте от 850 до 1036 м над ур. м., в среднем 935 ± 28 ($n = 8$). Они представляли собой углубление в грунте диаметром от 9 до 14 см, в среднем 11, и глубиной от 1 до 6 см, в среднем 4 ($n = 8$). Все полные кладки ($n = 9$) содержали по 3 яйца. Размеры яиц ($n = 25$) составили в среднем $28.80 \pm 0.17 \times 41.88 \pm 0.25$ мм ($27.2–30.2 \times 39.2–44.1$). Наиболее ранняя расчетная дата появления птенцов — 3 июля, наиболее поздняя — 18 июля, средняя — 9 июля ± 1 день ($n = 13$). Птенцы из одного выводка появляются на свет в течение одних суток. Случаев разорения гнезд хищниками или гибели яиц из-за неблагоприятных погодных условий не отмечено. Примерно к 20 августа птицы покидают места гнездования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”. Обобщение и анализ представленного материала выполнены в рамках деятельности Русского общества сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира и госзадания института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водопьянова Н.С.*, 1976. О влиянии озер Путорана на прибрежную растительность // Природно-ландшафтные основы озер Путорана // Труды Лимнологического ин-та СО АН СССР. Т. 22 (42). Новосибирск. С. 86–92.
- Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н.*, 1987. Горы. М.: Мысль. 399 с.
- Голубчиков Ю.Н.*, 1996. География горных и полярных стран. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Зырянов В.А.*, 1988. Орнитофауна окрестностей оз. Нерангда // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ, Сиб. отделение НИИ СХ Крайнего Севера. Новосибирск. С. 88–96.

- Коблик Е.А., 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). Ч. 1. М.: Изд-во МГУ. 384 с.
- Кречмар А.В., 1966. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 185—312.
- Куваев В.Б., 2006. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 568 с.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.-мл., 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М.: УФ Офсетная печать. 448 с.
- Морозов В.В., 1984. Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. С. 30—40.
- Норин Б.Н., 1986. Общая характеристика растительности // Горные фитоценологические системы Субарктики. Л.: Наука. С. 164—168.
- Павлов Б.М., Александрова А.С., Шелковникова Т.А., 1988. Природные комплексы и их охрана // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. С. 102—117.
- Пармузин Ю.П., 1964. Средняя Сибирь. М.: Наука. 310 с.
- Пармузин Ю.П., 1976. Основные особенности массо- и энергообмена в озерных котловинах путоранской провинции Субарктики // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск. С. 4—10.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66—75.
- Рогачева Э.В., 1988. Птицы Средней Сибири: распространение, численность, зоогеография. М.: Наука. 309 с.
- Романов А.А., 1996. Птицы плато Путорана. М.: тип. Россельхозакадемии. 297 с.
- Романов А.А., 2006. Видовой состав, численность и ландшафтно-биотопическое размещение птиц в бассейне р. Северной // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. М. С. 9—70.
- Романов А.А., 2006а. Фауна и население птиц центральной части котловины оз. Кета // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. М. С. 71—102.
- Романов А.А., 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 475 с.
- Романов А.А., 2015. Авифауна плато Путорана. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 196 с.
- Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев Е.А., Голубев С.В., 2007. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М. С. 7—70.
- Романов А.А., Тарасов В.В., Мелихова Е.В., Тимченко А.С., Зарубина М.А., Яковлев В.О., 2018. Авифауна котловины озера Богатырь-Хуолу (северо-запад плато Путорана, Красноярский край) // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 92—104.
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Зарубина М.А., 2019. Птицы гор Северной Азии: итоги исследований 2010—2018 гг. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 240 с.
- Рупасов С.В., Журавлев Е.А., 2006. Орнитофауна долины р. Микчангда и прилегающих территорий // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. М. С. 122—154.
- Рябицев В.К., 2014. Птицы Сибири: справ.-определитель. Т. 2. М.; Екатеринбург: Кабинетный ученый. 452 с.
- Рябицев В.К., Алексеева Н.С., Тюлькин Ю.А., 2003. К распространению, биологии, экологии и поведению турухтана *Philomachus pugnax* на Ямале // Русский орнитологический журнал. Вып. 243. С. 1277—1290.
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: Наука. 727 с.
- Томкович П.С., 2007. Динамика численности хрустана: тревожные мысли на “зыбкой почве” // Информационные материалы Рабочей группы по куликам. Вып. 20. С. 43—45.
- Bassi E., Vigano E., Sciegghi G., 2014. New breeding of the Eurasian Dotterel, *Eudromias morinellus*, in the Italian Alps // Rivista Italiana di Ornithologia — Research in Ornithology. V. 84 (1). P. 5—10.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1983. The Birds of the Western Palearctic. Oxford: Oxford University Press. V. 3. 913 p.
- Hable E., Präsent I., 1990. Die Forschungsstätte “Pater Blasius Hanf” am Furtnersteich (Gemeinde Mariahof, Bezirk Murau) // Schwarzenbergische Archive. P. 181—257.
- Hayman P., Marchant J., Prater T., 1986. Shorebirds: an identification guide to the waders of the world. Boston: Houghton Mifflin. 412 p.
- Kålås J.A., Byrkjedal I., 1984. Breeding chronology and mating system of the Eurasian Dotterel (*Charadrius morinellus*) // Auk. V. 101. P. 838—847.
- Liebezeit J.R., Smith P.A., Lancot R.B., Schekkerman H., Tulp I., Kendall S.J., Tracy D.M., Rodrigues R.J., Meltofte H., Robinson J.A., Gratto-Trevor C., McCaffery B.J., Morse J., Zack S.W., 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models // Condor. V. 109. P. 32—47.
- Lücker L., Kraatz S., Kraatz B., 2011. Field notes on the breeding biology of the Dotterel *Charadrius morinellus* in arctic Norway // Ornis Svecica. V. 21. P. 109—118.
- Nethersole-Thompson D., 1973. The Dotterel. London: Collins. 288 p.
- Pulliainen E., Saari L., 1992. Breeding biology of the Dotterel *Charadrius morinellus* in eastern Finnish Lapland. Ornis Fennica. V. 69. P. 101—107.

- Pullianen E., Saari L.*, 1996. Pre- and non-breeding biology of Dotterel *Charadrius morinellus* on Varriotunturi fell area, NE Finland // Wader Study Group Bull. V. 81. P. 54–58.
- Rahn H.*, 1974. The avian egg: incubation time and water loss // Condor. V. 76 (2). P. 147–152.
- Saari L.*, 1995. Population trends of the dotterel *Charadrius morinellus* in Finland during the past 150 years // Ornis Fennica. V. 721. P. 29–36.
- Westerkov K.*, 1950. Method for determining the age of game bird eggs // Journal of Wildlife Management. V. 14. P. 56–57.

BREEDING BIOLOGY OF THE EURASIAN DOTTEREL (*EUDROMIAS MORINELLUS*) ON THE PUTORANA PLATEAU, CENTRAL SIBERIA

A. A. Romanov^{1, *}, V. V. Tarasov^{2, **}

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

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

*e-mail: putorana05@mail.ru

**e-mail: grouse@bk.ru

Data on the biology and ecology of the Eurasian Dotterel, *Eudromias morinellus*, in the largest mountain range of the Russian Arctic are presented. The data analyzed were obtained in 1988–2018 both on route bird censusing at unlimited distances and from stationary observations. Eurasian dotterels were found almost everywhere over the Putorana Plateau, and their breeding was confirmed in its northern, western and eastern parts. During the breeding season, these birds preferably inhabit flat tops of the alpine altitudinal belt, locally some parts of the subalpine belt and very rarely suitable sites within the mountain taiga belt. The spatial distribution of the species within the Putorana Plateau is clearly three-dimensional. During the breeding season, Eurasian dotterels are most common at altitudes from 890–1070 m above sea-level, preferring gently sloping dry stony moss-and-lichen tundra habitats with sparse herbaceous vegetation and a hummocky microrelief. The abundance of the species in optimal habitats within the alpine belt during the breeding season varied from 0.4 to 10.0 individuals/km² (1.7 in./km² on the average), with the maximum in the center of the alpine belt (11.5 in./km²) and gradually decreasing both upwards to the peaks (1.3 in./km²) and downwards to the foothills of slopes (3.5 in./km²). Thus, 70% of all Eurasian dotterels are concentrated in the central part of the alpine belt which covers 42% of the species' vertical living space. Furthermore, hotspots of an increased density of these birds can be found in relatively small areas where local centers of female display activity are formed. Females keep to a limited area where they not only perform single display flights typical of this species, but also gather in groups up to 15 birds for a kind of lekking on the ground. The distribution of nests over an area can also be confined to such hotspots of female lekking. Birds arrive to breeding grounds mainly in pairs which break up soon after egg laying. Then, after males start incubating the eggs, females continue their display activities for about a fortnight (till ca. June 25th) trying to attract new males. Such an activity is then significantly reduced for another fortnight to finally cease. The nests found were located at altitudes from 850–1036 m above sea-level (935 ± 28SE m on the average; *n* = 8). Egg laying began approximately on June 7–22 (June 13 ± 2 SE days on the average; *n* = 13), often when the alpine tops of the plateau were still completely covered with snow. The estimated dates of hatching were July 3–18 (July 9 ± 1 day on the average). Chicks of the same broods hatched within one day. In general, the breeding season of Eurasian dotterels and its separate phases were shorter on the Putorana Plateau than in Northern Europe. We failed to record cases of nest predation or desertion due to unfavorable weather conditions. The birds left the breeding grounds by about August 20th.

Keywords: Eurasian Dotterel, Putorana Plateau, alpine high-altitude belt, mountain tundra, distribution, abundance, breeding period, mating behavior

УДК 598.842.3

БИОАКУСТИЧЕСКАЯ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПОДВИДОВ ВАРАКУШКИ (*CYANECULA SVECICA*, MUSCICAPIDAE, AVES) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

© 2021 г. О. А. Дмитриева^{a, *}, В. В. Иваницкий^{a, **}, Я. А. Редькин^{b, ***},
М. М. Белоконов^{c, ****}, Е. Л. Мацына^{d, *****}, И. М. Марова^{a, *****}

^aБиологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

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

^cИнститут общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН, Москва, 119991 Россия

^dЭкоцентр “Дронт”, Нижний Новгород, 603000 Россия

*e-mail: neun.welle@gmail.com

**e-mail: vladivanit@yandex.ru

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

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

*****e-mail: elmatzuna@yandex.ru

*****e-mail: collybita@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 16.08.2020 г.

Принята к публикации 08.09.2020 г.

В центральной части ареала изучали биоакустическую, генетическую и морфологическую изменчивость варакушки (*Cyanecula svecica*) — политипического вида с транспалеарктическим распространением и сложной подвидовой дифференциацией. Наибольшее внимание уделено полиморфному подвиду *C. s. volgae*, по всему ареалу которого совместно встречаются белозвездные, рыжезвездные и промежуточные морфотипы. Проведенный анализ свидетельствует о незначительном в целом уровне дивергенции *C. s. volgae* по сравнению с тремя сопредельными подвидами (*C. s. cyanecula*, *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis*) по всем изученным признакам. По песне отличие *C. s. volgae* наблюдается только при сравнении с *C. s. cyanecula*, по морфологическим признакам *C. s. volgae* широко перекрывается со всеми подвидами, по двум изученным нами генетическим маркерам отличий от *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis* также не выявлено. Таким образом, основной спецификой подвида *C. s. volgae* остается его ярко выраженный полиморфизм. При этом значимых различий между рыжезвездными и белозвездными морфотипами мы не выявили ни по вокальным, ни по размерным, ни по генетическим характеристикам, вследствие чего форму *C. s. volgae* можно рассматривать как единый самостоятельный подвид. Высказано предположение о том, что возникновение современной формы *C. s. volgae* могло происходить в результате трансформации местообитаний хозяйственной деятельностью человека, которая привела к возникновению зоны вторичного контакта европейской белозвездной расы *C. s. cyanecula* и северной рыжезвездной формы *C. s. svecica*.

Ключевые слова: песня, полиморфизм, гибридизация, филогения, биогеография

DOI: 10.31857/S0044513421080043

Варакушка (*Cyanecula svecica* (Linnaeus 1758)) — политипический вид со сложной подвидовой дифференциацией. В границах ее огромного ареала, охватывающего почти всю Палеарктику и часть Неарктики (Аляска), выделяют до 15 подвидов (географических рас) (Tugarinov, 1929; Козлова, 1945; Степанян, 1990). Географическая изменчивость проявляется в общих размерах и пропорциях тела, окраске верхней стороны тела и

головы. У самцов варьирует интенсивность голубого тона груди (пластрона). Но самым ярким проявлением морфологической изменчивости варакушки, неизменно привлекающим к себе внимание, являются наличие, цвет и размеры центрального пятна на грудном пластроне — так называемой звезды. Известны беззвездные, белозвездные и рыжезвездные морфотипы, в ряде районов распространены полиморфные популя-

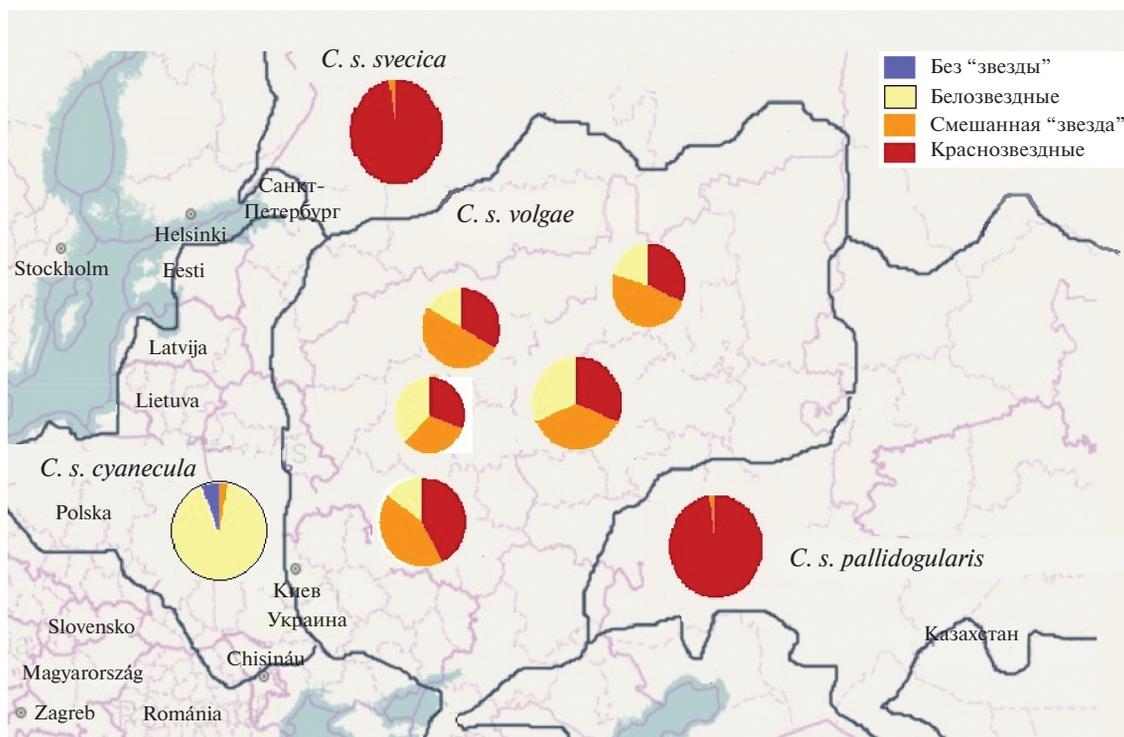


Рис. 1. Распространение подвидов *C. s. cyanecula*, *C. s. svecica*, *C. s. pallidogularis*, *C. s. volgae* и изменчивость окраски на-грудного пятна (пластрона) внутри подвида *C. s. volgae* (по данным анализа коллекционных материалов).

ции, где совместно встречаются самцы с разными типами окраски пластрона и не представляют редкости промежуточные варианты (Сушкин, 1925; Tugarinov, 1929; Портенко, 1954; Мацына, 2006; Pavel, Chutny, 2013; Petrilák, 2014).

По молекулярно-генетическим данным, базальной формой считают беззвездный испанский подвид *C. s. azuricollis* (Rafinesque 1814) и эволюционно тесно связанные с ним подвиды белозвездных варакушек *C. s. cyanecula* (Meisner 1804) и *C. s. namneum* (Mayaud 1934), тогда как все рыжезвездные варакушки — производные от него (Questiau et al., 1998; Hogner et al., 2013 цит. по: Petrilák, 2014; Zink et al., 2003; Johnsen et al., 2006). Межпопуляционная дифференциация мтДНК незначительна и не соответствует делению на подвиды, основанному на морфологических признаках. Достоверно различаются лишь все южные и все северные популяции, причем широко распространенный северный подвид *C. s. svecica* генетически более однороден (Zink et al., 2003). Анализ микросателлитов выявил значительно большее соответствие принятой подвидовой структуре (Johnsen et al., 2006). В частности, найдены различия между белозвездным *C. s. cyanecula*, с одной стороны, и рыжезвездными *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis* Zarudny 1897, с другой. Различия между *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis* гораздо

менее значительные, нежели между каждым из них и *C. s. cyanecula* (Johnsen et al., 2006). В упомянутой работе не использовали экземпляры из ареала *C. s. volgae* (O. Kleinschmidt 1907), поскольку, как полагают авторы, это могло привести к размыванию границ между выборками и утрате четко выраженных генетических паттернов, соответствующих разным подвидам.

Между тем подвид *C. s. volgae*, распространенный в центральной России и в восточных областях Украины и Белоруссии, представляет особый интерес. Он обитает почти в центре видового ареала и граничит с другими подвидами: белозвездным *C. s. cyanecula* на западе, рыжезвездными *svecica* (на севере и северо-востоке) и *C. s. pallidogularis* (на востоке и юго-востоке). По всему ареалу *C. s. volgae* совместно, но в разной пропорции, встречаются белозвездные и рыжезвездные морфы, а также разнообразные промежуточные варианты окраски (рис. 1). Предполагают, что *C. s. volgae* представляет собой результат гибридизации рыжезвездных и белозвездных варакушек (Tugarinov, 1929; Матюхин, 2000; Мацына, 2006; Petrilák, 2010), однако природа полиморфизма *C. s. volgae* до конца не разгадана.

Вопрос о подвидовых особенностях песни варакушки — с учетом ее впечатляющего таксономического разнообразия — изучен недостаточно.

Нам известна единственная публикация на эту тему о сравнении песни двух подвидов – рыжезвездного *C. s. svecica* и белозвездного *C. s. cyanecula*. По данным Turčoková et al. (2010) *C. s. svecica* обладают более низкочастотной песней, нежели *C. s. cyanecula*, что авторы связывают с разной биотопической приуроченностью этих подвидов. Прочие подвиды варакушки с биоакустической точки зрения не изучены.

Цель нашей работы состоит в том, чтобы изучить биоакустическую и генетическую изменчивость в полиморфной популяции подвида *C. s. volgae*, оценить сходство и различия в пении самцов белозвездного, рыжезвездного и промежуточного морфотипов, проанализировать морфологические признаки, а также провести сравнение с данными по сопредельным подвидам: *C. s. cyanecula*, *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами записаны 27 самцов *C. s. volgae* близ Нижнего Новгорода (16 рыжезвездных, 7 белозвездных и 4 с промежуточной окраской). Подробное описание этой полиморфной популяции опубликовано (Мацына, 2006). Пение 13 самцов *C. s. pallidogularis* записала Л.А. Немченко в заказнике Дьяковский лес в Саратовской обл. Записи сделаны на цифровой диктофон OLYMPUS LS-5 с выносным конденсаторным микрофоном Philips SBC ME570 и параболическим рефлектором Sony PBR-330 и на профессиональный магнитофон Marantz PMD 660 с конденсаторным микрофоном Sennheiser ME 66 с предусилителем K6. Все записи выполнены в формате Windows PCM (wav). От одного самца делали по одной записи песни в течение 10 мин. Для каждого из записанных самцов в полиморфной популяции *C. s. volgae* определена окраска нагрудного пятна; 17 из этих самцов были пойманы для измерений, описания окраски и взятия крови для генетического анализа.

Использованы также 15 фонограмм, находящихся в свободном доступе на сайте www.xeno-canto.org (подвиды *C. s. cyanecula* и *C. s. svecica*). Общий объем данных, участвующих в сравнении вокализации варакушек из разных регионов, составил 358 песен.

Записи проанализированы в программе Syrinx v.2.6. Мы применяли стандартную методику иерархического описания песни птиц с выделением вокальных компонентов разного уровня: элементов (нот), слогов и фраз (Панов, Опаев, 2011; Иваницкий и др., 2013). Элементы – это компоненты, изображаемые на сонограмме в виде отдельных сплошных (не имеющих внутри се-

бя перерывов) фигур. Слоги – компоненты, состоящие из 2–3 элементов, разделенных короткими паузами и всегда исполняемых вместе. Фразы – последовательности, состоящие из сходных комбинаций нот (слогов), или же комбинации разных слогов, которые всегда исполняются вместе.

Для каждой отдельной песни измеряли ряд параметров, следуя методике Turčoková et al. (2010): 1) максимальная частота, 2) минимальная частота, 3) частотный диапазон, 4) длительность песни, 5) число слогов, 6) число типов слогов, 7) число переключений между разными типами слогов, 8) число фраз, 9) пластичность – отношение числа переключений между фразами к максимально возможному числу переходов в песне данной длительности (пластичность песни рассчитывается так: число переходов/(число фраз в песне 1)), 10) разнообразие (отношение количества слогов в песне к количеству типов слогов в песне). Поскольку из каждой записи было изучено несколько песен от одного самца, то для того чтобы избежать псевдорепликации, для дальнейшего анализа использовали средние значения по каждой записи (от каждого самца брали по возможности не менее 5 песен для получения усредненного значения). Каждое среднее значение для самца варакушки принимали за отдельное независимое наблюдение. Результаты измерений приведены в табл. 1.

Для генетического анализа взяты образцы крови 17 самцов из полиморфной популяции *C. s. volgae* близ Нижнего Новгорода. Кровь брали из подключичной вены на бумажные фильтры. Для сравнения с “чистыми” белозвездными *C. s. cyanecula* (Белоруссия) использовали спиртовой мышечный материал (4 экз.) и фрагменты кожи с тушек (3 экз.) из коллекции Зоологического музея МГУ (сборы А. Шаповала, Н. Дацкевича и В. Гаврина). Анализировали два участка мтДНК – цитохром b (белок-кодирующий регион, 456 п.н.) и контрольный регион (850 п.н.). ДНК выделяли наборами Diatom™ DNA Prep 100 (ООО “Лаборатория Изоген”). Качество выделенной ДНК проверяли при помощи электрофореза 2–3 мкл образца в 0.7–1.0% агарозном геле (Белоконь и др., 2014). Для амплификации, секвенирования и очистки применяли наборы реагентов GenePak® PCR Core и Diatom™ DNA Clean-Up (ООО “Лаборатория Изоген”). Использовали праймеры, указанные в работе Zink et al. (2003): L14841 (5'-CCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA-3'); H15299 (5'-GGAGGAAGTGCAGGGCGAAGAATCG-3') для цитохрома b и LCR4 (5'-CTCACGAGAACCGAGCTACT-3'); H1248 (5'-CATCTTCAGTGTTCATGCT-3') для контроль-

Таблица 1. Параметры песни четырех подвидов варакушки

Подвиды и морфы	<i>n</i>	<i>F</i> _{min}	<i>F</i> _{max}	<i>F</i> _{dif}	Длина песни	Число элементов	Число типов элементов	Число переходов	Разнообразие	Размер репертуара	Пластичность	Скорость пения
<i>C. s. volgae</i> (красная звезда)	15	7.69 ± 0.36	2.05 ± 0.20	5.64 ± 0.52	7.72 ± 2.52	26.96 ± 6.72	9.03 ± 1.21	11.36 ± 2.5	3.38 ± 1.31	43.36 ± 13.25	0.33 ± 0.07	3.50 ± 1.52
<i>C. s. volgae</i> (белая звезда)	8	7.63 ± 0.69	2.18 ± 0.22	5.44 ± 0.82	9.01 ± 1.69	26.94 ± 6.74	8.56 ± 1.51	10.79 ± 2.22	3.51 ± 0.78	50.66 ± 16.86	0.34 ± 0.06	3.92 ± 0.93
<i>C. s. volgae</i> (смешанная звезда)	6	7.22 ± 0.76	2.09 ± 0.32	5.13 ± 0.92	10.14 ± 5.79	25.2 ± 10.8	9.44 ± 2.69	11.09 ± 5.30	3.03 ± 1.30	48.5 ± 20.3	0.38 ± 0.26	2.75 ± 0.45
<i>C. s. cyanecula</i>	7	7.44 ± 0.15	1.63 ± 0.39	5.81 ± 0.43	11.15 ± 1.76	31.97 ± 2.36	10.16 ± 0.76	13.09 ± 2.43	3.35 ± 0.68	50.33 ± 14.3	0.17 ± 0.03	4.42 ± 1.13
<i>C. s. pallidogularis</i>	10	7.39 ± 0.29	2.17 ± 0.34	5.22 ± 0.33	7.57 ± 2.48	24.24 ± 5.78	8.50 ± 1.33	11.24 ± 2.63	3.27 ± 0.94	46.75 ± 9.95	0.22 ± 0.05	4.05 ± 0.89
<i>C. s. svecica</i>	7	7.37 ± 0.65	1.77 ± 0.28	5.60 ± 0.78	9.58 ± 2.32	33.83 ± 9.87	9.37 ± 1.63	12.96 ± 2.31	4.09 ± 1.81	—	0.14 ± 0.03	3.85 ± 0.69

*F*_{min} – минимальная частота, *F*_{max} – максимальная частота, *F*_{dif} – частотный диапазон. Прочерк – данные отсутствуют.

ного региона. После амплификации качество проверяли на наличие продуктов в 1.5% агарозном геле. Полученные продукты реакций хранили при температуре –20°C. Секвенирование ДНК проводили в фирме “Евроген” (Москва). Идентификацию осуществляли путем сравнения полученных последовательностей нуклеотидов с базой данных NCBI (National Center for Biotechnology Information, США). Сравнение полученных последовательностей проводили в программе Bioedit Sequence Alignment Editor 7.2.6.

Морфологические признаки варакушек изучали по коллекциям Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ, Зоологического института РАН, кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ, Государственного Дарвиновского музея, Кировского городского зоологического музея, Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета, Сибирского федерального университета (Красноярск), личной коллекции В.В. Гричика (Минск). Также использованы прижизненные измерения 17 птиц, пойманных нами близ Нижнего Новгорода. Измеряли длину крыла, хвоста, цевки, клюва от переднего края ноздри, клюва от верхнего края рамфотеки, а также длину вершины, а также определяли формулу крыла. Рассчитаны индексы отношения длины хвоста к длине крыла и индексы отношения дли-

на вершины к общей длине крыла. Результаты измерений и число изученных экземпляров приведены в табл. 2. При изучении окраски оперения самцов мы использовали шкалу цветов (Smithe, 1975) и эталонные серии экземпляров, с помощью которых оценивали: 1) интенсивность синего цвета на груди по (3 градации), 2) ширину рыжей полосы на груди, 3) размер центрального нагрудного пятна (4 градации), 3) цвет центрального нагрудного пятна (7 градаций).

Статистическую обработку проводили в программе Statistica 8.0. Достоверным считалось отличие при *P* < 0.05. Для сравнения каждого типа сигналов между регионами использовали тест Kruskal-Wallis ANOVA. Комплексное сравнение регионов по выбранным признакам провели с помощью дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Песню варакушки отличают значительная структурная сложность, большое разнообразие составляющих элементов и способов их компоновки. Отдельного упоминания заслуживают превосходные способности к имитации звуковых сигналов других видов птиц (Симкин, 1990; Мальчевский, 2012; Зиновьев, Зиновьев, 2016; Naguib, Kolb, 1992; Metzmacher, 2008).

Таблица 2. Размеры взрослых самцов четырех подвидов варакушки

Признак	Подвиды и число измерений (n)							
	n	<i>C. s. cyanecula</i>	n	<i>C. s. svecica</i>	n	<i>C. s. pallidogularis</i>	n	<i>C. s. volgae</i>
Длина крыла, мм	37	73.0–79.2 (76.5 ± 1.6)	126	70.5–80.0 (75.3 ± 1.9)	63	68–78 (72.8 ± 1.8)	110	70–77.7 (74.0 ± 1.5)
Длина вершины крыла, мм	15	17.0–20.6 (18.8 ± 1)	119	13.2–20.7 (17.6 ± 1.4)	97	12.0–19.0 (15.6 ± 1.2)	169	14–20.1 (16.8 ± 1.2)
Длина хвоста, мм	36	52.8–58.8 (56.0 ± 1.6)	103	50–61.6 (55.1 ± 2.3)	61	51.0–60.5 (56.5 ± 2)	107	50.2–61.7 (56.3 ± 2.1)
Отношение длины хвоста к длине крыла	36	0.69–0.76 (0.73 ± 0.01)	103	0.65–0.81 (0.73 ± 0.02)	59	0.73–0.83 (0.77 ± 0.02)	105	0.7–0.82 (0.76 ± 0.02)
Индекс заостренности крыла	15	0.22–0.26 (0.24 ± 0.01)	119	0.18–0.28 (0.23 ± 0.02)	62	0.17–0.26 (0.2 ± 0.016)	108	0.19–0.26 (0.23 ± 0.01)
Длина цевки, мм	37	25.0–27.2 (26.0 ± 0.6)	161	23.7–28.7 (26.6 ± 0.8)	98	22.4–28.3 (25.7 ± 0.9)	169	23.2–28.1 (25.9 ± 0.8)
Длина клюва от ноздри, мм	37	7.8–9.4 (8.7 ± 0.4)	149	7.5–9.8 (8.6 ± 0.4)	60	8.0–9.7 (8.8 ± 0.3)	161	7.5–9.8 (8.6 ± 0.4)
Длина клюва от рамфотеки, мм	37	11.1–12.8 (12.1 ± 0.4)	147	10.7–13 (11.8 ± 0.5)	93	11.0–13.7 (12.0 ± 0.6)	157	10.3–13.1 (11.8 ± 0.5)

Песня варакушки тяготеет к отдельной манере исполнения, т.е. состоит из отдельных (единичных) песен, разделенных четкими паузами, однако при этом характеризуется очень высокой изменчивостью всех параметров: частотой модуляции, длительности, ритмической структуры. В то же время в песне, как правило, отчетливо заметны повторяющиеся (стереотипные) вокальные паттерны, многие из которых имеют достаточно сложную структуру и состоят из десятков разнообразных нот, слогов и фраз. В известной мере эти последние можно рассматривать как “типы песен”. Они представляют собой стереотипные вокальные конструкции, повторяющиеся многократно во время пения данного самца. Принимая во внимание огромное разнообразие слогов в индивидуальном репертуаре и практически бесконечное число их возможных комбинаций друг с другом, возможность случайного повторения их длительных последовательностей представляется пренебрежимо малой. Примеры таких повторяющихся стереотипных конструкций приведены на рис. 2.

Наряду с высокой изменчивостью, песня варакушки несет и отчетливые видоспецифические признаки. Наиболее заметны среди них длинные серии одинаковых элементов (слогов), которые исполняются обычно в самом начале очередной песни и которые выполняют функцию своеобраз-

ных запевков. Запевки, включающие до 20 элементов, типичны для всех четырех изученных нами подвидов. Во многих случаях последовательно исполняются две или три гомотипические серии, состоящие из разных элементов. После запевки исполняется основная часть песни, обычно представляющая собой сложный конгломерат из тоновых, гармонических и шумовых элементов. Часто последовательно несколько раз подряд исполняются одинаковые запевки, однако при этом всякий раз исполняется новая основная часть песни. Эта особенность песни, впервые отмеченная у *C. s. cyanecula* (Naguib, Kolb, 1992), оказалась столь же характерной и для изученных нами *C. s. volgae* и *C. s. pallidogularis*.

Основные частотно-временные параметры песен варакушки для 4-х изученных нами подвидов приведены в табл. 1. Статистический анализ (тест Kruskal-Wallis) выявил достоверные различия ($P < 0.05$) между некоторыми подвидами только по четырем из 10 параметров, используемых нами при анализе единичных песен. Примечательно, что по всем четырем признакам *C. s. volgae* отличается от *C. s. cyanecula*, но не отличается от *C. s. svecica*, тогда как между *C. s. volgae* и *C. s. pallidogularis* имеется только одно различие (рис. 3). При использовании всех 10 параметров в процедуре дискриминантного анализа получен сходный результат, причем наибольший вклад в раз-

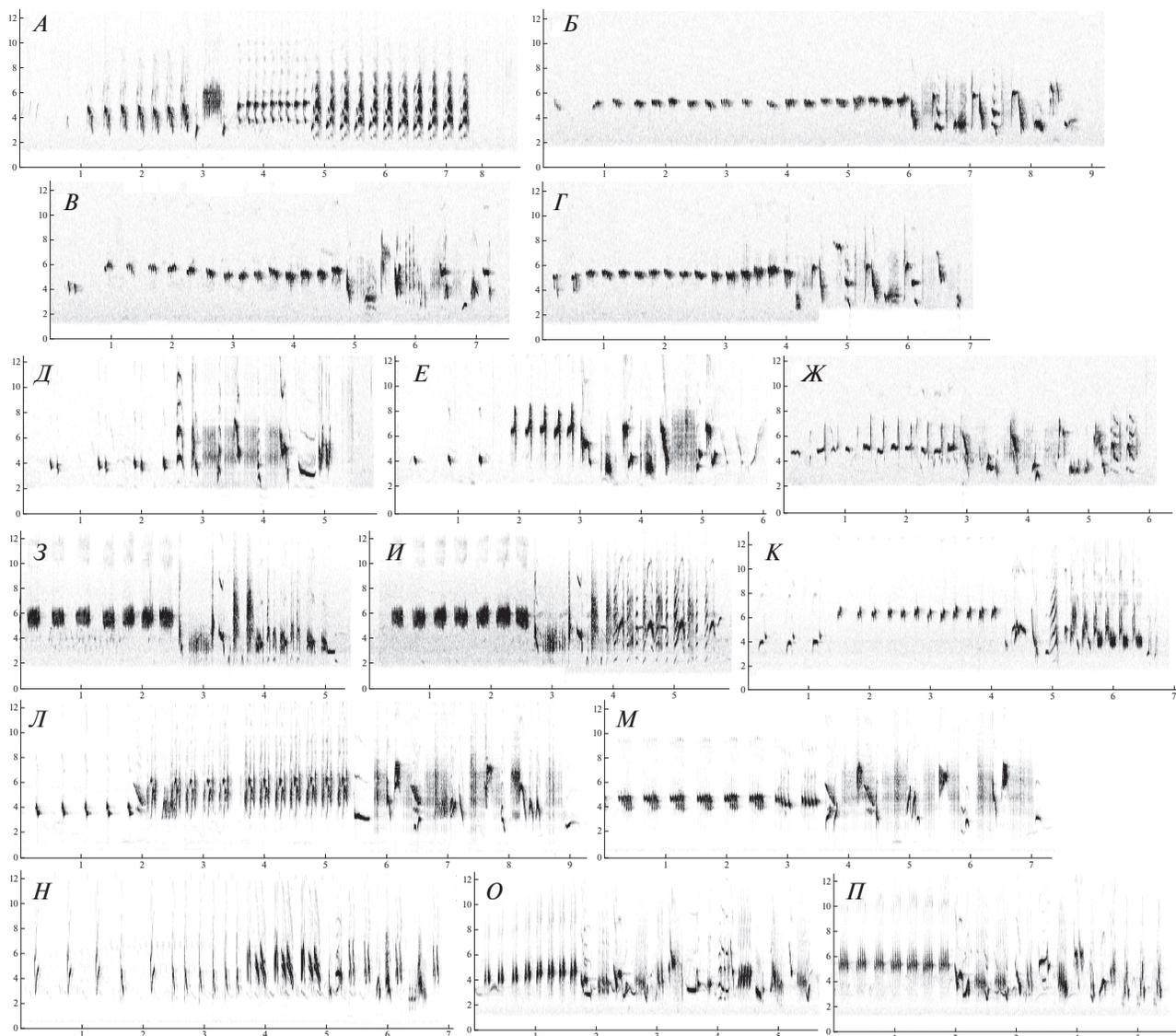


Рис. 2. Образцы песен четырех подвидов варакушки: А–Ж – *S. s. volgae*, З–К – *S. s. pallidogularis*, Л–М – *S. s. cyaneula*, Н–П – *S. s. svecica*. По оси ординат – частота, кГц; по оси абсцисс – время, с.

деление дает минимальная частота ($p < 0.01$; лямбда Уилкса 0.352). Белозвездный *C. s. cyaneula* достаточно четко отделяется от рыжезвездных *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis*, а также от полиморфного *C. s. volgae* (рис. 4). Что касается изученной нами нижегородской полиморфной популяции *C. s. volgae*, то статистически достоверных различий между пением белозвездных и рыжезвездных самцов и самцов с промежуточной окраской ни по одному параметру не выявлено.

Для выявления генетических различий между изучаемыми подвидами варакушки и особями с разной окраской нагрудного пятна из полиморфной популяции *C. s. volgae* мы использовали 24 пробы по цитохрому b и 20 – по контрольному

региону. Ни по участку цитохрома b (456 п.н.), ни по контрольному региону (850 п.н.) между *C. s. volgae* и *C. s. cyaneula*, а также между ними и *C. s. svecica* (последовательности из Генбанка) значимых различий не выявлено. Не найдены также генетические различия в полиморфной популяции *C. s. volgae* в Нижнем Новгороде между особями, различавшимися окраской звезды (рыжезвездными, белозвездными и промежуточными).

Данные о размерах и некоторых размерных пропорциях самцов изученных подвидов приведены в табл. 2. Результаты дискриминатного анализа (рис. 5), выполненного по всем признакам, свидетельствует о достоверном в целом разделении выборок (Wilks' Lambda: 0.27, $F = 11.27$, $p < 0.001$).

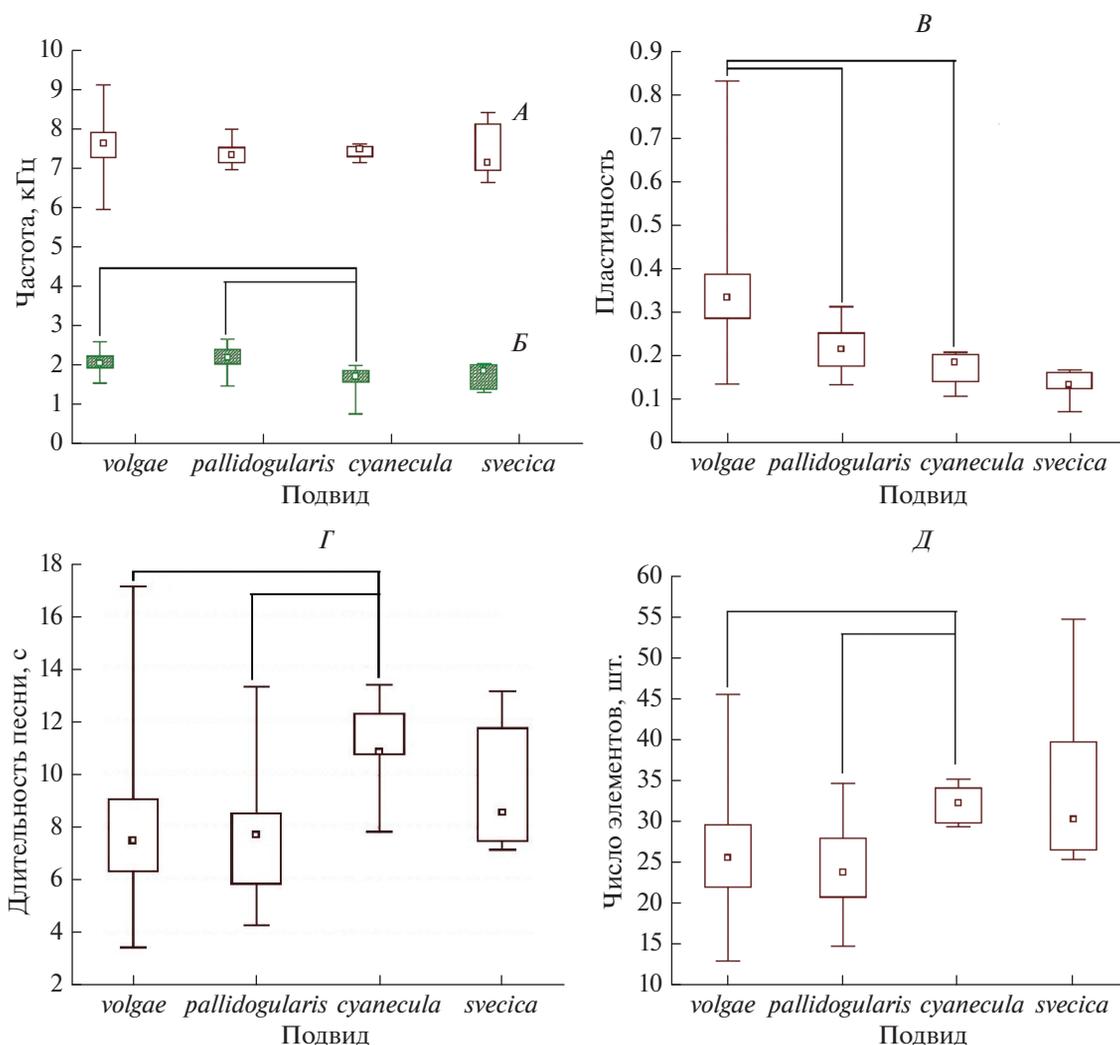


Рис. 3. Изменчивость параметров песни четырех подвидов варакушки: А – максимальная частота, Б – минимальная частота, В – пластичность, Г – длительность, Д – число элементов.

Первая дискриминантная ось достаточно четко отделяет *C. s. pallidogularis* от *C. s. cyaneacula* и *C. s. svecica*, тогда как две последние формы разделены второй осью, хотя и не так полно. Что касается *C. s. volgae*, то облако точек, соответствующее этой форме, широко перекрывается с прочими формами, что можно рассматривать, как свидетельство весьма значительной морфологической изменчивости и вполне согласуется с распространенными представлениями о гибридной природе этого полиморфного подвида. Дискриминантный анализ набора морфологических признаков самцов из ареала *C. s. volgae* не показал статистически достоверного разделения белозвездных и рыжезвездных морф (Wilks' Lambda: 0.86, $F = 1,802$, $p < 0.099$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный нами анализ позволяет сделать вывод о весьма незначительном уровне дивергенции полиморфного подвида *C. s. volgae* по всем изученным признакам. По песне его отличие наблюдается только при сравнении с *C. s. cyaneacula*, по морфологическим признакам *C. s. volgae* широко перекрывается с тремя сопредельными подвидами, по двум генетическим маркерам, изученным нами, отличий от *C. s. svecica* и *C. s. pallidogularis* не выявлено. Таким образом, основной спецификой подвида *C. s. volgae* остается его ярко выраженный полиморфизм, когда практически во всех популяциях бок о бок гнездятся и белозвездные, и рыжезвездные особи. Подчеркнем, что между двумя этими вариантами мы не выявили значимых различий ни по вокальным, ни по

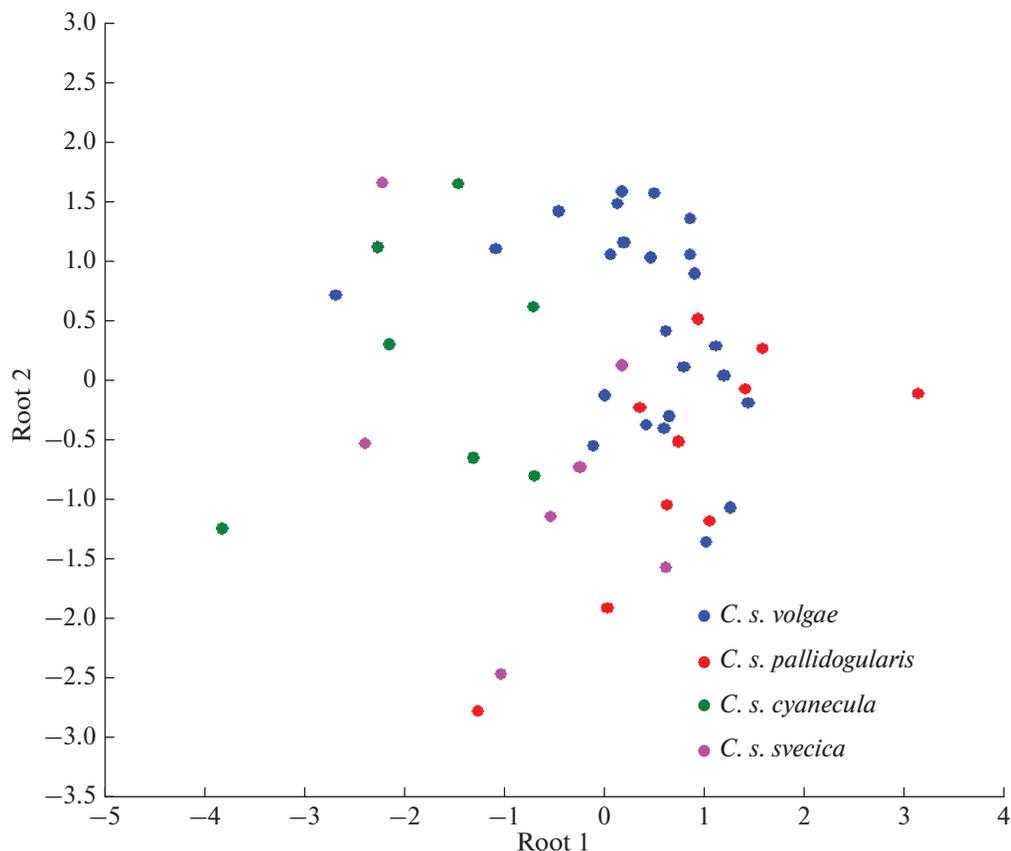


Рис. 4. Визуализация результатов канонического дискриминантного анализа по параметрам песни (табл. 1) четырех подвидов варакушки.

размерным, ни по генетическим характеристикам, вследствие чего форму *C. s. volgae* можно рассматривать как единый самостоятельный подвид.

Формирование данной расы, вероятнее всего, началось вследствие возникновения зоны вторичного контакта европейской белозвездной расы *C. s. cyanecula*, прежде довольно широко распространенной к востоку в пойменных местообитаниях преимущественно по берегам водоемов, и северной рыжезвездной формы *C. s. svecica*, обитавшей на севере Европы строго в тундровой и лесотундровой зоне. Гнездовой ареал *cyanecula* в прошлом, по-видимому, простирался к востоку значительно шире, по крайней мере, до бассейна Дона, верхнего и, возможно, среднего течения Волги. Лесные пространства таежной зоны исторически служили препятствием, изолирующим эту расу от распространенного на севере номинативного подвида. Область распространения *svecica* была приурочена к тундроподобным ландшафтам севера, а к югу в пределы таежной зоны эта форма проникала, по-видимому, диффузно, по пространствам обширных верховых болот. Освоение и трансформация лесной зоны к востоку от

Балтийского моря человеком, приведшие к возникновению на месте прежде непрерывных лесных массивов мозаичного ландшафта, а также запруживание рек с образованием большого количества новых искусственных водоемов, создали условия для проникновения белозвездных варакушек (*C. s. cyanecula*) к северу и возникновения зоны вторичного контакта с номинативным подвидом. Дальнейшим следствием гибридизации этих форм стало широкое распространение генов номинативного подвида в пределы прежде моноформных белозвездных популяций, приведшее к возникновению современного полиморфизма окрасочных признаков. “Модифицированная” таким образом форма, вероятно, обладала уже значительно большей экологической пластичностью по сравнению с родительскими подвидами, что в сочетании с продолжающимся хозяйственным освоением исходных ландшафтов европейской части России создало условия для ее широкого распространения во всех подходящих местообитаниях. Вторично на юго-востоке европейской части обсуждаемая форма вступила в контакт и образовала зону интерградации со

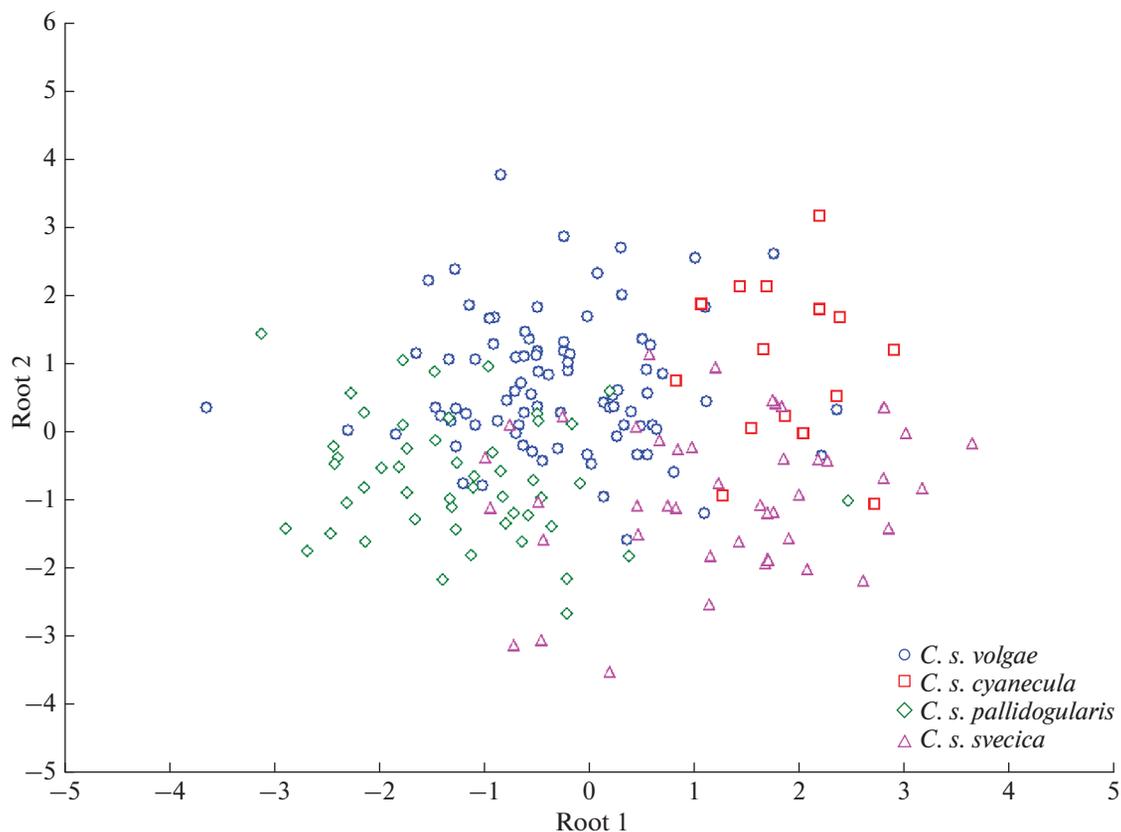


Рис. 5. Визуализация результатов канонического дискриминантного анализа по размерным (табл. 2) и окрасочным (интенсивность синего цвета пластрона и величина нагрудного пятна) признакам для взрослых самцов четырех подвидов варакушки.

степной рыжезвездной расой *C. s. pallidogularis*, гнездовой ареал которой, вероятно, простирался к северо-западу до долин Волги и нижнего течения Камы. Геном *C. s. pallidogularis* также вошел в общий пул полиморфных популяций, дополнив фенотипическую картину некоторыми окрасочными чертами этой формы, однако фенотип рыжезвездной степной формы по большей части сохранил свои исходные географические позиции. Пределы расселения варакушек со смешанными признаками на востоке достигли западных предгорий Урала, а на юге – побережья Азовского моря и Предкавказья, что соответствует современным пределам распространения *C. s. volgae* (рис. 1). Здесь же следует отметить, что область зимовок *C. s. volgae* охватывает и северо-восточную Африку (совпадая с областью, занимаемой *C. s. cyanecula*) и юго-западную Азию (где помимо нее зимует и *C. s. pallidogularis*) (Dickinson, 2003).

Приведенная гипотеза возникновения современной формы *C. s. volgae* в результате трансформации исходных местообитаний хозяйственной деятельностью человека хорошо согласуется с данными, обосновывающими возникновение

на севере и востоке Европы гибридогенного полиморфизма популяций желтой трясогузки (*Motacilla flava*) и серого сорокопута (*Lanius excubitor*), вызванного теми же историческими причинами (Тайкова, Редькин, 2014; Редькин и др., 2015).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность Л.А. Немченко, сделавшей записи песен варакушек в Саратовской области. Мы благодарим за предоставленную возможность работы с коллекционными материалами В.М. Лоскота (Отделение орнитологии Зоологического института РАН, Санкт-Петербург), И.В. Фадеева (Государственный Дарвиновский музей, Москва), Д.А. Шитикова (Институт биологии и химии Московского педагогического государственного университета), В.Н. Сотникова (Кировский городской зоологический музей, Киров), В.Л. Темерову (Сибирский федеральный университет, Красноярск), а также В.В. Гричика (Белоруссия, Минск), предоставившего для обработки материалы своей личной коллекции.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (20-14-00058).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Банникова А.А., Политов Д.В., 2014. Молекулярно-генетические методы в зоологической практике на Звенигородской биостанции МГУ. Город: Изд-во ООО “Цифровичок”. 68 с.
- Зиновьев В.И., Зиновьев А.В., 2016. Некоторые материалы по биологии варакушки в Калининской области // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1299. С. 2199–2201.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Антипов В.А., 2013. Принципы построения и особенности дифференциации песни в московской популяции восточного соловья (*Luscinia luscinia*, Turdidae) // Зоологический журнал. Т. 92. № 2. С. 206–220.
- Козлова Е. В., 1945. Индивидуальная изменчивость варакушки [*Cyanecula svecica* (L.)] и вероятные пути ее эволюции // Зоологический журнал. Т. 24. № 5. С. 299–307.
- Мальчевский А.С., 2012. К вопросу о голосовой имитации птиц // Русский орнитологический журнал. Т. 21. Экспресс-выпуск 799. С. 2353–2360.
- Матюхин А.В., 2000. Фенотипический состав полиморфных популяций варакушки *Luscinia svecica* Linnaeus, 1758 Восточной Европы и возможные пути его становления // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН. 222 с.
- Мацына Е.Л., 2006. Территориальный консерватизм и филопатрия в полиморфной популяции варакушки подвида *Luscinia svecica volgae* (Zarudny, 1897) // Бутурлинский сборник. Материалы II Всерос. научно-практической конференции, посвященной памяти С.А. Бутурлина. С. 220–229.
- Панов Е.Н., Опаев А.С., 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). Электронный журнал “Этология и зоопсихология”. № 1(3). <http://www.etholpsy.ru>
- Портенко Л.А., 1954. Отряд воробьиные. Птицы СССР. Ч. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 256 с.
- Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков В.Ю., Мосалов А.А., Коблик Е.А., 2015. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). Т. 2. Доклады. С. 104–138.
- Симкин Г.Н., 1990. Певчие птицы. Справочное пособие. М.: Лесная промышленность. 399 с.
- Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 726 с.
- Сушкин П.П., 1925. Список и распределение птиц Русского Алтая и ближайших частей северо-западной Монголии с описанием новых и малоизвестных форм. Л.: Изд-во АН СССР. 79 с.
- Тайкова С.Ю., Редькин Я.А., 2014. О формах группы серых сорокопудов в Европейской России и Украине в свете современных взглядов на систематику этого комплекса // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Материалы V совещания “Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России”. Москва. С. 223–240.
- Dickinson E.C. (Ed.), 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. Princeton University Press. 1056 p.
- Johnsen A., Andersson S., Fernandez J.G., Kempnaers B., Pavel V., Questiau S., Raess V., Rindal E., Liffeld J.T., 2006. Molecular and phenotypic divergence in the bluethroat (*Luscinia svecica*) subspecies complex // Journal of Molecular Ecology. V. 15. P. 4033–4047.
- Metzmacher M., 2008. Les Grillons, muses de la Gorge-bleue à miroir blanc *Luscinia svecica cyanecula*? // Parcs et Réserves. V. 63. № 2. P. 17–19.
- Naguib M., Kolb H., 1992. Vergleich des Strophenaufbaus und der Strophenabfolge an Gesängen von Sprosser (*Luscinia luscinia*) und Blaukehlchen (*Luscinia svecica*) // Journal für Ornithologie. Bd. 133. S. 133–145.
- Pavel V., Chutný B., 2013. Slavík modráček (*Luscinia svecica*) – komplex poddruhů v rané fázi speciace // Opera Corcontica. V. 50. P. 9–26.
- Petrilák L., 2010. Poddruhová determinace samic slavíka modráčka (*Luscinia svecica*) // Ms. (bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého, Olomouc). Univerzita Palackého v Olomouci Přírodovědecká fakulta Katedra zoologie a ornitologická laboratoř. 34 p.
- Petrilák L., 2014. Subspecies differences in the Bluethroat (*Luscinia svecica*) // Ms. (Diploma, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého, Olomouc). Univerzita Palackého v Olomouci Přírodovědecká fakulta Katedra zoologie a ornitologická laboratoř. 40 p.
- Questiau S., Eybert M.C., Gaginskaya A.R., Gielly L., Taberlet P., 1998. Recent divergence between two morphologically differentiated subspecies of bluethroat (Aves: Muscicapidae: *Luscinia svecica*) inferred from mitochondrial DNA sequence variation // Journal of Molecular Ecology. V. 7. P. 239–245.
- Smithe B.F., 1975. Naturalist’s color guide. American Museum of Natural History. New York. 366 p.
- Tugarinov A., 1929. The bluethroats of Eastern Palearctic // Annuaire du Muséum Zoologique de l’Académie des Sciences de l’URSS XXIX 1928 (1929). P. 1–14.
- Turčoková L., Osiejuk T.S., Pavel V., Glapan J., Petrusková T., 2010. Song divergence of two bluethroat subspecies (*Luscinia s. svecica* and *cyanecula*) // Ornis Fennica. V. 87. P. 168–179.
- Zink R.M., Drovetski S.V., Questau S., Fadeev I.V., Nesterov E.V., Westberg M.C., Rohwer S., 2003. Recent evolutionary history of the bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia // Journal of Molecular Ecology. V. 12. P. 3069–3075.

**BIOACOUSTICS, GENETICS AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY
OF SOME SUBSPECIES OF THE BLUETHROAT (*CYANECULA SVECICA*,
MUSCICAPIDAE, AVES) IN THE CENTRAL PART
OF ITS DISTRIBUTION RANGE**

O. A. Dmitrieva^{1,*}, V. V. Ivanitskii^{1,}, J. A. Red'kin^{2,***}, M. M. Belokon^{3,****},
E. L. Matsyna^{4,*****}, I. M. Marova^{1,*****}**

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

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

³Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

⁴Ecocenter "Dront", Nizhny Novgorod, 603000 Russia

*e-mail: neun.welle@gmail.com

**e-mail: vladivanit@yandex.ru

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

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

*****e-mail: elmatzuna@yandex.ru

*****e-mail: collybita@yandex.ru

The Bluethroat (*Cyanecula svecica*) is a polytypic species with a trans-Palaeartic distribution and complex subspecies differentiation. Bioacoustics, genetics, and morphological variability were studied in the central part of the breeding range of the species. Most attention was paid to the polymorphic subspecies *C. s. volgae*. Across the whole range of this subspecies, white-star, red-star and intermediate morphotypes occur together. Our study indicated an insignificant level of *volgae* divergence compared to three adjacent subspecies (*C. s. cyanecula*, *C. s. svecica* and *C. s. pallidogularis*) for all of the characters examined. Differences in the *C. s. volga* song were found only when comparing it to *cyanecula*, but not to *C. s. pallidogularis*. Morphological characters of *volgae* overlap widely with all of the subspecies studied. According to genetic markers (cyt b and ND2 mtDNA), no differences of *C. s. volgae* from *C. s. svecica* and *C. s. pallidogularis* were revealed. Thus, the main specificity of *C. s. volgae* is its pronounced colour polymorphism. As we found significant differences between the red-star and white-star morphotypes within the polymorphic *C. s. volga* population to exist neither in the song nor body size, nor genetic characteristics, *C. s. volgae* can be considered as an independent subspecies. We suggest the origin of *volgae* as a result of historical transformations of habitats by human activities, which might have led to the emergence of a secondary contact zone and hybridization of the western European white-star form *C. s. cyanecula* and the northern red-star form *C. s. svecica*.

Keywords: song, polymorphism, hybridization, phylogeny, biogeography

УДК 59.087:599.323:599.363

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ВЕЛИЧИНЫ НЕРЕЗИДЕНТНОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ В ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ОБЫКНОВЕННЫХ БУРОЗУБОК (*SOEX ARANEUS*)

© 2021 г. Н. А. Щипанов*

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

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

Поступила в редакцию 15.06.2020 г.

После доработки 31.08.2020 г.

Принята к публикации 03.09.2020 г.

Проведена количественная оценка нерезидентности (перемещений за пределами домашнего участка) у обыкновенной бурозубки. Использована особенность бурозубок – преимущественное попадание нерезидентных зверьков в ловушки типа “западня” (pitfall). На основании сопоставления обилия животных на одном и том же участке в течение 5 лет получены сравнительные данные по суточной величине потока нерезидентов, выявляемых на линии живоловок и в заборчиках с вкопанными ведрами. Обнаружена синхронность многолетней динамики обилия нерезидентов, учтенных разными способами. Исходя из количества зверьков, пойманных на погонный метр заборчиков, рассчитана суточная плотность нерезидентов. Обнаружено, что в отдельные годы суточная плотность нерезидентов может превышать плотность оседлого населения многократно. Коэффициент, который автор предлагает использовать в методике мечения, позволяет привести количество нерезидентов, выявляемых на линии, в соответствие с количеством нерезидентов, выявляемых в заборчиках.

Ключевые слова: нерезидентность, расселение, мечение с повторным отловом, популяционная плотность, суточная плотность нерезидентов, динамика численности

DOI: 10.31857/S0044513421080110

Мощность “расселения” (dispersal) – одна из ключевых популяционных характеристик (Stenseth, Lidicker, 1992). Строгое содержание термина “расселение” подразумевает перемещение особи от места рождения до места, где она будет, или может, размножиться (Howard, 1960). Но часто этим термином обозначают любые перемещения особи за пределами домашнего участка: собственно расселение, временные дальние выходы за пределы участка и вынужденное “бродяжничество” (Lidicker, 1985). Расселение в широком смысле в значительной степени определяет возможность выживания вида в динамичной среде, его генетическую дифференциацию, возможную инвазивность и изменение ареала (Clobert et al., 2012). На практике “расселяющимися” считают всех особей, не давших возврата в пределы наблюдаемой территории (Southwood, Henderson, 2000; Карасева и др., 2008). На основании непредсказуемости перемещений зверьков вне домашнего участка их удобно рассматривать как “нерезидентов” (Щипанов, Купцов, 2004). Как и у многих видов, нерезидентность у обыкновенных бурозубок включает перемещения в ходе соб-

ственно расселения, далекие выходы с возвратом на домашний участок – экскурсии и безвозвратные дальние перемещения (Щипанов и др., 2008).

Хорошо известно, что при использовании устройств с ловушками типа “западня” (pitfall) (канавок, “тропинок” или заборчиков, оборудованных ловчими конусами или цилиндрами) улов составляют преимущественно зверьки, по разным причинам находящиеся за пределами домашнего участка, – “нерезиденты” (Наумов, 1955; Кучерук, 1963; Щипанов и др., 2003; Shchirapov et al., 2005; Щипанов и др., 2011). В давилки и живоловки попадают и оседлые особи, и нерезиденты (Калинин, 2020).

Цель настоящей работы – сравнительная оценка величины потока нерезидентных землероек при отлове в живоловки и в “западни”. В задачи входили:

1) сравнение характеристик потока нерезидентов, полученных двумя способами на одной той же территории,

2) количественная оценка обилия нерезидентных особей в локальных популяциях обыкновенной бурозубки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место работы и животные. Использован материал, собранный в Старицком р-не Тверской обл. в 2006–2007 и 2009–2011 гг. Наблюдения проводили на двух участках 1) на злаково-разнотравном лугу (в дальнейшем “луг”), сформировавшемся в ходе выпаса, и 2) на зарастающем с 1998 г. картофельном поле (в дальнейшем – “поле”). В период наблюдений поле заросло разнотравным молодым березняком с низкими ивняками. В каждом местообитании была выставлена линия из 50 ловушек, с интервалом 7.5 м, длина линии 375 м. Около каждой десятой ловушки, начиная с пятой, на расстоянии 1.5–2 м от нее, в центре 10-метрового заборчика, ориентированного вдоль линии, было вкопано ведро. Вдоль каждой линии было устроено 5 заборчиков общей длиной 50 м. Каждое ведро выстилалось слоем мха и ежедневно клали сюда рыбу, геркулес и овощи. Все животные, попавшие в ведро, в течение суток оставались живыми. Проверка заборчиков проходила до настораживания линий: зверьков метили и выпускали.

Отлов и мечение зверьков в ловушки проводили в соответствии с протоколом отлова, специально разработанным для землероек-бурозубок (Щипанов и др., 2000). Протокол предусматривает использование специализированной трапиковой ловушки (Щипанов, 1986), проверку через 1.5 ч после настораживания и последующую проверку через следующие 1.5 ч (всего 3 ч работы ловушек в сутки). Приманка – геркулес с нерафинированным подсолнечным маслом. После проверки ловушки оставляют открытыми в нерабочем положении. Для исключения связанных ловов в данной работе учитывалась только первая проверка.

Животных метили ампутацией концевых фаланг пальцев, что не влияет на выживание бурозубок (Shchirapov et al., 2005), в заборчиках и живоловках использовали сквозную нумерацию. Всего за время работы было помечено 582 зверька, из них попала в заборчики 161 особь. В ловушках отмечена 1861 поимка, из них 1269 повторных, в заборчиках отмечены 166 поимок, из них 5 повторных. Периоды работы заборчиков и число рабочих дней на линии ловушек в эти периоды показаны ниже (см. рис. 1, табл. 3).

Расчеты на линиях живоловок. Для расчета количества нерезидентов на линиях, на основании анализа частотного распределения особей с разным числом повторных поимок, первоначально определено общее количество оседлых. Расчеты исходят из того, что у среднестатистической особи число поимок максимально в центре участка и убывает к периферии по закону нормального распределения (Shchirapov et al., 2005; Щипанов и др., 2008, 2011; Калинин, 2012). Соответственно

максимальное количество поимок может быть получено при попадании ловушки в центр участка, а минимальное – на его периферию. Подробное обоснование и проверка этих методов расчета опубликованы ранее (Щипанов, 2020).

В соответствии с методикой (Щипанов, 2020) расчет основан на подборе фактического распределения числа особей с разным количеством поимок, наиболее близкого к ожидаемому. Распределение ожидаемых долей особей с повторными ловами ($N_{>1}$) для максимального числа поимок до 10 приведено в табл. 1. Общее число особей с повторными ловами на линии умножено на доли из табл. 1 для ожидаемого максимального числа поимок от 2 до 10 и, по критерию минимальной суммы квадратов отклонений, выбрано распределение, наиболее близкое к фактическому. Число оседлых особей с единичными ловами (N_1) получено умножением числа всех особей с повторными поимками на коэффициент K (см. табл. 1) для соответствующего числа максимальных поимок: $N_1 = KN_{>1}$. Общее число резидентов (R) – сумма всех резидентов: $R = N_{>1} + KN_{>1}$. Число нерезидентов на линии (Nr) получено при вычитании количества резидентов (R) из общего числа помеченных особей (N): $Nr = N - R$. Полученные распределения и определяемое число нерезидентов для всех сессий показаны на рис. 1.

Количество нерезидентов, определенное на линиях, отнесено к количеству проверок. Поскольку при расчетах использована только первая проверка, получен среднесуточный улов нерезидентов на линии (Nr_i): $Nr_i = Nr/T$, где T – число проверок равно числу рабочих дней.

Популяционная плотность (D_R) рассчитана как число оседлых особей в пределах площади возможного обнаружения (S): $D_R = R/S$. Эта площадь получена как произведение длины линии (L) на удвоенный радиус среднестатистического участка (в метрах), на котором особи могут дать хотя бы 1 поимку, с коэффициентом 10000^{-1} для перевода в гектары: $S = 2Lks/10000$, где k – коэффициент для дистанции, на которой при максимальном числе поимок, определенных для выборки, может быть получена хотя бы 1 поимка (для 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 и 10 поимок k равен 1.1, 1.3, 1.5, 1.6, 1.7, 1.8, 1.8, 1.9 и 1.9 соответственно), s – стандартное отклонение дистанции координат поимок особи (d_i) от средней координаты ее

поимок во всей выборке: $s = \sqrt{\sum d_i^2 / (n - 1)}$ (n – общее число поимок в выборке). Дистанция d_i рассчитана для каждой особи с повторными поимками: $d_i = x - x_i$, где x – среднее значение координат (номеров ловушек) всех регистраций особи, x_i – номер ловушки, в которую пойман зверек.

Расчеты для заборчиков. Всех особей, пойманных в заборчики и не давших повторов (и в забор-

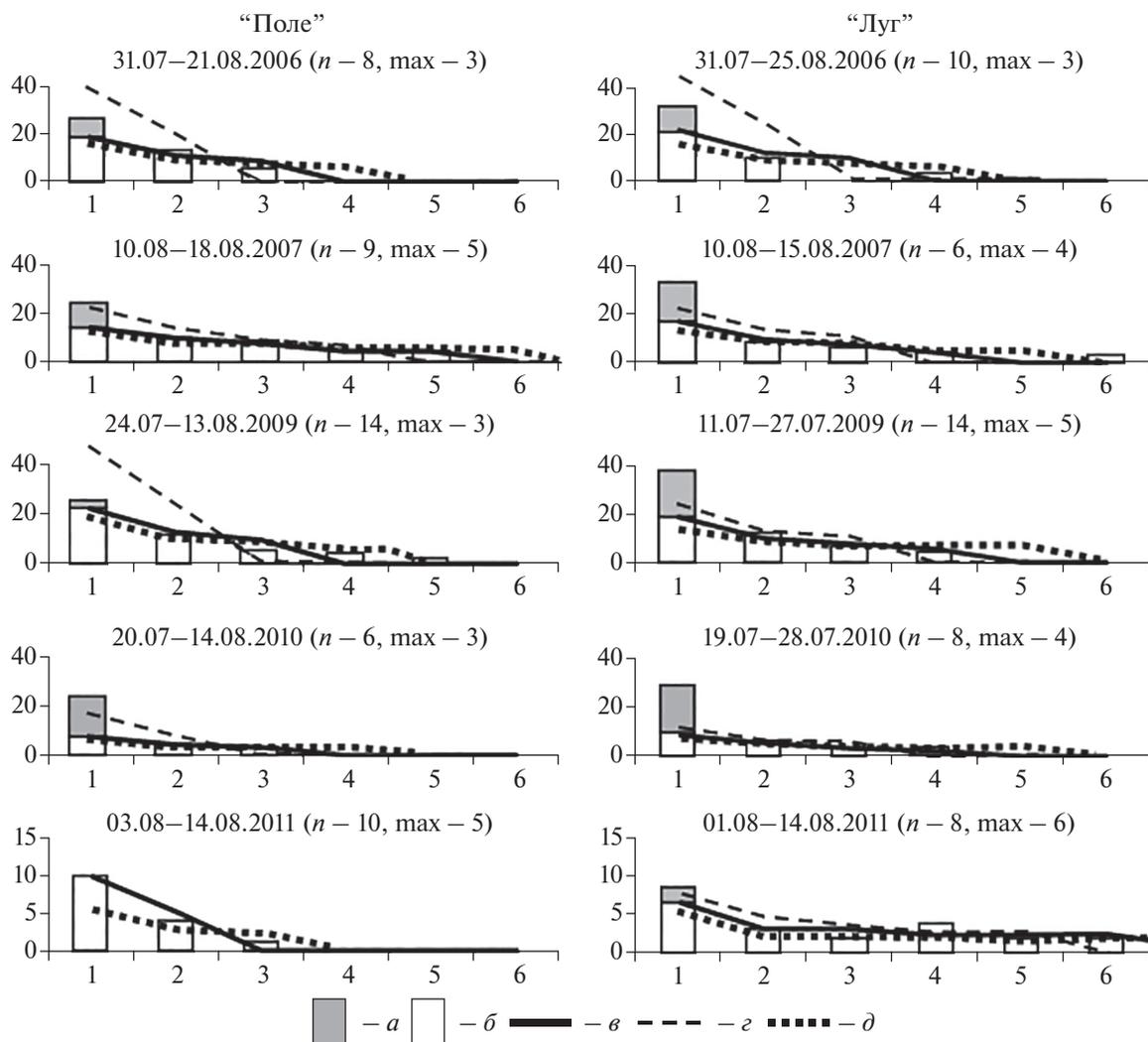


Рис. 1. Фактическое и ожидаемое распределение особей с разным числом поимок. По оси ординат – число особей, по оси абсцисс – число поимок. Даты наверху – период одновременной работы живоловок и заборчиков. В скобках: n – число рабочих дней/проверок на линии живоловок; max – максимальное число поимок, для которого найдено наибольшее совпадение. Столбики – фактическое число особей. a – число нерезидентов, b – число резидентов, v – наиболее совпадающее ожидаемое распределение, z – ожидаемое распределение для максимального числа (max) минус 1 поимка, d – ожидаемое распределение для максимального числа (max) плюс 1 поимка.

чки, и на линии), считали нерезидентами (N_f). Работы проводились с использованием заборчика с одним ведром в середине. Выходы в противоположные от ведра стороны оставались свободными. Предполагается, что нерезидентная особь, наткнувшись на заборчик, может двигаться к ведру и в противоположную сторону с равной вероятностью, т.е. величина улова нерезидентов составляет 0.5 от фактического числа нерезидентов (N), наткнувшихся на заборчик: $N_f = 0.5N$. В среднем за сутки на одного нерезидента, пересекающего трансект длиной (L_t), приходится некоторая часть – “суточный интервал” (d_{Nf}), который равен $L_t/2N_f$. Этот интервал одинаков в любом направлении, соответственно $0.5 d_{Nf}$ рассматри-

валось как радиус площади, приходящейся на одного нерезидента в сутки (S): $S = \pi(L_t/4N_f)^2$, а суточная плотность (D_{Nf}) рассчитана как количество таких площадей на 1 гектаре: $D_{Nf} = 10000/\pi(L_t/4N_f)^2$. Обращаю внимание на то, что эта формула применима только для расчета улова нерезидентов в заборчики с центральным ведром и двумя свободными выходами.

Статистика. Соответствие динамики оценено непараметрическим критерием соответствия Спирмена (R_s), как это рекомендовано для популяций красно-серой полевки (Bjørnstad et al., 1998; Saitoh et al., 1998). Для нормализации распределений все показатели обилия логарифмированы, нуль заменен на 0.1. Нормальными признаны распределе-

Таблица 1. Доли особей с числом поимок более 1 и коэффициент K , в зависимости от максимального числа поимок (по: Щипанов 2020)

Число поимок особи	Максимальное число поимок								
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	1.00	0.57	0.44	0.36	0.25	0.23	0.21	0.21	0.20
3	0	0.43	0.33	0.27	0.25	0.23	0.21	0.14	0.13
4	0	0	0.22	0.18	0.17	0.15	0.14	0.14	0.13
5	0	0	0	0.18	0.17	0.15	0.14	0.07	0.13
6	0	0	0	0	0.17	0.15	0.07	0.14	0.07
7	0	0	0	0	0	0.08	0.14	0.07	0.07
8	0	0	0	0	0	0	0.07	0.14	0.13
9	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0.07
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07
K	2.00	1.00	0.78	0.55	0.50	0.46	0.36	0.43	0.33

ния для $p > 0.2$ в тесте Шапиро-Уилка. Связь нормализованных данных оценена коэффициентом корреляции Пирсона (r). Логарифмы популяционной плотности сравниваются попарным t тестом (в паре – значения одного года). Влияние факторов “место” и “год” оценено двухфакторным ANOVA для основных эффектов. Расчеты сделаны в пакете программ Statistica 7. При оценке динамики обилия использован S -индекс (S_i): $S_i = sd \lg 10D_x$, где D_x – плотность соответствующей категории населения (Stenseth, Framstad, 1980; Henttonen et al., 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Учет живоловками. Максимальное среднесуточное количество нерезидентов отмечено на “поле” в 2010 г. и составило 2.7, минимальное, там же, в 2011 – 0 (табл. 2). Среднесуточный улов нерезидентов в ловушках не зависел от продолжительности учета ($r = -0.086$, $p > 0.81$) и максимального числа поимок ($r = -0.006$, $p > 0.98$) и не был связан с обилием оседлых особей ($r = 0.46$, $p > 0.17$). На среднесуточное обилие нерезидентов фактор “место” не влиял ($df = 1$, $F = 2.2$, $p > 0.21$). Влияние фактора “год” было близко к достоверному ($df = 4$, $F = 5.2$, $p < 0.07$). Среднесуточный улов на участках “поле” и “луг” не различался ($t = 1.38$, $df = 4$, $p > 0.23$), его межгодовая динамика практически совпадала ($R_s = 0.9$, $p < 0.01$).

Максимальная популяционная плотность 37.6 особей на 1 га отмечена в 2006 г. на поле, а минимальная – 11.4 – в 2011 г. на лугу (см. табл. 2). На обилие оседлых влияют факторы “место” ($df = 1$, $F = 71.9$, $p < 0.002$) и “год” ($df = 4$, $F = 220.3$, $p < 0.001$). Плотность оседлых была достоверно ($t = 8.48$, $df = 4$, $p < 0.001$) выше на “поле”: средняя геометрическая плотность за рассматриваемый период на лугу составила 19.8,

на “поле” – 25.3 особи/га. Изменения плотности на участках проходили абсолютно синхронно ($R_s = 1$).

Учет заборчиками. Всего в заборчики была поймана 161 землеройка. Все они, за исключением пяти, попались однократно. Два зверька были пойманы повторно, на следующий день, и еще один зверек был пойман через день, в те же ведра, из которых все эти зверьки были выпущены. Еще два зверька попались в заборчики повторно на расстоянии около 200 и около 300 м от места первой поимки. Из попавшихся в ведра зверьков 23 особи ловились также и в ловушки на линии, где были определены как оседлые. Таким образом, в улове в заборчики присутствовало около 14% оседлых зверьков. При этом на линиях оседлым был признан 321 зверек, и, следовательно, только 7% оседлых особей попадало в ведра. От всех пойманных в ловушки зверьков ($n = 421$) особи, пойманные в заборчиках, составляют около 5%, или около 2% от всех поимок ($n = 1105$) в ловушки.

При расчете нерезидентов особи, попадавшие повторно и в ведра, и в ловушки, из выборки исключены. Среднесуточный улов вдоль линии, т.е. суммарно во все 5 заборчиков, дистанция между нерезидентами, площадь, приходящаяся на одного нерезидента в сутки, и суточная плотность нерезидентов представлены в табл. 3. Среднесуточный улов в заборчиках и, соответственно, расчетная плотность нерезидентов не связаны с продолжительностью учета ($r = -0.38$, $p > 0.28$) и не коррелируют с плотностью оседлых ($r = -0.37$, $p > 0.37$). Фактор “место” не влияет на суточный улов нерезидентов ($df = 1$, $F = 0.001$, $p > 0.99$), а фактор “год” – влияет высоко значимо ($df = 4$, $F = 102.8$, $p < 0.001$). Средняя геометрическая суточной плотности нерезидентов на “лугу” – 17.0, на “поле” 17.1 особей/га в сутки. Динамика обилия нерезидентов на участках синхронна ($R_s = 1$).

Таблица 2. Расчет числа оседлых и нерезидентных особей на линии живоловок

Год	Место	Рабочие дни = = проверки	Число особей, определенных как		s (метры)	max	k	D_R (особи/га)	Nr_t
			оседлые	нерезиденты					
2006	Поле	8	40	9	10.9	3	1.3	37.6	1.1
	Луг	10	44	11	14.3	3	1.3	31.5	1.1
2007	Поле	9	41.58	10	9.5	5	1.6	36.5	1.1
	Луг	6	38.94	12	12.6	4	1.5	27.5	2.0
2009	Поле	14	46	3	11.0	5	1.6	35.0	0.2
	Луг	13	40.71	19	14.6	4	1.5	24.8	1.5
2010	Поле	6	16	16	10.8	3	1.3	15.2	2.7
	Луг	8	19.47	19	14.1	4	1.5	12.3	2.4
2011	Поле	10	15	0	10.8	3	1.3	14.2	0.0
	Луг	8	19.63	2	13.5	6	1.7	11.4	0.3

Примечания. s – стандартное отклонение дистанции координат поимок; max – максимальное число поимок для наибольшего совпадения распределений; k – коэффициент дистанции, на которой может быть получена хотя бы одна поимка; D_R – плотность оседлых; Nr_t – среднесуточный улов нерезидентов.

Таблица 3. Расчет обилия нерезидентов по данным отлова в заборчики

Год	Место	Рабочие дни	Особь					Суточный интервал между Nr м	S на одного Nr м.кв	D_{Nr} особи/га
			всего	пойманы повторно	нерезиденты (Nr)	Nr за сутки	Nr на 100 м			
2006	Луг	9	14	5	9	1.0	4.0	25.0	1963.5	5.1
	Поле	22	23	5	18	0.8	3.3	30.6	2933.1	3.4
2007	Луг	3	6	0	6	2.0	8.0	12.5	490.9	20.4
	Поле	9	18	4	14	1.6	6.2	16.1	811.4	12.3
2009	Луг	5	9	1	8	1.6	6.4	15.6	767.0	13.0
	Поле	15	25	3	22	1.5	5.9	17.0	912.8	11.0
2010	Луг	8	25	4	21	2.6	10.5	9.5	285.0	35.1
	Поле	8	37	4	33	4.1	16.5	6.1	115.4	86.7
2011	Луг	13	3	2	1	0.1	0.3	325.0	331830.7	0.03
	Поле	12	1	0	1	0.1	0.3	300.0	282743.3	0.04

Примечания. S – площадь, приходящаяся на одного нерезидента в сутки; D_{Nr} – суточная плотность нерезидентов.

Сравнение данных ловушек и заборчиков. Межгодовая динамика среднесуточного улова нерезидентов в живоловки и заборчики (рис. 2) синхронна ($R_s = 0.93$, $p < 0.01$). Число зверьков, попадающих за сутки вдоль всей линии в ловушки и в заборчики, различается лишь на уровне тенденции ($t = 1.9$, $df = 9$, $p < 0.092$), среднее геометрическое 0.95 и 1.1 особи, но при сравнении улова на погонный метр трансекта обилие нерезидентов, при учете в заборчик, многократно выше. На 100 м линии ловушек среднее геометрическое число нерезидентов в сутки составляет 0.2, а в заборчиках – 4.7 особи. Таким образом, при расчете на единицу длины заборчика среднесуточное коли-

чество определяемых нерезидентов в 24 раза больше, чем в ловушках. Однако замечу, что суточное время экспозиции ловушек составляло лишь 1/16 суточного времени работы заборчиков.

Суточная плотность нерезидентного населения составила в среднем около 20% от плотности оседлых. Плотность оседлых в период наблюдений почти не изменяется, а плотность нерезидентов существенно колеблется и в 2010 г. многократно превышала обилие оседлых (рис. 3). Для плотности оседлых S_i равен 0.21 на “поле” и 0.22 на лугу, для суточной плотности нерезидентов за тот же период $S_i = 1.26$ и 1.24 соответственно. Раз-

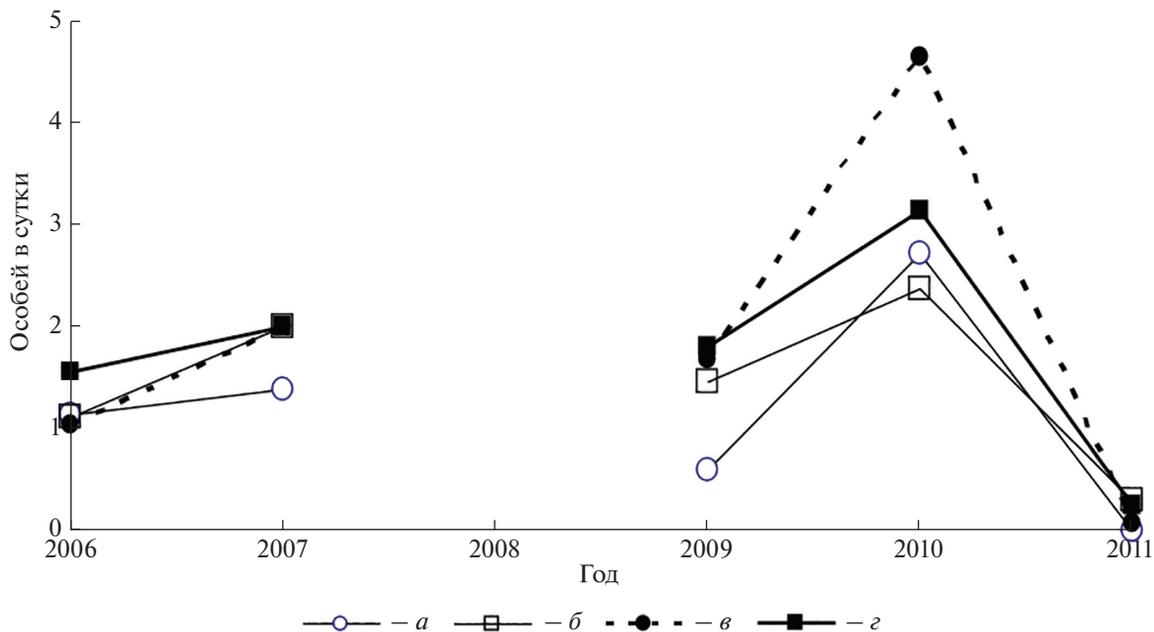


Рис. 2. Динамика улова нерезидентов на линии живоловок и в заборчиках вдоль линии ловушек: *a* – в ловушки на линии “поле”, *б* – в ловушки на линии “луг”, *в* – в заборчики вдоль линии “поле”, *г* – в заборчики вдоль линии “луг”.

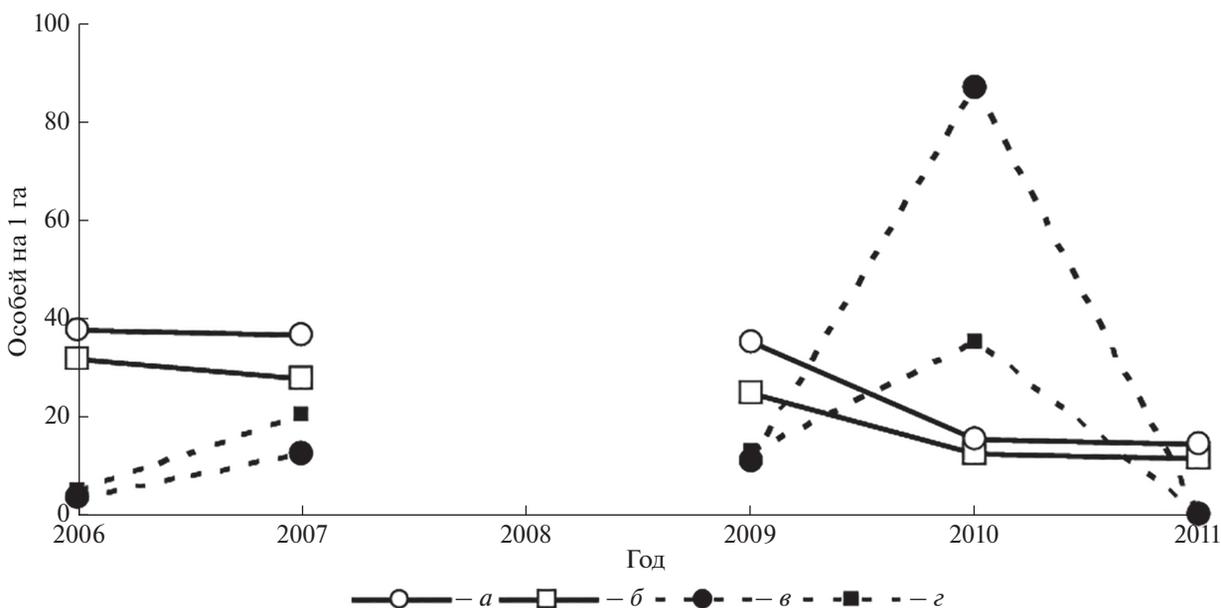


Рис. 3. Динамика суточной плотности нерезидентов и популяционной плотности: *a* – оседлые на линии “поле”, *б* – оседлые на линии “луг”, *в* – нерезиденты на линии “поле”, *г* – нерезиденты на линии “луг”.

ница плотности предыдущего и последующего годов, по отношению к средней геометрической, для нерезидентов составляла, в среднем, на “поле” 10.1 и на лугу 4.7, а для оседлых, за тот же период, – 0.25 и 0.37 соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как и ожидалось, в заборчики попадают преимущественно нерезидентные землеройки, а

землеройки, жившие вблизи от “западной” – ведер, оседлые, в ведра почти не попадали, однако динамика улова нерезидентов в живоловках и в заборчиках синхронна, а величина улова вполне сравнима. Это подтверждает результаты, полученные ранее для рыжих полевков и землероек: в живоловках и плашках отмечено присутствие заметного количества нерезидентных особей, а динамика нерезидентного населения соответствует

динамике улова в ловчие канавки (Калинин, 2012; Калинин и др., 2020).

Если в ловчих устройствах с “западнями” – ведрами получена практически чистая выборка нерезидентов, то в наземных ловушках выборка смешанная. И демографический состав, и поведение, и физиология у нерезидентов и оседлых особей могут существенно различаться (Lidicker, 1985; Щипанов, Купцов, 2004; Щипанов, 2002, 2020a). Оценить долю нерезидентов в популяции а priori невозможно. Величина нерезидентного потока лишь в половине случаев связана с плотностью оседлого населения (Lidicker, 1985; Matthysen, 2005; Rachel et al., 2020). Полученные в настоящей работе данные показывают, что обилие нерезидентного населения может меняться со значительно большей амплитудой, чем плотность оседлого населения, кроме того, обилие нерезидентов в разных местах не различалось, а плотность оседлых различна и, соответственно, вклад нерезидентов в улов также был разным.

Оценка нерезидентной составляющей важна для понимания динамики популяции в целом (Korpinäki et al., 2004; Henttonen et al., 2017). Однако соотношение резидентной и нерезидентной составляющих, даже в классических работах, часто не учитывают (например, Sheftel, 1989; Захаров и др., 2011; Кшнясев, 2014; Кшнясев, Давыдова, 2015; Бобрецов и др., 2020). Вместе с тем дифференцированная оценка населения может коренным образом изменить представления о типе популяционной динамики. В нашем случае амплитуда колебаний обилия землероек в заборчиках соответствует циклической динамике, $S_i > 1$, что значительно превышает критическое значение 0.5 для циклических популяций (Henttonen et al., 1985), в то время как плотность оседлого населения мало изменчива, $S_i < 0.22$.

У обыкновенной бурозубки оценка величины нерезидентной составляющей важна еще и для понимания эколого-эволюционных процессов: благодаря ярко выраженному хромосомному полиморфизму, этот вид представляет удобную модель для таких исследований (Zima, Searle, 2019). Одна из проблем – несоответствие между молекулярной и кариотипической изменчивостью, известными у этого вида (Horn et al., 2012; Yannic et al., 2019) – возможно связана с чрезвычайно высоким генетическим разнообразием локальных популяций (Щипанов, Павлова, 2019). В настоящем исследовании нерезидентная компонента по величине улова сравнима с оседлой. Это, с одной стороны, фокусирует внимание на способе взятия выборки, а, с другой, – заставляет учитывать возможность быстрого изменения локального генетического разнообразия.

Оценка величины нерезидентной части населения важна и для прикладных исследований.

Обилие мелких млекопитающих учитывают при мониторинге окружающей среды (Бердюгин, Большаков, 2005; Истомин, 2014; Ильяшенко и др., 2015) и природных очагов инфекций (Мазин и др., 2013; Транквилевский и др., 2014, 2016). Обычно оценивают величину улова в ловушки или в ловчие устройства с “западнями” без разделения на оседлую и нерезидентную составляющие (Карасева и др., 2008; Шефтель, 2018). Вместе с тем и для оценки эпизоотического процесса и для адекватной оценки изменений в окружающей среде важна оценка величины нерезидентной части населения. Увеличение доли нерезидентной составляющей – одна из наиболее быстрых популяционных реакций на дестабилизацию среды (Мухачева, Лукьянов, 1997; Лукьянова, Лукьянов, 2004; Luk'yanov, Luk'yanova, 2002; Горигоркина, Оленев, 2013; Щипанов, 2002, 2020a). О роли динамической плотности в эпизоотическом процессе писал еще Раль (1945).

Обобщая сказанное, можно заключить, что результаты исследования позволяют говорить о валидности оценок потока нерезидентов на основе данных, получаемых при мечении зверьков на линии ловушек. В нашем случае число нерезидентов, обнаруженных в ловушках на линии с коэффициентом 24 (24N_r), соответствует действительному количеству нерезидентов, пересекающих ее по всей длине в сутки. Особенностью нерезидентной части населения является накопление улова, прямо пропорциональное времени учета, это создает сложности в оценке обилия нерезидентов в популяции. Я предлагаю для оценки обилия нерезидентов использовать число нерезидентов, присутствующих на 1 га в сутки. Это число рассчитывается на основании числа особей, пересекающих единицу трансекта.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен анонимному рецензенту за ценные замечания и конструктивное обсуждение рукописи.

Работа выполнена в рамках госзадания ЦИТИС АААА-А18-118042490060-1 и поддержана РФФИ (19-04-00985).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердюгин К.И., Большаков В.Н., 2005. Млекопитающие в экологическом мониторинге // Методы экологического мониторинга: большой специальный практикум: учебное пособие. Екатеринбург: изд-во Уральского университета. С. 192–201.
- Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Петров А.Н., Быховец Н.М., 2020. Периодические изменения численности средней бурозубки (*Sorex caecutiens*, Eulipotyphla) в предгорной тайге Северного Урала и факторы ее популяционной динамики // Экология. Вып. 3. С. 224–229.

- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., 2013. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 53. Вып. 1. С. 76–83.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г., 2011. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. Т. 131. Вып. 5. С. 435–439.
- Ильяшенко В.Б., Лучникова Е.М., Скалон Н.В., 2015. Мелкие млекопитающие как объект биомониторинговых исследований на территории Кемеровской области // Вестник Кемеровского государственного университета. Т. 3. № 4 (64). С. 25–30
- Истомин А.В., 2014. Мелкие млекопитающие в мониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник Тверского гос. университета. Сер. Биология и экология. № 4. С. 95–113.
- Калинин А.А., 2012. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоологический журнал. Т. 91. Вып. 6. С. 759–768.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., Александров Д.Ю., 2020. Вклад плотности оседлого населения и нерезидентной активности мелких млекопитающих в результаты учетов методом безвозвратного изъятия // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 233–242.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ. 416 с.
- Кучерук В.В., 1963. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. С. 159–183.
- Киняшев И.А. 2014. Изменение режима динамики популяций мелких млекопитающих: диагностика и симптомы, улики и главные подозреваемые. (Экологический детектив: наброски) // Математические модели в теоретической экологии и земледелии (Полужетковские чтения). Материалы международного семинара. Санкт-Петербург, 14–16 октября. СПб.: АФИ. С. 88–92.
- Киняшев И.А., Давыдова Ю.А., 2015. Наблюдаемая динамика популяций: детерминизм и стохастика, циклы и хаос // Всероссийский семинар “Гомеостатические механизмы биологических систем” с общей темой “Проблемы популяционной экологии” (6–10 апреля 1915 г., Тольятти, Россия). Под ред. Розенберга Г.С. Тольятти: Кассандра. С. 186–191.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. № 3. С. 210–217.
- Мазин Л.Н., Каштанкин М.Н., Румянцева Л.Н., 2013. Терриологический и паразитологический мониторинг за популяциями мелких млекопитающих на незастроенной территории Москвы. Сообщение 1. Терриологический мониторинг в 2002–2011 гг. // Дезинфекционное дело. № 2. С. 39–52.
- Мухачева С.В., Лукьянов О.А., 1997. Миграционная подвижность населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)) в градиенте техногенных факторов // Экология. № 1. С. 34–39.
- Наумов Н.П., 1955. Изучение подвижности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. С. 179–202.
- Раль Ю.М., 1945. Динамическая плотность грызунов и методы ее изучения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 50. Вып. 5–6. С. 62–64.
- Транквилевский Д.В., Квасов Д.А., Мещерякова И.С., Михайлова Т.В., Кормилицына М.И., Демидова Т.Н., Ананьина Ю.В., Савельева О.В., Малкин Г.А., Мутных Е.С., Коротина Н.А., Дзагурова Т.К., Простяков Н.И., Сурков А.В., Куролан С.А., Клепиков О.В., Стёпкин Ю.И., Чубирко М.И., Жуков В.И., 2014. Вопросы организации мониторинга природных очагов инфекций опасных для человека. Планирование, проведение и анализ результатов полевых наблюдений // Здоровье населения и среда обитания. Вып. 8. С. 38–43.
- Транквилевский Д.В., Царенко В.А., Жуков В.И., 2016. Современное состояние эпизоотологического мониторинга за природными очагами инфекций в Российской Федерации // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Вып. 2. С. 19–24.
- Шефтель Б.И., 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian journal of ecosystem ecology. Т. 3. С. 1–21.
- Щипанов Н.А., 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // Зоологический журнал. Т. 66. Вып. 7. С. 1051–1060.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяции: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоологический журнал. Т. 81. Вып. 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н.А., 2020. Мечение на линиях живоловок для мониторинга мелких млекопитающих. Способы расчета популяционной плотности и индексов нерезидентности // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 1062–1076.
- Щипанов Н.А., 2020а. Популяционная устойчивость мелких млекопитающих. Почему это важно и от чего это зависит? // Поволжский экологический журнал. Т. 4. С. 503–523.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., Нагорнев Ф.В., 2000. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоологический журнал. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. Т. 124. Вып. 1. С. 28–43.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) // Зоологический журнал. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Щипанов Н.А., Павлова С.В., 2019. Роль популяционно-структурирования в формировании кариотипического разнообразия обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (*Lipotyphla*, *Mammalia*) // Экология. № 2. С. 101–111.
- Щипанов Н.А., Тумасьян Ф.А., Распопова А.А., Купцов А.В., 2011. Два типа использования пространства оседлыми обыкновенными бурозубками *Sorex araneus* L. // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. Вып. 1. С. 107–112.

- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В., 2008. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Bjørnstad O.N., Stenseth N.C., Saitoh T., Lingjære O.C., 1998. Mapping the regional transitions to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: spectral densities and functional data analysis // Population Ecology. V. 40. P. 77–84.
- Clobert J., Baguette M., Benton T.J., Bullock M., 2012. Preface. Clobert J., Baguette M., Benton T.J., Bullock M. (eds). Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press. P. xiv-xv.
- Henttonen H., Gilg O., Ims R.A., Korpimäk E., Yoccoz N.G., 2017. Ilkka Hanski and small mammals: from shrew metapopulations to vole and lemming cycles // Annales Zoologici Fennici. V. 54 (1–4). P. 153–162.
- Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L., 1985. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Annales Zoologici Fennici. V. 22. № 3. P. 221–227.
- Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P.M., Bulatova N.S., Jadwiszczak K., Jones R.M., Polyakov A.V., Ratkiewicz M., Searle J., Shchipanov N.A., Zima J., Hausser J., 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. V. 66. P. 882–889.
- Howard W.E., 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // American Midland Naturalist. V. 63. P. 152–161.
- Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P., 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? // Bioscience. V. 54 (12). P. 1071–1079.
- Lidicker W.Z., Jr., 1985. Dispersal. The American Society of Mammalogists. Special publication. V. 8. P. 420–454.
- Luk'yanov O.A., Luk'yanova L.E., 2002. Phenomenology and analysis of dispersal in populations of small mammals // Entomological Review. V. 82 (1). P. 181.
- Matthysen E., 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals // Ecography. V. 28 (3). P. 403–416.
- Rachel R., Goddard H. J., Shivaji R., Cronin J.T., 2020. Frequency of Occurrence and Population-dynamic consequences of different forms of density-dependent emigration // The American Naturalist. V. 195 (5). P. 851–867.
- Saitoh T., Stenseth N.C., Bjørnstad O.N., 1998. The population dynamics of the vole *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan // Population Ecology. V. 40. № 1. P. 61–76.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V., 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // Advances in the Biology of Shrews II. J. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer, B.I. Sheftel (eds). N.Y. Special publication of the international society of shrew biologists. № 1. P. 201–216.
- Sheftel B.I., 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. V. 26. P. 357–369.
- Southwood T.R.E., Henderson P.A., 2000. Ecological methods. Third edition. Blackwell Science. 592 p.
- Stenseth N.C., Framstad E., 1980. Reproductive effort and optimal reproductive rates in small rodents // Oikos. V. 34. № 1. P. 23–34.
- Stenseth N.C., Lidicker Jr W.Z., 1992. Preface. Stenseth N.C., Lidicker Jr W.Z., Lidicker W.Z. (eds). Animal dispersal: small mammals as a model. Springer Science & Business Media. P. xii-xiii.
- Yannic G., Basset P., Horn A., Hausser J., 2019. Gene flow between chromosomal races and species. Shrews, Chromosomes and Speciation. Cambridge: Cambridge University Press. P. 313–335.
- Zima J., Searle J.B., 2019. Milestones in Common Shrew Chromosomal Research. Shrews, Chromosomes and Speciation. Cambridge: Cambridge University Press. P. 1–18.

A QUANTITATIVE ASSESSMENT OF THE NON-RESIDENT COMPONENT IN LOCAL POPULATIONS OF THE COMMON SHREW (*SOREX ARANEUS*)

N. A. Shchipanov*

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

*e-mail: shchiba@mail.ru

Travels outside the home range, i.e. non-residency, were quantitatively estimated in the Common shrew. It is the inclination of mainly non-resident shrews to being captured with pitfall traps that was used. Based on 5-year long censuses, data on the daily rate of the non-resident flux revealed by live-trap lines and the fences with dug-in buckets at the same site were compared. The long-term dynamics of the abundance of non-residents recorded using different trapping techniques was found synchronous. Based on the number of animals captured per linear meter of the fences, the daily numbers of non-residents were calculated. In some years, the daily density of non-residents was found to many times exceed that of the settled population. A new mark-recapture method is advanced through applying a coefficient that allows for the numbers of non-residents identified using live-trap lines to be recalculated and brought in harmony with their numbers using fences.

Keywords: non-residency, dispersal, mark-recapture, population density, daily density of non-residents, density dynamics

УДК 57.022

ОЦЕНКА ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ ЖЕРТВ И КОНКУРЕНТОВ ЛЕОПАРДА (*PANTHERA PARDUS*) В ГИРКАНСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ (АЗЕРБАЙДЖАН)

© 2021 г. Э. Аскеров^{a, b, c}, С. А. Трепет^{d, e, *}, Т. Г. Ескина^e, К. В. Бибина^e,
А. И. Наркевич^e, А. Б. Пхитиков^d, **Н. Зазанашвили**^{c, f}, К. Ахмедова^a

^aАзербайджанский офис WWF, Баку, 1001 Азербайджан

^bИнститут Зоологии Национальной Академии наук Азербайджана,
Баку, 1073 Азербайджан

^cГосударственный Университет Ильи, Тбилиси, 0162 Грузия

^dИнститут экологии горных территорий имени А.К. Темботова РАН,
Нальчик, 360051 Россия

^eКавказский государственный природный биосферный заповедник
имени Х.Г. Шапошникова, Сочи, 354340 Россия

^fКавказский Программный Офис WWF, Тбилиси, 0198 Грузия

*e-mail: trepetsergey@gmail.com

Поступила в редакцию 25.06.2020 г.

После доработки 31.08.2020 г.

Принята к публикации 03.09.2020 г.

На основе модели случайных столкновений (random encounter model) проведена оценка плотности популяций потенциальных жертв и конкурентов леопарда (*Panthera pardus*) в Гирканском национальном парке (Азербайджан). Использованы данные 18 фотоловушек (camera traps), 11 из которых были установлены в южной части парка и 7 – в северной. Общее время работы камер составило 3950 фотоловушко-суток за период с апреля 2018 г. по декабрь 2019 г. Обнаружена очень высокая плотность популяции кабана в южной части парка (32.5 особей/1000 га). Косуля, наоборот, не отмечена в южной части и имела довольно низкую плотность в северной части парка (4.4 особей/1000 га). Плотность популяций шакала (0.6 особей/1000 га), волка (0.1 особей/1000 га), камышового кота (6.7 особей/1000 га), енота-полоскуна (46.9 особей/1000 га) находится в нормальных пределах, характерных для аналогичных популяций в других участках ареала. Плотность популяций дикобраза (9.7 особей/1000 га) и медведя (0.4 особей/1000 га), вероятно, также соответствует горно-лесным условиям района исследования. С точки зрения кормовой базы, территория Гирканского национального парка вполне подходит для постоянного обитания 3–4 особей леопарда.

Ключевые слова: Азербайджан, Гирканский национальный парк, Талыш, переднеазиатский леопард, *Panthera pardus*, жертвы, конкуренты, фотоловушка, плотность популяции, индекс обилия, модель случайных столкновений

DOI: 10.31857/S0044513421080031

Переднеазиатский леопард (*Panthera pardus*) – один из самых редких и уязвимых видов млекопитающих в Кавказском регионе, и его сохранению и восстановлению уделяется особое внимание на самом высоком государственном и международном уровне (Zazanashvili et al., 2007; Рожнов, Лукаревский, 2008; Strategy ..., 2017). Природоохранные инициативы, предпринятые на протяжении последнего десятилетия в странах Закавказья, привели к серьезному улучшению состояния популяций копытных-жертв леопарда (Askerov et al., 2015), по сравнению с началом 21 века (Lukarevsky et al., 2004). Закономерным следствием этого стало

появление сразу в нескольких районах Закавказья – в Талышских горах, Нахичевани (Азербайджан), Мегри, Хосрове (Армения) – не просто мигрантов из Ирана, где обитает репродуктивное ядро популяции леопарда (Sanei et al., 2016), а постоянно живущих и размножающихся особей (Askerov et al., 2015; Askerov et al., 2018).

На юго-востоке Закавказья, в районе Талышских гор, впервые с конца 1970-х гг. леопарды были зафиксированы в 2007 г. (Lukarevsky et al., 2007) и с тех пор регистрируются регулярно (Spasov et al., 2019). Кроме того, получено подтверждение перемещения леопардов через азербай-

байджано-иранскую границу в пределах лесов региона, продолжающихся южнее на территории Ирана (Maharramova et al., 2018). Фотоловушки, установленные в Гирканском национальном парке в Талышских горах, зафиксировали с 2007 по 2019 гг. не менее 8 особей леопарда, в том числе двух котят (Sprassov et al., 2019), что позволяет рассматривать этот район как один из наиболее перспективных для сохранения леопарда в Азербайджане и на Кавказе в целом.

Население млекопитающих Гирканского национального парка представлено широким спектром видов, характерных для Малого Кавказа. При этом из фауны региона в первой четверти XX века исчез кавказский благородный олень (*Cervus elaphus maral*), а также и интродуцированный в 1974 г. пятнистый олень (*Cervus nippon*) (Животный ..., 2000), возможно, исчезла рысь (*Lynx lynx*), появился новый акклиматизант — енот-полоскун (*Procyon lotor*). Здесь обитают кабан (*Sus scrofa*), косуля (*Capreolus capreolus*), камышовый кот (*Felis chaus*), дикобраз (*Hystrix indica*), шакал (*Canis aureus*) — все потенциальные жертвы леопарда, а также бурый медведь (*Ursus arctos*) и волк (*Canis lupus*) — его конкуренты. Регулярное появление леопарда в Гирканских лесах, зафиксированное в 2010 гг., может быть обусловлено благоприятными для вида ландшафтно-биотопическими условиями, в том числе состоянием кормовой базы, прежде всего кабана, не пострадавшего от эпизоотии африканской чумы свиней. Целью настоящего исследования является оценка состояния популяций потенциальных жертв, а также возможных конкурентов леопарда на этом участке его ареала.

РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились на территории Гирканского национального парка, расположенного в Талышских горах в южной части Азербайджана на границе с Ираном на территории Ленкоранского и Астаринского административных районов (рис. 1). Национальный парк был организован в 2004 г. на площади 29706 гектаров и увеличен в 2008 г. за счет северных лесных участков до 40358 гектаров.

Практически вся территория национального парка покрыта лесами — третичными реликтовыми субтропическими и умеренными растительными формациями, характерными для Ленкоранской низменности и Талышских гор (Прилипко, 1952; Гаджиев и др., 1979). Это один из наиболее крупных сплошных лесных массивов Азербайджана и всего Закавказья. Территорию парка условно можно разделить на северную и

южную части, граница между которыми проходит на уровне Ханбуланского водохранилища.

Северная часть более низкогорная, высота в среднем составляет 200–300 м над ур. м., здесь довольно обширные безлесные площади (около 25% всей территории), имеются небольшие населенные пункты. Южная часть более высокая (за исключением самых восточных районов, высота которых более 600 м над ур. м.), практически полностью покрыта лесом и менее освоена человеком. Обе части парка имеют почти равную площадь: около 20 тыс. га. Основу лесов в обеих частях парка составляют граб (*Carpinus betulus*) и дуб каштанолистный (*Quercus castaneifolia*), реже, в наиболее высоких частях распространен бук (*Fagus orientalis*). В южной части несколько выше доля старовозрастных грабово-дубовых и дубово-грабовых лесов.

Материалом для исследования послужили данные 18 фотоловушек, 11 из которых были установлены в южной части парка, и 7 — в северной (рис. 1), в типичных для данных участков биотопах. Фотоловушки устанавливали на тропах, проходящих вдоль горных хребтов, избегая мест расположения солонцов, нор, антропогенных объектов, влияющих на частоту появления животных. В южной части парка ловушки расположены на высоте около 1000–1200 м над ур. м. на площади около 4400 га, в верхней — на высоте около 200 м на площади около 1500 га. Гомогенные условия среды в пределах и южной, и северной частей парка позволили использовать такое относительно небольшое количество ловушек и относительно небольшие площади участков для их установки. Период наблюдений: с апреля 2018 г. по декабрь 2019 г. Общее время работы 18 камер составило 3950 фотоловушко-суток: 2930 — в южной части парка, 1020 — в северной. Всего зарегистрировано 13 видов млекопитающих: 8 в южной части парка, 11 — в северной.

С использованием полученных данных был рассчитан индекс обилия вида, успешно применяемый многими исследователями при изучении самых разных видов наземных млекопитающих (Kelly, Holub, 2008; Рожнов и др., 2012; Заумыслова, Бондарчук, 2017; Седаш, Дарман, 2020 и др.). Индекс обилия вида (TS — trap success) рассчитывался по формуле: $TS = (TE/TN) \times 100$, где TE (trap events) — количество регистраций, или проходов, животных, TN (trap nights) — число фотоловушко-суток. Показатели TE и TS приведены в табл. 1.

Индекс обилия, хотя и позволяет сравнивать результаты наблюдений животных в разных местообитаниях или в течение разных временных периодов, тем не менее не пригоден для числен-

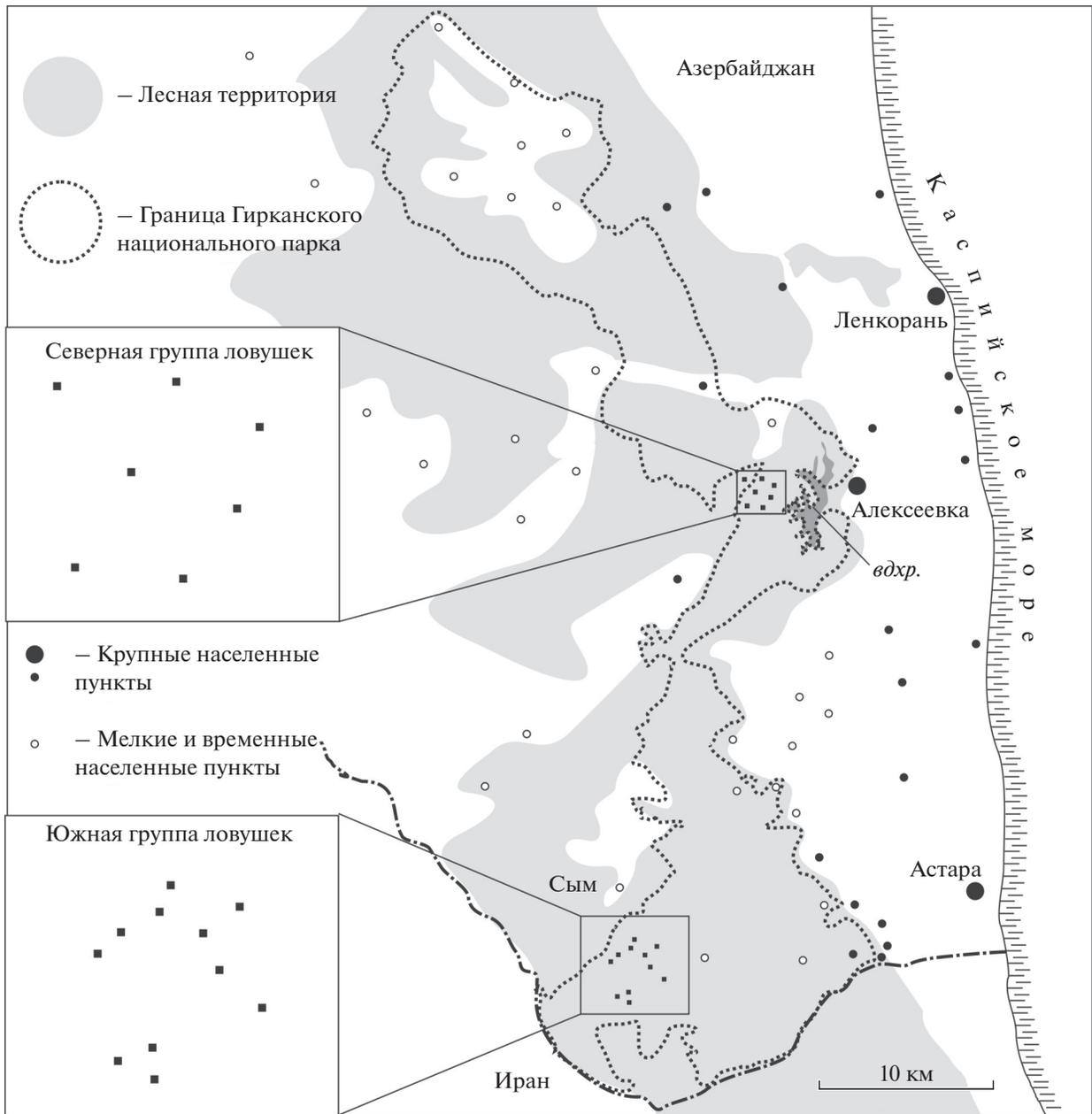


Рис. 1. Район исследования. Места установки фотоловушек в южной и северной частях парка.

ной характеристики популяций животных. Попытка перейти от индекса обилия к плотности популяции была предпринята еще в начале 2000 гг. (Carbone et al., 2001), но в полной мере была реализована Роуклиффом с соавторами (Rowcliffe et al., 2008). Исходя из того, что животные, перемещающиеся случайным образом по ландшафту, будут сталкиваться со случайно распределенными фотоловушками с более высокой частотой, когда плотность их популяции высока, чем когда плотность популяции мала, авторами был разработан подход, названный моделью слу-

чайного столкновения (REM, random encounter model).

Согласно модели REM, плотность вида (D) была вычислена по формуле:

$$D = TS \frac{\pi}{vr(2 + \theta)},$$

где TS – индекс обилия вида, v – средний суточный ход животного (км/день), r , θ – радиус (км) и угол захвата камеры фотоловушки (рад).

Несмотря на критику (Jennelle et al., 2002; Foster, Harmsen, 2012), этот подход в оценке плотно-

Таблица 1. Показатели обилия (*TE* и *TS*), плотность (*P*, особей/1000 га) и численность (*N*, особей) популяций млекопитающих в Гирканском парке

Вид	Южная часть парка				Северная часть парка				Всего
	<i>TE</i>	<i>TS</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>TE</i>	<i>TS</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	
Волк (<i>Canis lupus</i>)	3	0.1	0.04	1	2	0.2	0.1	2	3
Шакал (<i>Canis aureus</i>)	26	0.9	0.54	11	15	1.5	0.6	11	22
Медведь (<i>Ursus arctos</i>)	23	0.8	0.4	9	0	0	0	0	9
Кот (<i>Felis chaus</i>)	63	2.2	6.7	140	9	0.9	2.8	54	194
Енот-полоскун (<i>Procyon lotor</i>)	29	1.0	13.9	290	34	3.3	46.9	919	1209
Дикобраз (<i>Hystrix cristata</i>)	10	0.3	1.0	20	35	3.4	9.7	189	209
Леопард (<i>Pantera pardus</i>)	5	0.2	0.3	7	0	0	0	0	0
Кабан (<i>Sus scrofa attila</i>)	423	14.4	32.5	676	22	2.2	4.9	95	771
Косуля (<i>Capreolus capreolus</i>)	0	0	0	0	12	1.2	4.4	87	87

сти популяции на основе индекса обилия стал очень популярен и был использован в исследовании самых различных животных по всему миру (Strampelli et al., 2015; Pfeffer et al., 2017; Gray, 2018; Romani et al., 2018; Nickerson, Parks, 2019 и др.). Получил дальнейшее развитие и сам метод (Rovero, Marshall, 2009; Rowcliffe et al., 2011; Jourdain et al., 2020). Точность работы REM подтверждается в ряде работ по определению плотности животных независимыми методами (Anile et al., 2012; Pfeffer et al., 2017).

Использованы следующие величины длины суточного хода животных: кабан 2.5 км (Дуров, 1987), косуля 1.5 км (Тимофеева, 1985), волк 15 км (Кудактин, 1982), медведь 10 км (Честин, 1991), камышовый кот 1.8 км (Majumder et al., 2011), енот 0.4 км (Butterfield, 1944), дикобраз 2 км (Sever, Mendelssohn, 1991), шакал 9.3 км (Rotem, 2008). Для видов, по которым авторы не располагали показателем суточного хода в условиях Кавказа, были использованы данные из других районов ареала с наиболее схожими условиями.

Радиус захвата камеры фотоловушки 0.02 км, угол 45°, или 0.79 радиан.

Анализировались виды, суммарное число регистраций которых за период наблюдений было ≥ 5 . Не анализировались данные по барсуку, лисице, кунице и ласке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены показатели обилия зарегистрированных видов (число регистраций — *TE* и индекс обилия — *TS*), их плотность и численность популяций, рассчитанная для разных частей Гирканского парка и общая для всей терри-

тории парка. Индексы обилия видов также представлены на рис. 2.

Наиболее очевидным является высокий индекс обилия кабана в южной части парка — 14.4. Он, безусловно, связан с высокой ценностью дубовых и буковых лесов парка для этого вида. В южной части парка отмечен также комплекс хищников: волк, шакал, медведь, леопард, очень высок индекс обилия камышового кота, но при этом не отмечена косуля. В северной части парка высокие индексы обилия у шакала, енота, дикобраза, относительно низкие — у кабана и косули.

Различия в видовом составе и обилии видов в северной и южной частях парка могут быть связаны, во-первых, с их высотным положением. Например, на более высоком юге, по словам сотрудников парка, косуля всегда была редка и чаще встречалась в более низких северных участках, где, к тому же, имеется изрядное количество открытых пространств. Во-вторых, антропогенное влияние всегда, в том числе в прошлом, было существенно выше в северной части парка. В северной части видовой состав, — как правило, шакал, енот-полоскун, дикобраз, и не в последнюю очередь именно из-за того, что эти виды связаны с человеком. Косуля в северной части парка находится на минимальном уровне плотности, вероятно, из-за массового браконьерства в прошлом и относительно небольшого, но так или иначе имеющего место сегодня. Возможно, браконьерство препятствует восстановлению популяции этого вида, а также и популяции кабана, на которого также охотятся, хотя и реже, чем на косулю. Похожая ситуация сложилась с популяцией серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) на Лагонакском нагорье Кавказского заповедника (Трепет и др., 2017).

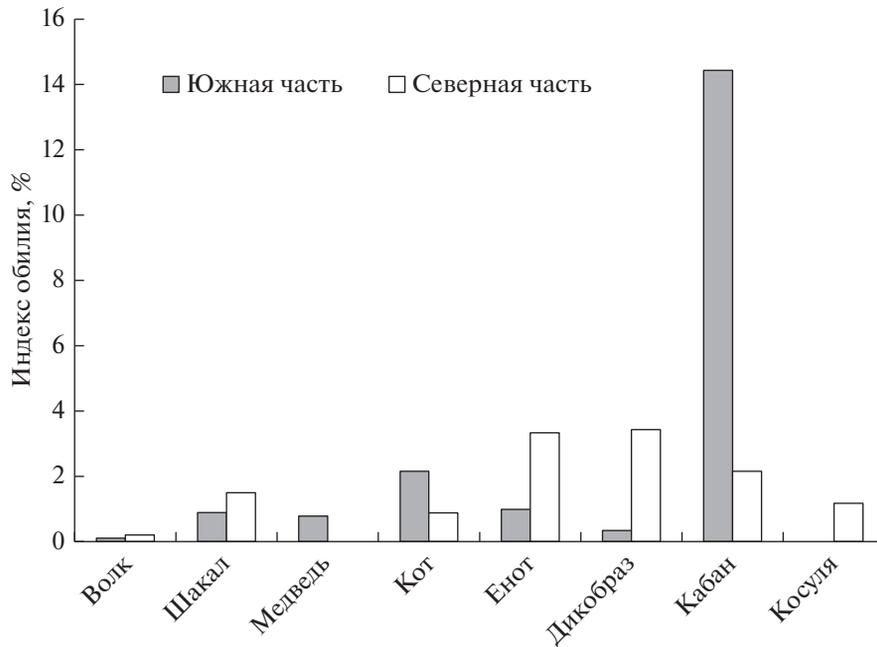


Рис. 2. Индексы обилия видов млекопитающих в южной и северной частях парка.

Как считают Роверо и Маршалл (Rovero, Marshall, 2009), для достоверной оценки плотности популяции вида методом случайных столкновений необходимо не менее 50 регистраций. Такое количество имеется только для кабана и камышового кота и только для южной части парка. Однако, по нашему мнению, большое количество регистраций возможно получить только для относительно многочисленных видов. При этом для этого вовсе не обязателен длительный период работы фотоловушек. Например, для оценки плотности чернохвостого оленя (*Odocoileus hemionus*) 26 ловушек работали всего 28 дней, за которые исследователи получили необходимый минимум регистраций оленей (Nickerson, Parks, 2019). Разработчики метода REM (Rowcliffe et al., 2008) для расчета плотности популяции рекомендовали число регистраций не менее 10.

Для малочисленных видов увеличить число регистраций можно за счет количества установленных фотоловушек и/или увеличения срока работы фотоловушек, однако это далеко не всегда оправдано, в том числе с точки зрения затрат на работу. В каждом конкретном случае необходимо найти компромисс. Например, исследователи популяций ягуара (*Panthera onca*) вполне удовлетворились двумя месяцами работы камер, но даже 66 фотоловушек (в одном из районов в Боливии) зафиксировали только 16 проходов ягуара (Silver et al., 2004). Аналогичные исследования дикого лесного кота (*Felis silvestris*) на склонах Этны про-

должались 4 месяца, *TE* составило 42 регистрации (Anile et al., 2012).

Большинство данных по Гирканскому парку, особенно по южной его части, по нашему мнению, вполне достоверно отражают реальную ситуацию, с учетом гомогенности ландшафта, где были установлены фотоловушки, и достаточно большого числа фотоловушко-суток.

Наиболее интересными являются расчеты плотности и численности популяции кабана. Плотность, рассчитанная с помощью REM (более 30 особей/1000 га в южной части парка), соответствует средней плотности неэксплуатируемой популяции кабана в высокобонитетных причерноморских лесах Западного Кавказа (Дуров, 1987). Нам представляется, что совпадение этих показателей не случайно. Популяция кабана в Гирканском национальном парке, не затронутая африканской чумой свиней, вероятно, действительно имеет оптимальную численность и структуру популяции, по крайней мере, в южной его части.

Из кадров фотоловушек получены дополнительные сведения о рождаемости и смертности в популяции кабана в Гирканском парке. Обнаружено 117 случаев регистрации поросят-сеголетков. На рис. 3 видно закономерное снижение среднего числа поросят в кадре фотоловушек по сезонам. Очевидно, что самая высокая смертность поросят-сеголетков наблюдается в первые месяцы жизни: уже к середине лета среднее число поросят, фиксируемое камерами фотоловушек,

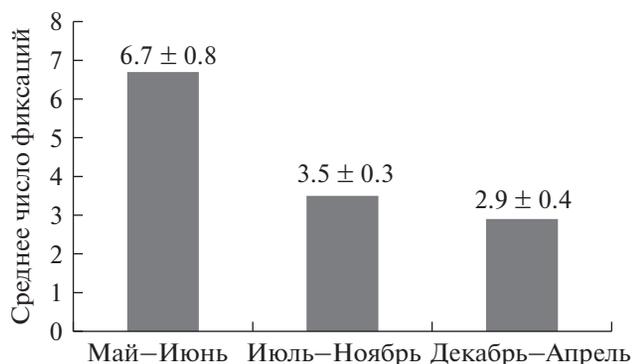


Рис. 3. Динамика среднего числа поросят по сезонам.

снижается почти вдвое. В дальнейшем темпы смертности сеголетков заметно снижаются.

Ситуация с косулей в парке не такая однозначная, как с кабаном. В северной части косуля зафиксирована всего 12 раз и поэтому имеет низкий индекс обилия и, соответственно, плотность (4.4 особей/1000 га). В южной части косуля не отмечена вовсе.

Плотность волка на территории парка в северной части составляет 0.1 особей/1000 га, в южной — 0.04 особей/1000 га, что следует рассматривать как нормальную для района исследования, где волк, скорее всего, является объектом преследования человека. Даже на такой обширной охраняемой природной территории как Кавказский заповедник плотность волка на большей его части находилась в пределах 0.2–0.6 особей/1000 га (Трепет, Ескина, 2018). Расчетная численность в 2–3 особи соответствует наличию на территории парка, как минимум, одной семьи, что подтверждают фотографии волчат, зафиксированных фотоловушками.

Плотность шакала в парке составляет 0.6 особей/1000 га, при этом шакал отмечен в обеих частях парка. Такая низкая плотность является нормальной для природных районов ареала шакала, где площадь участка обитания семьи почти в 4 раза больше, чем в антропогенных районах (Rotem, 2008). Вероятно, плотность шакала будет значительно выше в окрестностях населенных пунктов (Vanea et al., 2012).

Медведи отмечены только в южной части парка, где плотность популяции достигала всего 0.4 особи/1000 га. Для сравнения, на Западном Кавказе в среднем этот показатель составляет 2–3 особи/1000 га, на некоторых участках больше 3 особи/1000 га, по краям ареала — 0.8–1 особь/1000 га (Трепет и др., 2020). Вероятно, в южной части парка обитает не более десятка медведей.

Высокий показатель плотности получен для камышового кота, особенно в южной части парка (6.7 особи/1000 га), это значение вполне соответствует плотности популяции камышового кота в пойменных лесах Центральной Азии (4–15 особей/1000 га) (Belousova, 1993). Численность этого вида в Гирканском парке может достигать 200 особей.

Довольно многочислен енот-полоскун: его плотность в северной части парка достигает 46.9 особей/1000 га. Расчетные данные говорят о присутствии в парке около 1200 особей этого вида, из которых в северной части парка — 919 особей. При этом на Западном Кавказе в сходных условиях растительности и рельефа наблюдаются гораздо более высокие значения плотности енота-полоскуна (Туниев, Туниев, 2013).

Плотность дикобраза также выше в северной части парка (9.7 особей/1000 га), по сравнению с южной (1.0 особей/1000 га). Для многих популяций дикобраза приводятся более высокие значения плотности, достигающие 40 и даже 80 особей/1000 га (Sever, Mendelsohn, 1991; Bragga et al., 2005). Низкие значения плотности дикобраза в Гирканском парке могут быть объяснены тем, что животные здесь обитают на краевом участке своего ареала, где, как правило, условия обитания ухудшаются (Lawton, 1993; Lomolino, Channell, 1995).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Гирканском национальном парке фотоловушки зафиксировали весь комплекс крупных и средних млекопитающих, характерный для лесных массивов Талышских гор. Выявлена высокая плотность популяции кабана. Гирканский парк, вероятно, одно из немногих мест на Кавказе, где популяция кабана сохранилась в своем естественном виде. Плотность популяций кота, енота-полоскуна, волка, медведя, шакала находится в нормальных пределах, характерных для аналогичных популяций в других участках ареала. Плотность косули существенно снижена, вероятно, благодаря продолжающемуся браконьерству.

С учетом кормовой базы, территория Гирканского парка вполне подходит для постоянного обитания 3–4 особей леопарда, что подтверждают данные фотоловушек: в 2018–2019 гг. здесь зафиксированы 3 разные взрослые особи: 2 самца и 1 самка (Spassov et al., 2020). Вероятно, территория Гирканского парка является частью участка обитания самки леопарда, занимающего, в том числе, и сопредельную территорию Ирана. По мнению Спассова с соавторами (Spassov et al., 2020), Гирканский парк входит и в участок обитания одного, возможно, двух самцов леопарда.

Кроме территориальных животных, здесь могут появляться и молодые расселяющиеся особи из Ирана. Несмотря на режим особой охраны, леопарды в Талышских горах продолжают преследоваться человеком: с 2004 г. зафиксированы пять случаев убийства животных в Азербайджане и один случай в Иране (Breitenmoser et al., 2014). Впрочем, этот, в общем, негативный высокий показатель говорит о постоянстве присутствия здесь леопардов и, следовательно, высокой ценности Талышских лесов для сохранения популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаджиев В.Д., Кулиева, Х.Г., Вахабов З.В., 1979. Флора и растительность высокогорий Талыша. Баку: Элм. 150 с.
- Дуров В.В., 1987. Кабан Западного Кавказа: (биология, охрана, хозяйственное использование). Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 ВНИИ охраны природы и заповедного дела. М. 19 с.
- Животный мир Азербайджана, 2000. Т. 3. Позвоночные. Баку: Элм. 700 с.
- Заумислова О.Ю., Бондарчук С.Н., 2017. Оценка состояния популяции амурского горала (*Naemorhedus caudatus*: Bovidae) в Сихотэ-Алинском заповеднике с помощью фотоловушек // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2 (Прил. 1). С. 151–163.
- Кудактин А.Н., 1982. Взаимоотношение волка и копытных в Кавказском заповеднике // Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в СССР. С. 65–71.
- Прилишко Л.И., 1952. Лесная растительность Азербайджана Акад. наук Азербайдж. ССР. Ин-т ботаники им. В.Л. Комарова. Т. 1. Буковые леса. Баку: Изд-во Акад. наук АзССР. 88 с.
- Рожнов В.В., Лукаревский В.С., 2008. Программа по восстановлению (реинтродукции) переднеазиатского леопарда на Кавказе. М.: ИПЭЭ РАН. 65 с.
- Рожнов В.В., Найдено С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Сорокин П.А. и др., 2012. Сезонные изменения кормовой базы Амурского тигра: опыт применения матрицы фотоловушек // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 643–647.
- Седаш Г.А., Дарман Ю.А., 2020. Опыт использования фотокапканов для изучения биологии бурого (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) и белогрудого (*Ursus thibetanus* Cuvier, 1823) медведей на юго-западе Приморского края, Россия // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 24. С. 203–212.
- Тимофеева Е.К., 1985. Косуля. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 8. Л.: Издательство Ленингр. ун-та. 224 с.
- Тренет С.А., Ескина Т.Г., 2018. Соотношение копытных и волка в Кавказском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 243–251.
- Тренет С.А., Ескина Т.Г., Бибина К.В., 2017. Антропогенная трансформация и перспективы сохранения популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) на северо-западном Кавказе // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 485–492.
- Тренет С.А., Ескина Т.Г., Пхитиков А.Б., Кудактин А.Н., Бибина К.В., 2020. Современное состояние и динамика популяции бурого медведя (*Ursus arctos meridionalis* Midd., 1851) на Западном Кавказе // Зоологический журнал. Т. 99. № 3. С. 1–10.
- Туниев С.Б., Туниев Б.С., 2013. Последствия инвазии енота-полоскуна (*Procyon lotor* L., 1758) в Краснодарском крае // Социально-экономические проблемы курортов. Сборник научных трудов. Сочи. С. 180–186.
- Честин И.Е., 1991. Систематика и экология бурых медведей, *Ursus arctos syriacus* Hemph. et Ehr. 1828, Кавказа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 МГУ. М. 24 с.
- Anile S., Amico C., Ragni B., 2012. Population density estimation of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in Sicily using camera trapping // Wildlife Biology in Practice. V. 8 (1). P. 1–12.
- Askerov E., Talibov T., Manvelyan K., Zazanashvili N., Malkhasyan A., Fatullayev P., Heidelberg A., 2015. South-Eastern Lesser Caucasus: the most important landscape for conserving the leopard (*Panthera pardus*) in the Caucasus region (Mammalia: Felidae) // Zoology in the Middle East. V. 61. P. 95–101.
- Askerov E., Talibov T., Manvelyan K., Zazanashvili N., Fatullayev P., Malkhasyan A., 2018. Leopard (*Panthera pardus*) reoccupying its historic range in the South Caucasus: a first evidence (Mammalia: Felidae) // Zoology in the Middle East. V. 65 (1). P. 88–90.
- Banea O.C., Krofel M., Červinka J., Gargarea P., Szabó L., 2012. New Records, first Estimates of Densities and questions of Applied Ecology for jackals in Danube Delta Biosphere Reserve and hunting terrains from Romania // Acta Zoologica Bulgarica. V. 64 (4). P. 353–366.
- Belousova A.V., 1993. Small Felidae of Eastern Europe, Central Asia, and the Far East: survey of the state of populations // Lutreola. № 2. P. 16–21.
- Bragga C.J., Donaldson J.D., Ryana P.G., 2005. Density of Cape porcupines in a semi-arid environment and their impact on soil turnover and related ecosystem processes // Journal of Arid Environments. V. 61 (2). P. 261–275.
- Breitenmoser U., Pittet M., Avgan B., Askerov E., Breitenmoser-Würsten C., Ransom C., 2014. Recovery of the leopard in Azerbaijan. Zoological Society of London, United Kingdom. 55 p.
- Butterfield R.T., 1944. Populations, hunting pressure and movement of Ohio racoons // Transactions of the North American Wildlife Conference. V. 9. P. 337–343.
- Carbone C., Christie S., Coulson T., Franklin N., Ginsberg J., Griffiths M., Holden J., Kawanishi K., Kinnard M., Laidlaw R., Lynam A., Macdonald D.W., Martyr D., McDougal C., Nath L., O'Brien T., Seidensticker J., Smith D., Sunquist M., Tilson R., Wan Shahrudin W.N., 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals // Animal Conservation. V. 4. P. 75–79.

- Foster R.J., Harmsen B.J., 2012. A critique of density estimation from camera-trap data // *Journal of Wildlife Management*. V. 76 (2). P. 224–236.
- Gray T.N.E., 2018. Monitoring tropical forest ungulates using camera-trap data // *Journal of Zoology*. V. 305 (3). P. 173–179.
- Jennelle C.S., Runge M.C., Mackenzie D.I., 2002. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: a comment on misleading conclusions // *Animal Conservation*. V. 5. P. 119–120.
- Jourdain N.O.A.S., Cole D.J., Ridout M.S. et al., 2020. Statistical Development of Animal Density Estimation Using Random Encounter Modelling // *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*. V. 25. P. 148–167.
- Kelly M.J., Holub E.L., 2008. Camera Trapping of Carnivores: Trap Success Among Camera Types and Across Species, and Habitat Selection by Species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia // *Northeastern naturalist*. V. 15 (2). P. 249–262.
- Lawton J.H., 1993. Range, population abundance and conservation // *Trends in ecology & evolution*. V. 8 (11). P. 409–413.
- Lomolino M.V., Channell R., 1995. Splendid Isolation: Patterns of Geographic Range Collapse in Endangered Mammals // *Journal of Mammalogy*. V. 76(2). P. 335–347.
- Lukarevsky V., Akkiev M., Askerov E., Agili A., Can E., Gurielidze Z., Kudaktin A., Malkhasyan A., Yarovenko Y., 2007. Status of the leopard in the Caucasus // *Cat News. Special Issue № 2*. P. 15–21.
- Lukarevsky V., Askerov E., Hazaryan G., 2004. Condition of the leopard population in the Caucasus // *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*. V. 29. P. 303–319.
- Maharramova E., Moqanaki E.M., Askerov E., Faezi S., Alinezhad H., Mousavi M., Kuemmerle T., Heidelberg A., Zazanashvili N., 2018. Transboundary leopard movement between Azerbaijan and Iran in the Southern Caucasus // *Cat News*. V. 67. P. 8–11.
- Majumder A., Sankar K., Qureshi Q., Basu S., 2011. Food habits and temporal activity patterns of the Golden Jackal *Canis aureus* and the Jungle Cat *Felis chausin* Pench Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India // *Journal of Threatened Taxa*. V. 3 (11). P. 2221–2225.
- Nickerson B.S., Parks L.C., 2019. Estimating Population Density of Black-tailed Deer in Northwestern Washington Using Camera Traps and a Random Encounter Model. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28655.18083>
- Pfeffer S.E., Spitzer R., Allen A.M., Hofmeester T.R., Ericsson G., Widemo E., Singh N.J., Cromsigt J., 2017. Pictures or pellets? Comparing camera trapping and dung counts as methods for estimating population densities of ungulates // *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. V. 4 (2). P. 173–183.
- Romani T., Giannone C., Mori E., Filacorda S., 2018. Use of track counts and camera traps to estimate the abundance of roe deer in North-Eastern Italy: are they effective methods? // *Mammal Research*. V. 63. P. 477–484.
- Rotem G., Berger H., King R., Kutiel P.B., Saltz D., 2008. The effect of landscape heterogeneity on home range size and daily activity of Golden Jackals (*Canis aureus* Linnaeus) in Britania Park, Israel // https://www.researchgate.net/profile/Guy_Rotem/publication/272795282_The_effect_of_landscape_heterogeneity_on_home_range_size_and_daily_activity_of_Golden_Jackals_Canis_aureus_Linnaeus_in_Britania_Park_Israel/links/54ef00060cf25238f93b6f1e/The-effect-of-landscape-heterogeneity-on-home-range-size-and-daily-activity-of-Golden-Jackals-Canis-aureus-Linnaeus-in-Britania-Park-Israel.pdf
- Rovero F., Marshall A.R., 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates // *Journal of Applied Ecology*. V. 46. P. 1011–1017.
- Rowcliffe J.M., Field J., Turvey S.T., Carbone C., 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition // *Journal of Applied Ecology*. V. 45. P. 1228–1236.
- Rowcliffe J.M., Carbone C., Jansen P.A., Kays R., Kranstauer B., 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: an adapted distance sampling approach // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 2. P. 464–476.
- Sanei A., Mousavi M., Kiabi B.H., Masoud M.R., Mardi E.G., Mohamadi H., Shakiba M., Zehi A.B., Teimouri M., Raeesi T., 2016. Status assessment of the Persian leopard in Iran // *Cat News. Special Issue № 10*. P. 43–50.
- Sever Z., Mendelsohn H., 1991. Spatial movement patterns of porcupines (*Hystrix indica*) // *Mammalia*. V. 55 (2). P. 187–205.
- Silver S.C., Ostro L.E.T., Marsh L.K., Maffei L., Noss A.J., Kelly M.J., Wallace R.B., Gómez H., Ayala G., 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis // *Oryx*. V. 38 (2). P. 148–154.
- Spassov N., Askerov E., Akosta-Pankov I., Ignatov A., 2019. New data on the occurrence of *Panthera pardus* in the Talysh Mountains, Azerbaijan (Carnivora: Felidae) // *Lynx, series nova*. V. 50. P. 113–118.
- Spassov N., Askerov E., Acosta-Pankov I., Ignatov A., 2020. New data on the occurrence of *Panthera pardus* in the Talysh Mountains, Azerbaijan (Carnivora: Felidae) // *Lynx, n. s. (Praha)*. V. 50. P. 113–118.
- Strampelli P., Andresen L., Everatt K.T., Somers M.J., Rowcliffe J.M., 2015. Leopard *Panthera pardus* density in southern Mozambique: evidence from spatially explicit capture–recapture in Xonghile Game Reserve // *Oryx*. V. 54 (3). P. 405–411.
- Strategy for the Conservation of the Leopard in the Caucasus Ecoregion*. Revised Version 2017. IUCN/SSC Cat Specialist Group, Muri b. Bern, Switzerland and WWF Caucasus Office, Tbilisi, Georgia. 2017. 29 p.
- Zazanashvili N., Askerov E., Manvelyan K., Krever V., Farvar M.T., Kalem S., Murschel F., 2007. The conservation of the leopard in the Caucasus // *Cat News. Special Issue № 2*. P. 4–8.

**ESTIMATION OF THE POPULATION DENSITIES OF SPECIES PREY
OR COMPETITOR TO THE LEOPARD (*PANTHERA PARDUS*)
IN THE HYRCAN NATIONAL PARK, AZERBAIJAN**

**E. Askerov^{1, 2, 3}, S. A. Trepets^{4, 5, *}, T. G. Eskina⁵, K. V. Bibina⁵, A. I. Narkevich⁵, A. B. Pkhitikov⁴,
N. Zazanashvili^{3, 6}, K. Akhmadova¹**

¹WWF Azerbaijan Office, Baku, 1001 Azerbaijan

²Institute of Zoology, Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, 1073 Azerbaijan

³Ilia State University, Tbilisi, 0162 Georgia

⁴Tembotov Institute of the Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Sciences, Nalchik, 360051 Russia

⁵Shaposhnikov Caucasian State Biosphere Nature Reserve, Sochi, 354340 Russia

⁶WWF Caucasus Programme Office, Tbilisi, 0193 Georgia

*e-mail: trepetsergey@gmail.com

Based on the random encounter model, the population densities of species potentially prey or competitor to the leopard (*Panthera pardus*) were estimated in the Hyrcan National Park, Azerbaijan. Data obtained from 18 camera traps were processed, 11 of which were installed in the southern part of the park, and 7 in the northern part. The total operating time of the cameras amounted to 3950 traps per day for the period from April 2018 to December 2019. A very high Wild boar population density was revealed in the southern part of the park (32.5 ind./1000 ha). On the contrary, no Roe deer was recorded in the southern part, while it had a rather low density in the northern part (4.4 ind./1000 ha). The population densities of the Golden jackal (0.6 ind./1000 ha), the Grey wolf (0.1 ind./1000 ha), the Jungle cat (6.7 ind./1000 ha), and the Raccoon (46.9 ind./1000 ha) ranged within the normal limits characteristic of similar populations in other parts of their global distribution. The population densities of the Indian porcupine (9.7 ind./1000 ha) and the Brown bear (0.4 ind./1000 ha) seem to have also corresponded to the mountain forest conditions of the study area. From a view point of food supply, the territory of the Hyrcan National Park is quite suitable for permanently supporting 3–4 leopard individuals.

Keywords: Talysh Mountains, camera trap, abundance index, random encounter model

К 85-ЛЕТИЮ ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВИЧА ПАНОВА FOR THE 85TH BIRTHDAY OF EVGENIY NIKOLAEVICH PANOV

DOI: 10.31857/S0044513421080122

3 августа Евгению Николаевичу Панову исполняется 85 лет. Е.Н. Панов родился в Москве в семье поэта и писателя Николая Николаевича Панова (1903–1973) и его жены журналистки и литературного критика Софьи Исидоровны Блюм (1904–1973). В юности отец, Н.Н. Панов, был близок кругу И.Л. Сельвинского и писал под псевдонимом “Дир Туманный”, а в зрелые годы стал известен как автор многих приключенческих романов о море и морском флоте.

У Евгения интерес к зоологии проявился рано. Еще в школе он ходил в кружок ВООП Петра Петровича Смолина. Но в отличие от интересов многих его сверстников, будущих зоологов, увлечения Панова были шире, он обожал рок-н-ролл, отлично знал джаз и современную западную музыку.

В 1954 г. Евгений поступил на Биолого-почвенный факультет МГУ. Его курсовой, посвященной описанию и анализу поведения малого зуйка (*Charadrius dubius*), руководил доцент Н.Н. Карташев, дипломом на ту же тему – профессор Г.П. Дементьев. После окончания университета в 1959 г. Евгений Панов уехал работать в заповедник “Кедровая падь” на Дальний Восток. Его привлекла возможность исследований уссурийского зуйка (*Ch. placidus*), вида с неясным таксономическим статусом и не изученным поведением. Параллельно он вел и традиционные для орнитологов учеты и наблюдения, но записи в дневниках сопровождал зарисовками поведения птиц, выполненными в уже найденной неповторимой авторской манере и при этом абсолютно достоверными. На Дальнем Востоке Е.Н. открыл для себя новый многообещающий модельный объект для сравнительного изучения – сорокопуды (род *Lanius*), которыми потом занимался многие годы. Сорокопудам посвящены 4 книги Панова. Итоговая монография – “Сорокопуды (Семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция” – вышла почти полвека спустя после дальневосточных исследований автора, в 2008 г., а в 2011 г. дополненная монография была опубликована на английском языке.

Перед отъездом из заповедника после трехлетних полевых работ возникла неожиданная трудность – директор потребовал оставить все дневники, “так как это собственность вверенного ему учреждения”. Примерно за две недели Евгений Николаевич полностью переписал дневники и

увез с собой копии записей и оригиналы рисунков птиц, которые были на вкладках. Эта история известна по рассказу профессора Ф.Я. Держинского, который на примере своего однокурсника Е.Н. Панова учил студентов, как настоящий полевик должен преодолевать непредвиденные трудности. Спасенные дневники легли в основу защищенной в 1966 г. кандидатской диссертации “Птицы крайнего юга Приморья” и первой книги Е.Н. “Птицы Южного Приморья” (1973).

В Москве Евгения Николаевича пригласил к себе работать Николай Николаевич Воронцов, сначала на кафедру зоологии медицинского института, а затем и в Институт цитологии и генетики в Новосибирск. Работа в группе Воронцова была поставлена на широкую ногу. У сотрудников Воронцова были отличное финансирование и материальное обеспечение полевых исследований. Сам Воронцов и его группа изучали цитогенетические механизмы изоляции на примере млекопитающих. А Е.Н. Панов продолжил изучение зон вторичных контактов близких видов птиц, он получил возможность свободно выбирать объекты, каждый год ездить в поле и работать по собственной теме. В этой работе принимали участие и сотрудники лаборатории. В первую же поездку в Туркменистан был выбран еще один модельный объект – каменки (род *Oenanthe*). Этому роду птиц посвящено 3 книги Евгения Николаевича: первая на немецком языке 1974-го г., в 1999 вышла полностью переработанная и дополненная книга на русском, в 2005 г. вышел ее перевод на английский.

В конце 1971–начале 1972 г. Панов вернулся в Москву и поступил на работу в ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова. До полевого 1977 г. включительно продолжалась работа по тематике, сложившейся в Новосибирске, основными объектами были каменки, сорокопуды, овсянки (род *Emberiza*). Определенный итог этих исследований был подведен в книге Е.Н. Панова “Механизмы коммуникации у птиц” (1978). В ней проявилось в полной мере несколько уникальных сторон его творческого метода. Евгению Николаевичу свойственно острокритическое восприятие затверженных биологических догм. Стержнем второй книги было ниспровержение постулатов классической этологии о дискретности выразительных движений, о соответствии стимула и вызываемой



Рис. 1. Е.Н. Панов в 2017 г., Мстёра.

реакции как ключа и замка. История науки показывает, что критический взгляд, негативные эмоции, как правило, парализуют ученого. Уникальность Панова в том, что энергия отрицания в его случае удачно преобразуется в творческую энергию. Известны ли другие подобные случаи историкам науки?

В этой же книге в полной мере проявился характерный стиль Панова как научного художника-анималиста. Его рисунки лаконичны, графичны, полностью освобождены от попыток передать, например, фактуру пера и прочие “красивости”, но при этом предельно точно отражают особенности позы, движения и окраски птицы, которые, по мнению автора, наиболее существенны.

Выходу книги “Механизмы коммуникации у птиц” весной 1978 г. предшествовала тяжелая, изнурительная работа. В этой монографии Е.Н. пришел к неутешительному выводу о “глубокой вырожденности системы сигнальных средств у птиц”, к тому, что “отдельные, наиболее универсальные элементы этой системы оказываются семантически пустыми” (стр. 286). Было ясно, что необходимо “сменить декорации”, еще более расширить спектр объектов. В этом помог случай. Евгений Николаевич давно мечтал обзавестись

собственным транспортом для экспедиций. Мечту удалось осуществить, и весной 1978 г. у него появился собственный “ЛуАЗ”. Свои услуги как шофера-напарника предложил знакомый по Бад-хизу режиссер-документалист студии “Экран” Михаил Анатольевич Рыбаков. В тот год он собирался снимать фламинго (*Phoenicopterus roseus*) на оз. Тенгиз в Кургальжинском заповеднике. И они вместе с Пановым и его сотрудником Михаилом Галиченко туда и отправились из Москвы на машине. Остальной отряд Панова добрался до заповедника на поезде. На Тенгизе Панов и его сотрудники начали работать на колонии черноголовых хохотунов (*Larus ichthyaetus*), и там Евгений Николаевич впервые наблюдал инфантицид (“избиение младенцев”) у колониальных чаек. Эта возможность — воочию увидеть, “пощупать” инадаптивность — захватила его полностью.

Но оз. Тенгиз оказалось крайне неудобно для работы орнитологов, на гнездовья птиц там невозможно попасть к началу сезона — у озера очень топкие берега, солончаки на многие километры. Весной 1979 на конференцию в Москву приехал директор Красноводского заповедника Владислав Иванович Васильев и пригласил Панова работать на Каспий. Так началась большая серия

работ по изучению систем колониальности у чайковых (Laridae). Неизменным соавтором в них была Лариса Юрьевна Зыкова.

Как и всякому полевому зоологу, Панову знакомы неудачи, когда нужный объект исследования не удается найти в природе или складывается не та ситуация, на которую он рассчитывал. Но в подобных неизбежных ситуациях проявляется еще одно счастливое качество Панова – он легко находит новый объект, вживается в него и видит интересные теоретические задачи, которые можно с его помощью решить.

В 1980 г. на маленьком островке в заливе Кара-Богаз-Гол, где в прошлые годы существовала колония черноголовых хохотунов, они не загнездились. Но именно ради наблюдений за хохотунами прибыл туда экспедиционный отряд Панова. Тогда Евгений Николаевич обратил внимание на степных агам (*Trapelus sanguinolentus*), начал их ловить и метить. Этот, казалось бы, эпизод породил большую серию работ и вылился в монографию “Горные агамы Евразии” (2003, в соавторстве с Л.Ю. Зыковой), опубликованной в 2016 г. и на английском и которую преподаватели герпетологии в МГУ считают образцовой монографией такого рода.

В 1982 г. состоялась первая экспедиция на остров Огурчинский для изучения колоний черноголовых хохотунов. Вскоре обнаружилось, что на этом острове обитает популяция одичавших ослов (*Equus asinus*). Евгений Николаевич тут же начал параллельные наблюдения за новым объектом, и вместе с Зыковой (в следующий сезон наблюдения продолжила Екатерина Куприкова) они сделали отличную работу по популяционной структуре и поведению этого вида.

Легкость, с которой Евгений Николаевич находит новые объекты, иллюстрирует и такая история. Как-то в марте начала 2000-х Е.Н. увидел в зоопарке спаривание черношейных лебедей (*Cygnus melancoryphus*). Много лет до того ему удалось там же заснять на видео спаривание у черных лебедей (*C. atratus*). Тут же возникла мысль сравнить брачное поведение двух, как тогда считалось, близких видов. В те годы в Московском зоопарке содержали все виды лебедей мировой фауны. Таким образом, появилась возможность на примере подтрибы *Cygninae* проиллюстрировать методологические подходы сравнительной этологии и принципы описания сигнального поведения птиц. На основе полученных данных удалось провести ревизию филогенетических отношений между видами лебедей и, в частности, высказать сомнение в принадлежности черношейного лебедя к роду *Cygnus* и в близости к этому роду коскоробы (*Coscoroba coscoroba*). В 2015 г. эта работа завершилась изданием монографии в соавторстве с Е.Ю. Павловой “Лебеди мира. Структура и эволюция сигнального поведения”.

Пока что последним полевым исследованием Евгения Николаевича является сравнительный анализ поведения двух видов стрекоз красоток в репродуктивных скоплениях на водоемах Владимирской обл. Однажды, выйдя с фотоаппаратом на берег речки, Панов увидел изумительных ярко-синих стрекоз. Около двух десятков держались довольно плотным скоплением на ограниченном участке реки. Понаблюдав за ними немного, Панов воскликнул: “Да ведь это же ток!” И на следующий день вернулся туда с видеокамерой. Картина репродуктивного скопления красоток-девушек (*Calopteryx virgo*) напомнила ему ток южноамериканских черно-белых манакинов (*Manacus manacus*). Ясно было, что перед ним интереснейшая ситуация, которую нужно исследовать, и работа закипела. Вскоре на другой речке обнаружился близкий вид – красотка блестящая (*C. splendens*). Стрекоз метили индивидуальными цветными метками, прослеживали их судьбы и поведение партнеров при спаривании и откладке яиц, описывали пространственно-этологическую структуру репродуктивных скоплений. Неизменными помощниками в работе были А.С. Опаев и Е.Ю. Павлова. Четыре сезона наблюдений вылились в цикл статей на русском и английском языках, посвященных слабо изученному социальному поведению этих стрекоз. Здесь стоит заметить, что Евгений Николаевич в 2014 г. покинул Москву и поселился в поселке Мстера Владимирской обл., в окрестностях которого и осуществляет свои выезды в поле.

Однако вернемся в 1980-е. В 1983 г. вышла книга “Поведение животных и этологическая структура популяций”. Отправными точками для этой монографии стали доминирующая тогда теория популяционного гомеостаза и подчас наивные попытки с ее помощью объяснить разнообразие популяционных систем в мире животных. Этот прекрасный обзор до сих пор не потерял своего значения, а время подтверждает сделанные в нем выводы.

В те же годы Евгений Николаевич, общаясь в экспедициях с зоологами младшего поколения, задумал проведение в “наукограде” Пушкино школ-семинаров для молодых биологов по широкому кругу теоретических и методических проблем поведенческой экологии. Состоялись 4 такие школы в 1982, 1983, 1985 и 1988 годах. Каждый раз по материалам этих конференций выходили сборники под редакцией Л.Ю. Зыковой и Е.Н. Панова или его же и А.Д. Базыкина. По подбору блестящих, ярких лекторов, по широте охвата проблем, по будящей мысль остроте обсуждений пушинские школы не знали себе равных. Они сыграли большую роль в формировании научного мировоззрения целого поколения отечественных зоологов.

В 1989 г. вышла одна из самых фундаментальных монографий Е.Н. Панова “Гибридизация и этологическая изоляция у птиц”. Отправной точ-

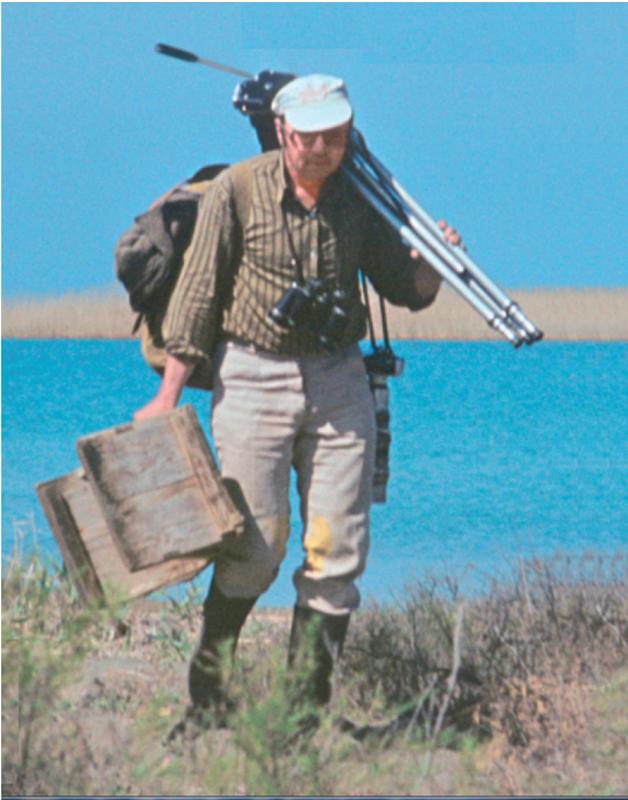


Рис. 2. На исследованиях колоний чайковых, острова Каспийского моря, 1980-е годы.

кой для этой работы было критическое отношение к упрощенному взгляду некоторых современных систематиков на проблему вида в классе Aves. Евгений Николаевич обобщил свои исследования по репродуктивному поведению близких видов и гибридизации у птиц на широком спектре объектов. В приложении приведен обширный каталог случаев явной или предполагаемой гибридизации птиц в природе. В нем обобщены сведения о 229 зонах контакта 423 видов и о гибридизации в природе в 489 парах из 606 видов; причем 9 зон вторичного контакта были исследованы самим автором. Обобщен гигантский объем литературы (1290 названий). В этой работе Панов пришел к значительно опередившему время выводу о творческой роли гибридизации в эволюции. Сейчас этот вывод нашел подтверждение как в математических моделях, так и в многочисленных молекулярно-генетических исследованиях.

Некоторые итоги 60-летних научных исследований были подведены в издании “Избранные труды. Этология. Эволюционная биология” (2012), содержащем 37 статей и список трудов из 286 названий. Вслед за ним вышла монография “Половой отбор: теория или миф?” (2016), где автор подверг сомнению реальность полового отбора, критически анализируя основания теории и соответствие ее предсказаний эмпирическим резуль-

татам. Завершил этот более чем полувековой этап научной деятельности том воспоминаний “Зоология и моя жизнь в ней” (2016). В этой увлекательной книге автор осмыслил, подробно и живо изложил все перипетии своего существования в зоологической науке, пути формирования и развития своих научных взглядов.

После этого интересы Панова переместились в совершенно иную область, в которой он освоился чрезвычайно быстро, со свойственной ему легкостью перейдя на новый объект исследований. Этому способствовали колоссальный опыт полевого ученого-зоолога, его умение схватить суть наблюдаемого явления. Но теперь полем его изысканий становятся только литературные источники.

Помимо исследований коммуникации и поведения животных Е.Н. всегда интересовали проблемы языка. Этот интерес отразился уже в книге “Знаки, символы, языки” (выдержавшей 6 изданий) и неуклонно нарастал в последующие годы. Рассматривая соотношение коммуникации животных и языка человека, Е.Н. приходит к выводу о непроходимой пропасти между этими сигнальными системами. Он всячески доказывает неравнозначность языкового поведения человека и сигнализации животных.

И совершенно естественным продолжением этой работы становится переход к изучению феномена человека в целом. Он логически вытекает из всего накопленного им огромного объема знаний о поведении и эволюции высших позвоночных. Именно это знание позволяет Е.Н. не только не впадать в модное ныне биологизаторство, но быть его последовательным противником.

В 2017 г. выходит первая книга о человеке. Это том объемом более 600 страниц – “Человек создатель и разрушитель. Эволюция поведения и социальной организации”. Книга разворачивает панораму формирования и развития человеческой культуры, эволюции творчества. Автор описывает переход от орудийной деятельности шимпанзе (*Pan troglodytes*) к рождению каменной индустрии. В поле зрения оказываются и материальная основа абстрактного мышления, и новые данные о возможных истоках языка, о диалектическом единстве языка и речи, о специфике сфер приложения этих двух феноменов поведения людей. Он рассматривает социальную организацию современного человека: от архаических эгалитарных обществ до современного постиндустриального общества, вместе и с его величайшими достижениями в технологиях, и с тяжелейшими недугами, ведущими к разрушению цивилизации. И, как всегда, Панов не избегает сложнейших, нередко остро дискуссионных тем.

Затем ученого увлекает вопрос, каким образом люди перешли от охоты на животных к истреблению себе подобных? Ответы он пытается дать в книге “Человек стреляющий. Как мы научились

этому” (2019). Е.Н. рассматривает способы охоты, ее значение на разных стадиях антропогенеза и в жизненном укладе современных архаических обществ охотников-собирателей. Он показывает, как стирается грань между исходной функцией оружия (обеспечение белковой пищей) и вторичной, возникшей в ответ на коренные изменения в социуме — оно становится боевым. На всем протяжении сюжета перед нами предстает поразительная мощь креативности — важнейшей составляющей когнитивных способностей человека. Книга раскрывает, каким образом все, что связано с охотничьим промыслом, определяет структуру и организацию социума.

Наконец, Е.Н. Панов затрагивает и проблему сознания — сложнейшей и таинственной сферы психической жизни человека. Он ставит своей задачей описать сознание человека на ранних этапах культурной эволюции, опираясь на теорию французского философа и этнографа Люсьена Леви-Брюля. Эта теория основана на предположении, что тогда сознание людей не могло быть таким же, каким мы его видим на продвинутых стадиях цивилизации. Теория Леви-Брюля долгое время не принималась всерьез антропологами, они видели в ней намек на расизм. В книге “Человек и природа в архаическом коллективном сознании” (2021) Е.Н. Панов подробно рассматривает взгляды ученого, показывает, как исследования на рубеже 19–20 столетий заставили научную общественность склониться к точке зрения, высказанной Леви-Брюлем, и признать справедливость его теоретических построений.

Своеобразным итогом научной деятельности Е.Н. Панова стал его персональный сайт www.panov-ethology.ru, где помимо научных и научно-популярных статей и книг, представлен огромный фотоархив Е.Н. Панова — увлеченного фотографа дикой природы, его рисунки и видеосюжеты.

Е.Н. Панов видит свою миссию не только как научную, но и как просветительскую, стремясь знакомить читателей с достижениями отечественной и мировой науки в обширной области поведения животных и человека. Евгений Николаевич постоянно много времени уделяет переводам. Эта работа началась с 1959 г., когда Н.Н. Панов привез сыну, выпускнику университета, из Англии книгу “Кольцо царя Соломона” Конрада Лоренца. За несколько месяцев, оставшихся до отъезда в “Кедровую падь”, Евгений Николаевич ее перевел. Но издать ее удалось только в 1970 г., когда этология стала в СССР признанной наукой. Е.Н. Панов участвовал в переводе (3 главы из 20) классической сводки Эрнста Майра “Зоологический вид и эволюция” (1968). Вместе с О.Ю. Ор-

ловым Евгений Николаевич перевел популярную книгу Нико Тинбергена “Поведение животных” (1985). В 2011 г. был опубликован его перевод на русский язык книги А. Веннера и П. Уэллса “Анатомия научного противостояния. Есть ли язык у пчел?”, в которой показано отсутствие у них так называемого “языка”. В 2013 г. в переводе и с предисловием Е.Н. Панова вышла фундаментальная сводка У.Т. Фитча “Эволюция языка”. Это далеко не исчерпывающий список интересных и востребованных зарубежных книг, переведенных Евгением Николаевичем.

Более чем 60-летний путь Е.Н. Панова в науке никак нельзя назвать тривиальным. Он прошел все формальные стадии научной карьеры, и путь его интересен не этим. Необычно в научной судьбе Е.Н. то, как эволюционировали его интересы, охватывающие все более широкое поле познания поведения и эволюции живых существ.

Евгения Николаевича отличает поразительная продуктивность. В поле каждый день независимо от того, как прошел предыдущий вечер, он встает в 6–7 утра и идет наблюдать. Точно так же устроен его рабочий день и за письменным столом. Примерно раз в два года выходит новая книга, а всего их издано уже 18 (не считая дополненных и расширенных переизданий), из них 7 книг, также дополненных новыми сведениями, переведены на иностранные языки. Его норма — четыре печатные страницы за день. Вторую половину дня он посвящает подготовке материалов для того, что будет завтра. И так изо дня в день...

Идеи Евгения Николаевича Панова часто опережали время. Постоянно выступающий против догматической приверженности устоявшимся представлениям, против утраты критического мышления в науке, некоторым он казался бунтарем от науки, ниспровергателем авторитетов ... Больше десятилетия назад Панов изобрел свой новый термин “мейнстримшики” для тех, кто ходит в науке только проторенными тропами. Тогда казалось, а что же тут такого — ведь все, как говорится, стоят на плечах предшественников. И только сейчас, когда успех исследования сведен к грубой наукометрии, когда количество (уйма однотипных шаблонных статей) легко побеждает качество, стало ясно, о какой опасности тревожился тогда и предупреждает нас сейчас Евгений Николаевич. Вся жизнь Е.Н. Панова, его преданность своему делу, его талант возвращают нас к простой и естественной мысли, что в науке все еще существует подлинный “гамбургский счет”.

Редколлегия “Зоологического журнала”

e-mail: zoozhurn@mail.ru