СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 11, 2021

Cucumaria beringiana – новый вид голотурий (Holothuroidea, Dendrochirotida, Cucumariidae) из Берингова моря
В. Г. Степанов, Е. Г. Панина 1203

Особенности термобиологии партеногенетических скальных ящериц (*Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis*) и обоеполого вида *Darevskia valentini* (Lacertidae, Squamata)
О. Д. Николаев, Д. А. Белова, Б. А. Новиков, И. Б. Симис, Р. К. Петросян, М. С. Аракелян, В. А. Комарова, Э. А. Галоян 1214

О решении навигационных задач серым вараном (*Varanus grisius*, Reptilia, Sauria) в естественных условиях
А. Ю. Целлариус 1224

Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 1. Кто преуспевает в освоении урболандшафтов?
Н. С. Морозов 1236

Демографические и этологические характеристики закрытогнездящихся чистиковых птиц (Alcidae, Charadriiformes) колонии острова Талан (Охотское море): изменения за 20 лет
Д. С. Водолазова, А. В. Клёнова, В. А. Зубакин, Е. В. Зубакина 1262

Состав пар, биотопические предпочтения и относительная продолжительность жизни птиц в гибридной популяции обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephalos*) овсянок (Passeriformes, Emberizidae) на Алтае
А. С. Рубцов 1276

Особенности строения кожи и ее дериватов у некоторых представителей подсемейства Cricetinae (Cricetidae, Rodentia): почему это важно знать
О. Ф. Чернова, В. П. Куприянов, Н. Ю. Феоктистова, А. В. Суров 1288

Морфометрические характеристики черепа и плечевых костей восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*, Rodentia, Cricetidae) из Самарканда и Бухары (Узбекистан)
Л. Б. Мардонова, С. Н. Гашев, М. Г. Митропольский 1305

Связь полового созревания перезимовавших самок *Arvicola amphibius* (Rodentia, Arvicolinae) с их физическим состоянием
Г. Г. Назарова, М. А. Потапов, О. Ф. Потапова, Е. А. Новиков 1312

Краткие сообщения

О терминологической путанице при обозначении капсул и цист, окружающих тканевых гельминтов
В. П. Никишин 1318

Contents

Volume 100, No 11, 2021

Cucumaria beringiana, a New Species of Holothurian (Holothuroidea, Dendrochirotida, Cucumariidae) from the Bering Sea
V. G. Stepanov, E. G. Panina 1203

Peculiarities of Thermal Biology in Two Parthenogenetic, *Darevskia armeniaca* and *Dareskia unisexualis*, and one Bisexual Rock Lizard Species, *Darevskia valentini* (Lacertidae, Squamata)
O. D. Nikolaev, D. A. Belova, B. A. Novikov, I. B Simis, R. K. Petrosyan, M. S. Arakelyan, V. A. Komarova, E. A. Galoyan 1214

Notes on the Solution of Navigation Problems by the Desert Monitor (*Varanus grisius*, Reptilia, Sauria) in a Natural Environment
A. Yu. Tsellarius 1224

The Role of Predators in Shaping Urban Bird Populations. 1. Who Succeeds in Urban Landscapes?
N. S. Morozov 1236

Demographic and Ethological Characteristics of Crevice-Nesting Auks (Alcidae, Charadriiformes) in the Colony on Talan Island, Sea of Okhotsk: Changes over 20 years
D. S. Vodolazova, A. V. Klenova, V. A. Zubakin, E. V. Zubakina 1262

Pair Composition, Habitat Preferences and Comparative Life Durations of Birds in a Hybrid Population of the Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) and the Pine Bunting (*E. leucocephalos*) (Passeriformes, Emberizidae) in the Altais
A. S. Rubtsov 1276

Morphological Features of the Skin and Its Derivatives in Some Cricetinae species (Cricetidae, Rodentia): Why are They Important to Know
O. F. Chernova, V. P. Kupriyanov, N. Yu. Feoktistova, A. V. Surov 1288

Morphometric Characteristics of the Skull and Humerus of the Eastern Mole Vole (*Ellobius tancrei*, Rodentia, Cricetidae) from Samarkand and Bukhara, Uzbekistan
L. B. Mardonova, S. N. Gashev, M. G. Mitropolskiy 1305

Relations Between Sexual Maturation of Overwintered *Arvicola amphibius* (Rodentia, Arvicolinae) Females and Their Physical Condition
G. G. Nazarova, M. A. Potapov, O. F. Potapova, E. A. Novikov 1312

Brief Communications

On a Terminological Confusion in the Designation of Capsules and Cysts Surrounding Tissue Helminthes
V. P. Nikishin 1318

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1203–1213

УДК 593.96

CUCUMARIA BERINGIANA – НОВЫЙ ВИД ГОЛОТУРИЙ (HOLOTHUROIDEA, DENDROCHIROTIDA, CUCUMARIIDAE) ИЗ БЕРИНГОВА МОРЯ

© 2021 г. В. Г. Степанов[a], *, Е. Г. Панина[a], **

[a]*Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия*

**e-mail: vgstepanov@inbox.ru*

***e-mail: panina1968@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.07.2020 г.
После доработки 13.09.2020 г.
Принята к публикации 22.09.2020 г.

Описан новый вид голотурий *Cucumaria beringiana* sp. n. (Holothuroidea, Dendrochirotida, Cucumariidae) из Беринговова мора. Вид отличается от других видов рода строением спикул в стенке тела, щупальцах, интроверте и амбулакральных ножках. Спикулы нового вида сходны со спикулами *C. vegae*, но, в отличие от последнего вида, у *C. beringiana* поверхность пластинок обильно покрыта крупными бугорками; конечная пластинка амбулакральной ножки более толстая, с бугорками на поверхности и значительно меньшим числом отверстий. Кроме того, эти виды различаются окраской тела: у *C. beringiana* спинная и брюшная стороны бежевого цвета; у *C. vegae* спинная сторона темно-коричневая, а брюшная – светло-серая. Спикулы *C. beringiana* также обладают сходством с некоторыми спикулами амбулакральных ножек *C. pusilla*, но, в отличие от последних, они обильно покрыты крупными бугорками; конечная пластинка амбулакральных ножек более толстая с наличием бугорков на поверхности. Кроме того, *C. beringiana* отличается от *C. pusilla* меньшим размером двух вентральных щупалец по сравнению со всеми остальными (8 + 2).

Ключевые слова: кукумария, таксономия, север Тихого океана

DOI: 10.31857/S0044513421090105

Согласно базе Word Register of Marine Species (WoRMS), род *Cucumaria* насчитывает 47 валидных видов (WoRMS, 2019). *Cucumaria kirchbergii colochiriformis* Ludwig et Heding 1935 принята как *Stereoderma colochiriformis* (Ludwig et Heding1935) (WoRMS, 2019a). В 2019 г. из Карагинского залива Берингова моря описан новый вид *Cucumaria fedotovi* Panina, Stepanov et Martynov 2019, пока еще не включенный в базу WoRMS (Панина и др., 2019).

Cucumaria japonica Semper 1868, считалась подвидом (Савельева, 1941; Lambert, 1984; 1997) или вариететом (Mortensen, 1932; Panning, 1949; 1955) *C. frondosa* (Gunnerus 1776). Многочисленные исследования (Авилов и др., 1990; Калинин и др., 1994; Левин, Гудимова, 1997; Гудимова, 1999; Авилов, 2000; Степанов, 2003; Степанов, Шапорев, 2003; Сильченко, 2019) показали достоверные различия этих видов на морфологическом и биохимическом уровнях. Ламберт (Lambert, 1997) в своей монографии по голотуриям западного побережья Северной Америки и Канады приводит описание "*C. frondosa japonica*" из северо-восточной Пацифики (Аляска, Алеутские о-ва). По его мнению, данные экземпляры являются промежуточными между *C. frondosa* и *C. japonica* по многим характеристикам. Ф. Ламберт считает, что до тех пор, пока статус данного вида не будет окончательно установлен, правомерно использовать название *C. frondosa japonica* для обозначения видов, сходных с *C. frondosa* и *C. japonica*. Однако просмотр В.С. Левиным и Е.Н. Гудимовой образцов *C. frondosa japonica* из коллекции Музея Британской Колумбии показал, что они относятся к нескольким видам и не являются ни *C. frondosa*, ни *C. japonica* (Левин, Гудимова, 1997; Степанов, 2003).

Виды *C. fallax* Ludwig 1875, *C. koreaensis* Östergren 1898 и *C. pusilla* Ludwig 1886 некоторые авторы относили к роду *Pseudocnus*, соответственно, *P. fallax* (Баранова, 1979; Степанов, Панина, 2016; Смирнов, 2013 и др.), *P. koreaensis* (Panning, 1949; Смирнов, 2013; Степанов, Панина, 2016) и *P. pusillus* (Смирнов, 2013; Степанов, Панина, 2016). Последние исследования показали, что эти виды относятся к роду *Cucumaria*. Так, на основе ана-

лиза структур тритерпеновых гликозидов голотурии *Cucumaria fallax* и *C. koreaensis* однозначно отнесены к роду *Cucumaria*, а не к роду *Pseudocnus* (Сильченко, 2019).

Систематическое положение видов *Cucumaria sachalinica* Djakonov 1958 (Дьяконов, 1958) и *C. diligens* Djakonov et Baranova in Djakonov, Baranova et Saveljeva 1958 (Дьяконов и др., 1958) нуждается в уточнении. По мнению многих авторов, *C. sachalinica* следует относить к роду *Leptopentacta* Clark 1938 (Левин, Гудимова, 1997; Смирнов, 2013; Stepanov, Panina, 2016), а *C. diligens* к роду *Stereoderma* Ayres 1851 (Смирнов, 2013). Мы считаем, что виды *C. sachalinica* и *C. diligens* на основе морфологических особенностей действительно следует перевести в другие роды, но для этого требуются более углубленные исследования, в том числе с применением генетических и биохимических методов.

В дальневосточных морях России без учета нового вида обитает 17 видов кукумарий: *C. anivaensis* Levin 2004 (Левин, 2004), *C. conicospermium* Levin et Stepanov 2002 (Левин, Степанов, 2002), *C. diligens* Djakonov et Baranova in Djakonov, Baranova et Saveljeva 1958 (Дьяконв и др., 1958) *C. djakonovi* Baranova 1980 (Баранова, 1980), *C. fallax* Ludwig 1875, *C. fedotovi* Panina, Stepanov et Martynov 2019 (Панина и др., 2019), *C. fusiformis* Levin 2006 (Левин, 2006), *C. insperata* Djakonov et Baranova in Djakonov, Baranova et Saveljeva 1958 (Дьяконв и др., 1958), *C. japonica* Semper 1868 (= *C. frondosa japonica* Semper 1868), *C. koreaensis* Östergren 1898, *C. levini* Stepanov et Pilganchuk 2002 (Степанов, Пильганчук, 2002), *C. miniata* (Brandt 1835), *C. obscura* Levin 2006 (Левин, 2006), *C. okhotensis* Levin et Stepanov 2003 (Левин, 2003), *C. pusilla* Ludwig 1886, *C. savelijevae* Baranova 1980 (Баранова, 1980) и *C. vegae* Théel 1886. Точное местонахождение *C. miniata* в российских водах, к сожалению, пока не установлено, известно лишь, что вид обнаружен в августе 1991 г. близ о-ва Беринга (Командорские о-ва) на глубине 65 м (Drozdova et al., 1997).

В работе использован материал, полученный в 2010 г. в экспедиции ФГУП "ТИНРО-центра". Подробные сведения о материале приведены в систематической части.

Материал хранится в Камчатском филиале ФГБУН Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский).

Образцы голотурий фотографировали, оценивали их форму и окраску, измеряли длину.

Препараты спикул готовили по общепринятой методике. Отобранные для исследования образцы тканей растворяли в пробирках с гипохлоридом натрия (NaClO). Осевшие на дно пробирки спикулы промывали, размещали на предметном стекле и после подсыхания заключали в канадский бальзам. Подготовленные таким образом препараты просматривали под микроскопом, изображение спикул выводили на экран компьютера при помощи установки, состоящей из микроскопа "Микромед-2" и цифровой камеры "DCM130". Полученную информацию сохраняли на жестком диске при помощи программы "ScopePhoto" (Version 2.0.12.146) в виде графического файла.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Тип Echinodermata Bruguière 1791 [ex. Klein 1734]

Класс Holothuroidea Selenka 1867

Подкласс Holothuriacea Al. Smirnov 2012

Отряд Dendrochirotida Grube 1840
[nom. transl. Pawson et Fell 1965
(ex. Dendrochiroten Grube 1840)]

Подотряд Cucumariina Al. Smirnov 2012

Семейство Cucumariidae Ludwig 1894

Подсемейство Cucumariinae Ludwig 1894,
sensu Panning 1949

Род ***Cucumaria*** de Blainville 1834
emended Panning 1949

Cucumaria beringiana Stepanov et Panina sp. n.

Голотип (инв. № 106/349-1), паратип 1 (инв. № 106/349-2), паратип 2 (инв. № 106/349-3): 23.07.2010, ТИНРО-центр, НИС РК МРТ "Бухоро", ст. 39, 61°42′41–61°42′11 с.ш., 174°58′42–174°57′11 в.д., глубина 36–34 м, t = 1.7°C, грунт – галька, тип трала 27.1 ДТТВ, *Cucumaria beringiana* sp. n. (3 экз.), сб. Степанов В.Г.

Диагноз. Тело веретеновидное со слегка приподнятыми передним и задним концами. Цвет бежевый. Щупалец 10, два вентральных по размерам меньше всех остальных. Радиальные сегменты окологлоточного известкового кольца с широким основанием и очень глубокой выемкой по заднему краю; интеррадиальные сегменты ланцетовидные. Половая папилла "кистевидная" с шестью выростами. Амбулакральные ножки расположены строго по радиусам в 2–3 ряда. Мышцы-ретракторы крепятся к продольным мышцам на расстоянии от переднего конца тела, равном 1/3 длины тела. Характерные спикулы стенки тела – очкообразные перфорированные пластинки с дистально расположенными отверстиями и множеством крупных бугорков на поверхности.

Типовое местонахождение – Берингово море.

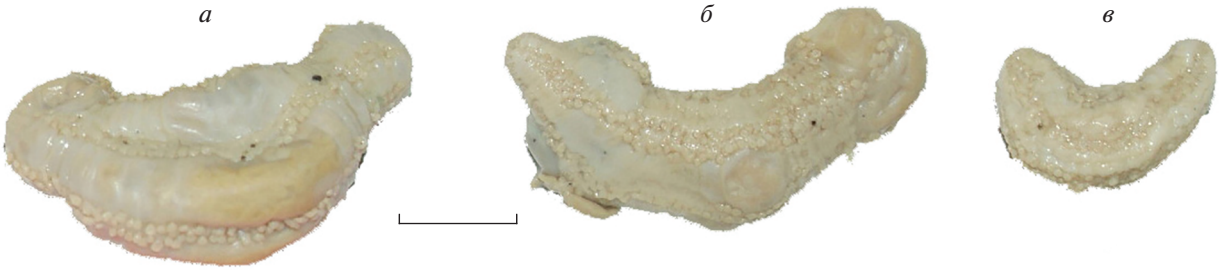

Рис. 1. Внешний вид *Cucumaria beringiana* sp. n.: *а* – голотип (инв. № 106/349-1), *б* – паратип 1 (инв. № 106/349-2), *в* – паратип 2 (инв. № 106/349-2). Масштаб 1 см.

Описание голотипа. Самец (инв. № 106/349-1). Тело веретеновидное со слегка приподнятыми передним и задним концами, длиной 35 мм (рис. 1*а*). Цвет бежевый. Имеется 10 древовидных щупалец, два вентральных щупальца по размерам меньше всех остальных. Известковое окологлоточное кольцо высокое. Радиальные сегменты окологлоточного известкового кольца высотой около 2.5 мм, максимальная ширина около 0.8 мм; имеют очень длинный передний отросток и очень глубокую выемку по заднему краю (≈0.1 см). Интеррадиальные сегменты окологлоточного известкового кольца ланцетовидные (рис. 2*а*). Мадрепорит круглый, желтого цвета, диаметром 0.4 мм. Полиев пузырь длинный, узкий, длиной 5.3 мм. Генитальная папилла “кистевидная” с шестью выростами (рис. 3) и имеет сходство с генитальными папиллами самцов *C. okhotensis* (Левин, Степанов, 2005; рис. 3*в*). Форма генитальных папилл у видов дальневосточных кукумарий настолько изменчива, что говорить о какой-либо видовой специфичности не представляется возможным. Амбулакральные ножки расположены строго по радиусам в 2–3 ряда. Мышцы-ретракторы крепятся к продольным мышцам на расстоянии 1/3 от переднего конца тела. Окраска гонад и водных легких желтая.

Спикулы спинной стороны тела трех типов: 1) очкообразные перфорированные пластинки с дистально расположенными отверстиями и множеством крупных бугорков на поверхности (рис. 4*а*), 2) перфорированные овальные пластинки с отверстиями и крупными бугорками, равномерно распределенными по поверхности (рис. 4*б*), палочки с бугорками (рис. 4*в*).

Спикулы брюшной стенки тела сходны со спикулами спинной стороны (рис. 5).

Спикулы щупалец – перфорированные пластинки без бугорков, зачастую разветвленные, с дистально расположенными отверстиями (рис. 6*а*); удлиненные перфорированные пластинки без бугорков и с отверстиями, равномерно распределенными по поверхности (рис. 6*б*); также разветвленные палочки без бугорков (рис. 6*в*).

Спикулы интроверта – сильно удлиненные перфорированные пластинки с дистально расположенными отверстиями, с бугорками или без (рис. 7*а*); удлиненные перфорированные пластинки с множеством отверстий и бугорков, равномерно распределенных по поверхности (рис. 7*б*); кроме того, палочки без бугорков с раздвоенными концами (рис. 7*в*).

Опорные пластинки амбулакральных ножек сходны со спикулами интроверта (рис. 8*а*–8*в*), конечная пластинка амбулакральной ножки – большая, толстая, округлая, с множеством отверстий и бугорков (рис. 8*г*).

Описание паратипов. Паратип 1 – цвет бежевый, длина 35 мм (инв. № 106/349-2) (рис. 1*б*); паратип 1 – цвет бежевый, длина 22 мм (инв. № 106/349-2) (рис. 1*в*). Внешнее и внутреннее строение, а также форма спикул такие же, как у голотипа.

Замечания. В сравнительных целях нами переисследован экземпляр, определенный как *Cucumaria vegae* (инв. № 383/391, опр. Баранова З.И.), и экземпляр, определенный как *Cucumaria pusilla* (инв. № 828/822, опр. Степанов В.Г.). Ниже приводится описание этих экземпляров.

Cucumaria vegae Théel 1886 (инв. № 383/391). 08.09.1969, ИБМ-ТИНРО, з/с “Крылатка”, о-в Уруп, зал. Щукина, о-в Краб, р. 95, пр. 50, качественный сбор, смыв с камней и грунта в ванне литорального типа, сб. Шорников.

Тело веретеновидное со слегка приподнятыми передним и задним концами, длиной 25 мм (рис. 9*а*). Окраска спинной стороны тела темно-коричневая, брюшной – светло-серая. Ножки распределены по амбулакрам в 1–2 ряда. Щупалец 10, два вентральных ряда по размерам меньше остальных.

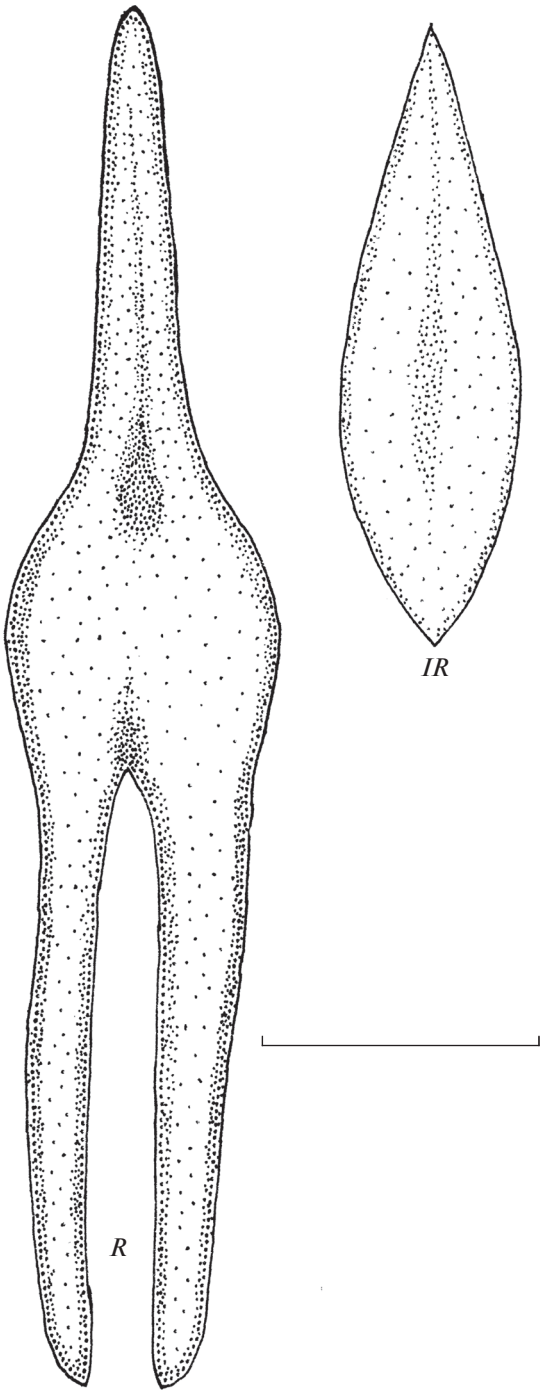

Рис. 2. Сегменты известкового окологлоточного кольца *Cucumaria beringiana* sp. n. (голотип): (*R* – радиальный сегмент, *IR* – интеррадиальный сегмент. Масштаб 0.5 мм.

Спикулы стенки тела, щупалец, интроверта и амбулакральных ножек очкообразные перфорированные пластинки без бугорков (рис. 10*а*–10*г*). Конечная пластинка амбулакральной ножки (рис. 10*д*) крупная, ажурная, округлая, без бугорков, с большим количеством отверстий, увеличивающихся в размерах от центра к периферии.

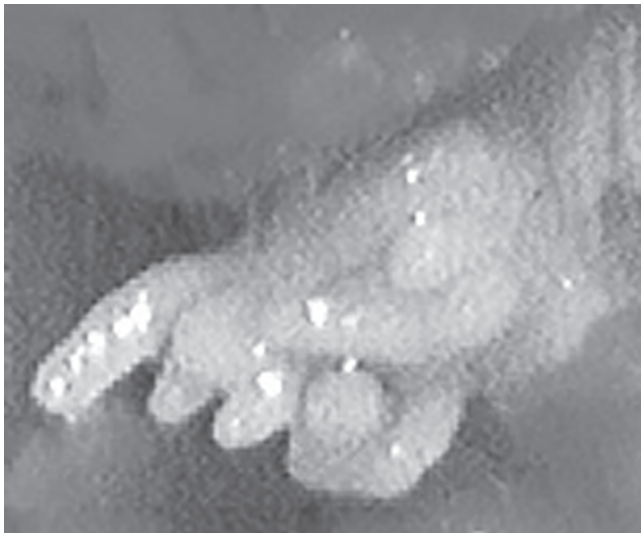

Рис. 3. Генитальная папилла самца (голотип).

Cucumaria pusilla Ludwig 1886 (инв. № 828/822). 04.08.2017, Курильские о-ва, о-в Матуа, м. Клюв, б. Рубленная, 48°5′464 с.ш., 153°15′705 в.д., 14.6 м, сб. Санамян Н.П.

Тело веретеновидное с зауженным задним концом, длиной 28 мм (рис. 9*б*). Цвет белый. Ножки распределены по амбулакрам в 1–3 ряда. Щупалец 10, равного размера.

Характерные спикулы стенки тела – перфорированные пластинки с зауженными концами и небольшим количеством отверстий (4–9) и бугорков на поверхности; также встречаются удлиненные, изогнутые, прямоугольные, трапециевидные и разветвленные спикулы с бугорками или без них и небольшим количеством отверстий (рис. 11*а*). Спикулы щупалец в виде удлиненных, округлых и рассеченных пластинок без бугорков и большим количеством отверстий (рис. 11*б*). Спикулы амбулакральных ножек – перфорированные пластинки с зауженными концами или очкообразные пластинки с небольшим количеством отверстий (2–9) и бугорков на поверхности (рис. 11*в*). Диск амбулакральных ножек с небольшой ажурной округлой конечной пластинкой без бугорков и относительно небольшим количеством отверстий (рис. 11*г*).

Дифференциальный диагноз. *Cucumaria beringiana* sp. n. отличается от других видов рода строением спикул в стенке тела, щупальцах, интроверте и амбулакральных ножках. Спикулы нового вида сходны со спикулами *C. vegae*, но в отличие от последнего вида, у *C. beringiana* по-

верхность пластинок обильно покрыта крупными бугорками; конечная пластинка амбулакральной ножки более толстая, с крупными бугорками на поверхности и значительно меньшим числом отверстий. Кроме того, эти виды различаются окраской тела: у *C. beringiana* спинная и брюшная стороны бежевого цвета; а у *C. vegae* спинная сторона темно-коричневая, брюшная – светло-серая. Спикулы *C. beringiana* также обладают сходством с некоторыми спикулами амбулакральных ножек *C. pusilla*, но, в отличие от последних, они обильно покрыты крупными бугорками; конечная пластинка амбулакральных ножек более толстая с наличием крупными бугорков на поверхности. Кроме того, *C. beringiana* отличается от *C. pusilla* меньшим размером двух вентральных щупалец по сравнению с остальными.

Этимология. Вид назван по месту обитания.

Распространение. Вид *Cucumaria beringiana* известен только из типового местонахождения.

Таким образом, вместе с новым видом в дальневосточных морях России обитает 18 видов кукумарий. Ниже приводится определитель этих видов.

Определитель видов рода *Cucumaria* дальневосточных морей

1. Характерные спикулы стенки тела – вытянутые перфорированные пластинки с зубчатым краем, в центральной части несколько крупных удлиненных отверстий, а по краям множество мелких округлых отверстий (рис. 12*а*).....***C. anivaensis***

2. Характерные спикулы стенки тела – очкообразные перфорированные пластинки с дистально расположенными отверстиями, сходными с таковыми у *C. vegae*, но в отличие от последней, со множеством мелких бугорков на поверхности пластинки (рис. 12*б*).....***C. beringiana***

3. Характерные спикулы стенки тела – удлиненные перфорированные пластинки “очкообразной” формы, несущие по обоим концам отверстия, бугорки на поверхности пластинки отсутствуют (рис. 12*в*)..... ***C. vegae***

4. Преобладающий тип спикул стенки тела – суженные к одному концу и заканчивающиеся острым шипом (шипами) удлиненные перфорированные пластинки с отверстиями, равномерно распределенными по поверхности (1–3 отверстия в поперечном ряду); поверхность пластинок обильно покрыта бугорками, край пластинок сглаженный (рис. 12*г*).....***C. conicospermium***

5. Характерные спикулы стенки тела – довольно толстые, продолговато-овальные, с несколько волнистым, но гладким краем перфорированные пластинки, с крупными отверстиями (у крупных спикул до 12–13 отверстий). На одном из концов спикула может быть снабжена 2–4 короткими отростками, другой конец без отростков (рис. 12*д*).....***C. diligens***

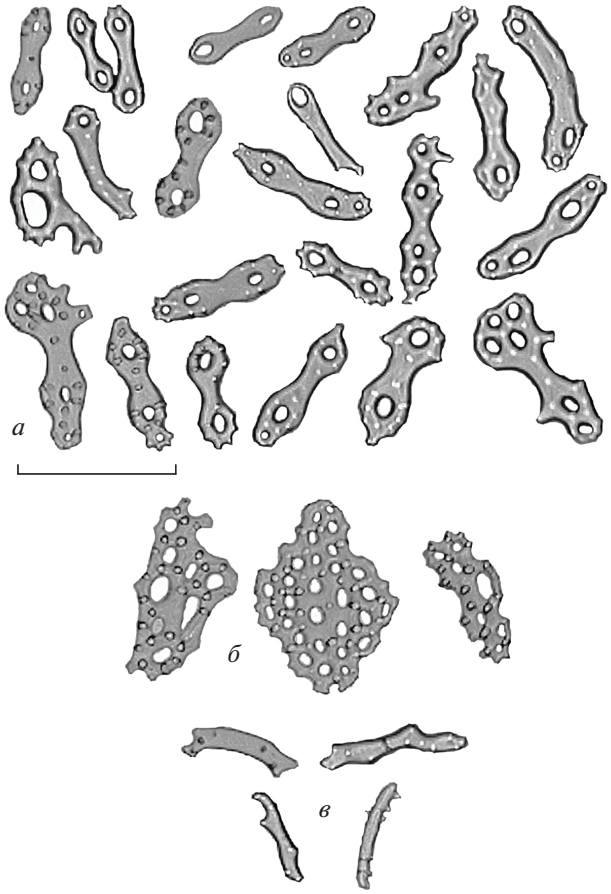

Рис. 4. Спикулы спинной стороны тела голотипа *Cucumaria beringiana* sp. n.: *а* – очкообразные перфорированные пластинки, *б* – перфорированные овальные пластинки, *в* – палочковидные спикулы. Здесь и на рис. 4–9 масштаб 100 мкм.

6. Характерные спикулы стенки тела – сильно вытянутые перфорированные пластинки с небольшим количеством бугорков и отверстий округлой, овальной и щелевидной формы (1–2 отверстия в поперечном ряду); края пластинок сглаженные или зубчатые (рис. 12*е*)....***C. djakonovi***

7. Характерные спикулы стенки тела – толстые перфорированные пластинки, на одном конце с резко выраженным узким отростком; отверстия относительно мелкие, примерно равного размера (рис. 12*ж*).....***C. fallax***

8. В амбулакральных ножках преобладают очень крупные сильно рассеченные звездчатые перфорированные пластинки (до 10 лучей), с

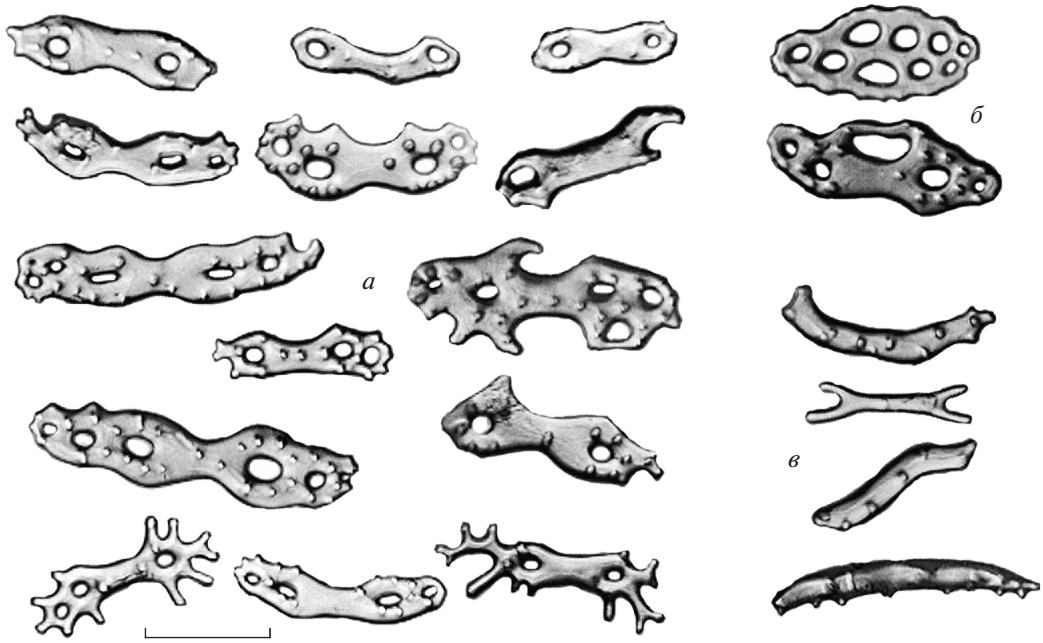

Рис. 5. Спикулы брюшной стороны тела голотипа *Cucumaria beringiana* sp. n.: *а* – очкообразные перфорированные пластинки, *б* – перфорированные овальные пластинки, *в* – палочковидные спикулы.

Рис. 6. Спикулы щупалец голотипа *Cucumaria beringiana* sp. n.: *а* – очкообразные перфорированные пластинки, *б* – перфорированные пластинки, *в* – палочковидные спикулы.

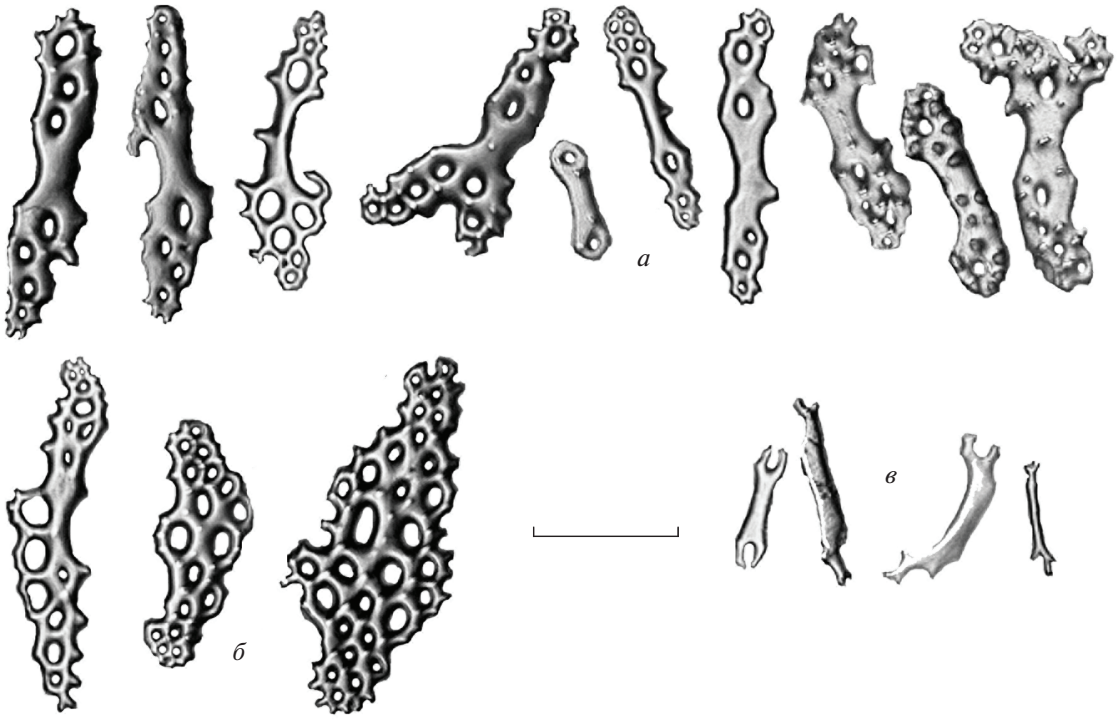

Рис. 7. Спикулы интроверта голотипа *Cucumaria beringiana* sp. n.: *а* – очкообразные перфорированные пластинки, *б* – перфорированные пластинки, *в* – палочковидные спикулы.

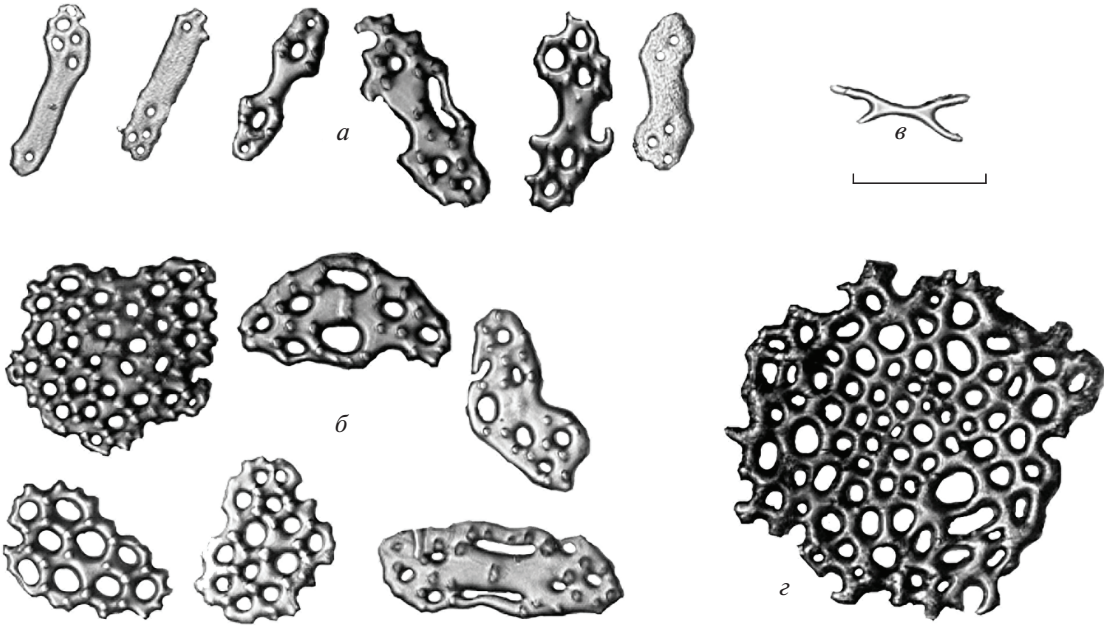

Рис. 8. Спикулы амбулакральных ножек голотипа *Cucumaria beringiana* sp. n.: *а* – очкообразные перфорированные пластинки, *б* – перфорированные пластинки, *в* – палочковидные спикулы, *г* – конечная пластинка амбулакральной ножки.

многочисленными отверстиями и острыми зубцами по внешнему краю (рис. 12*з*).....***C. fedotovi***

9. Преобладающая форма спикул стенки тела – маленькие вытянутые перфорированные пластинки с небольшим количеством отверстий, которые в центральной части спикулы, как правило, располагаются по первичному кресту (рис. 12*и*).....***C. fusiformis***

Рис. 9. Внешний вид: *а* – *Cucumaria vegae* (инв. № 383/391); *б* – *Cucumaria pusilla* (инв. № 828/822). Масштаб 1 см.

10. Спикулы в стенке тела – продолговато-овальные перфорированные пластинки с гладким краем и небольшим числом (8–12) мелких отверстий. Поверхность пластинок без бугорков (рис. 12*к*).....***C. insperata***

11. Характерные спикулы стенки тела – суженные к одному концу широкие перфорированные пластинки с шиповатым краем, множеством отверстий и большим количеством бугорков на поверхности (рис. 12*л*).....***C. japonica***

12. Спикулы стенки тела – толстые овальные перфорированные пластинки с гладким краем и небольшим количеством мелких отверстий, на одном конце пластинки слегка сужены и снабжены несколькими короткими отростками (рис. 12*м*).....***C. koreaensis***

13. Преобладающий тип спикул стенки тела – крупные рассеченные перфорированные пластинки. Эти спикулы имеют некоторые черты сходства с таковыми у *C. frondosa* и *C. fedotovi*, но отличаются по ряду признаков. В отличие от *C. frondosa*, спикулы имеют зазубренный край; поверхность их в большей степени покрыта бугорками; отверстия значительно отличаются друг от друга по форме и размерам и расположены плотнее, из-за чего в средней части пластинки зачастую приобретают форму сот; на поверхности пластинок не обнаружено “мостиков” и шиповатых выростов. *C. levini* отличается от *C. fedotovi* гораздо менее рассеченной формой пластинок и менее зазубренным краем (рис. 12*н*).....***C. levini***

14. Спикулы – овальные слегка суженные к одному из концов перфорированные пластинки с небольшим количеством отверстий в 1–2 ряда; края пластинок гладкие, за исключение суженного конца, иногда несущего один зубчик или не-

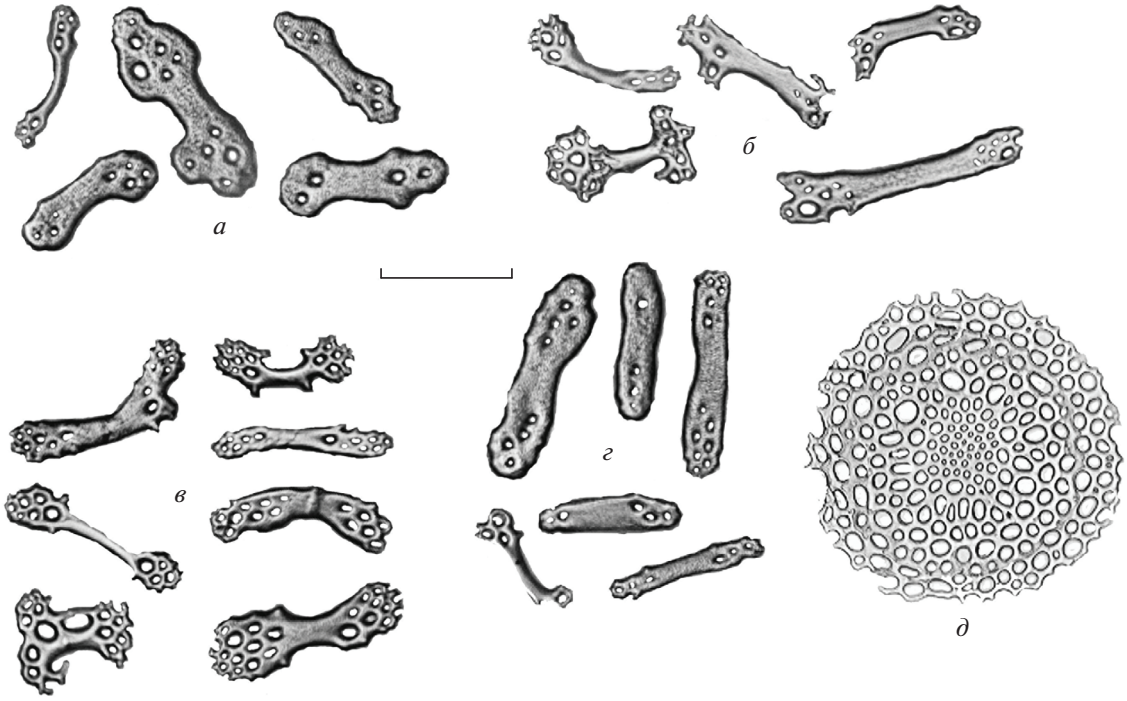

Рис. 10. Спикулы *Cucumaria vegae*: *а* – стенка тела, *б* – щупальца, *в* – интроверт, *г* – амбулакральные ножки, *д* – конечная пластинка амбулакральной ножки.

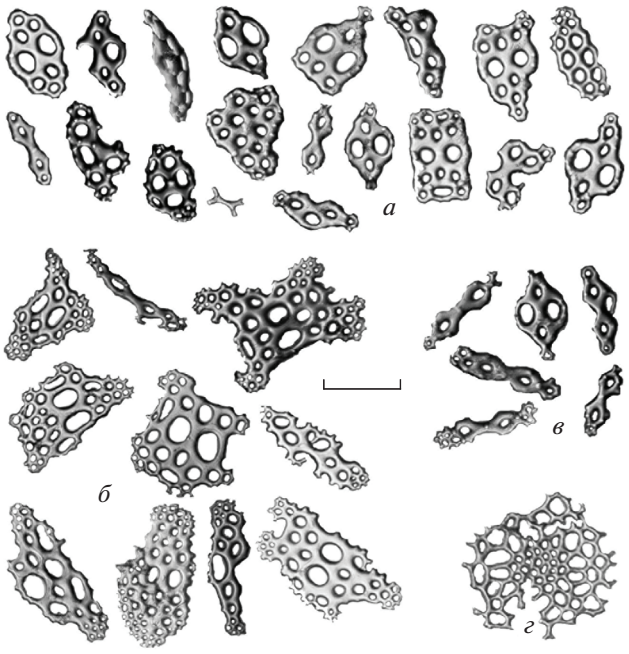

Рис. 11. Спикулы *Cucumaria pusilla*.: *а* – стенка тела, *б* – щупальца, *в* – амбулакральные ножки, *г* – конечная пластинка амбулакральной ножки.

сколько зубчиков; поверхность иногда покрыта бугорками (рис. 12*о*).....***C. miniata***

15. Преобладающая форма спикул стенки тела – маленькие вытянутые перфорированные пластинки с зубчатым краем, часто несколько суженные к одному из концов, в центральной части обычно несколько крупных отверстий, поверхность без бугорков (рис. 12*п*).....***C. obscura***

16. Характерные спикулы стенки тела – большие перфорированные пластинки, с одной стороны которых располагаются круглые отверстия, с другой стороны радиально расходятся “лучи”, разделенные вытянутыми отверстиями, иногда открытыми наружу (рис. 12*р*).....***C. okhotensis***

17. Характерные спикулы стенки тела – овальные перфорированные пластинки с небольшим количеством отверстий (в 1–3 ряда) и бугорков на поверхности (рис. 12*с*).....***C. pusilla***

18. Характерные спикулы стенки тела – удлиненные или расширенные пластинки с неровным краем и небольшим количеством крупных и мелких отверстий удлиненной, неправильной и округлой формы. Характерной чертой спикул является наличие очень крупных отверстий удлиненной формы, а также длинных сильно разветвленных выступов, зачастую отходящих от края (рис. 12*т*).....***C. savelijevae***

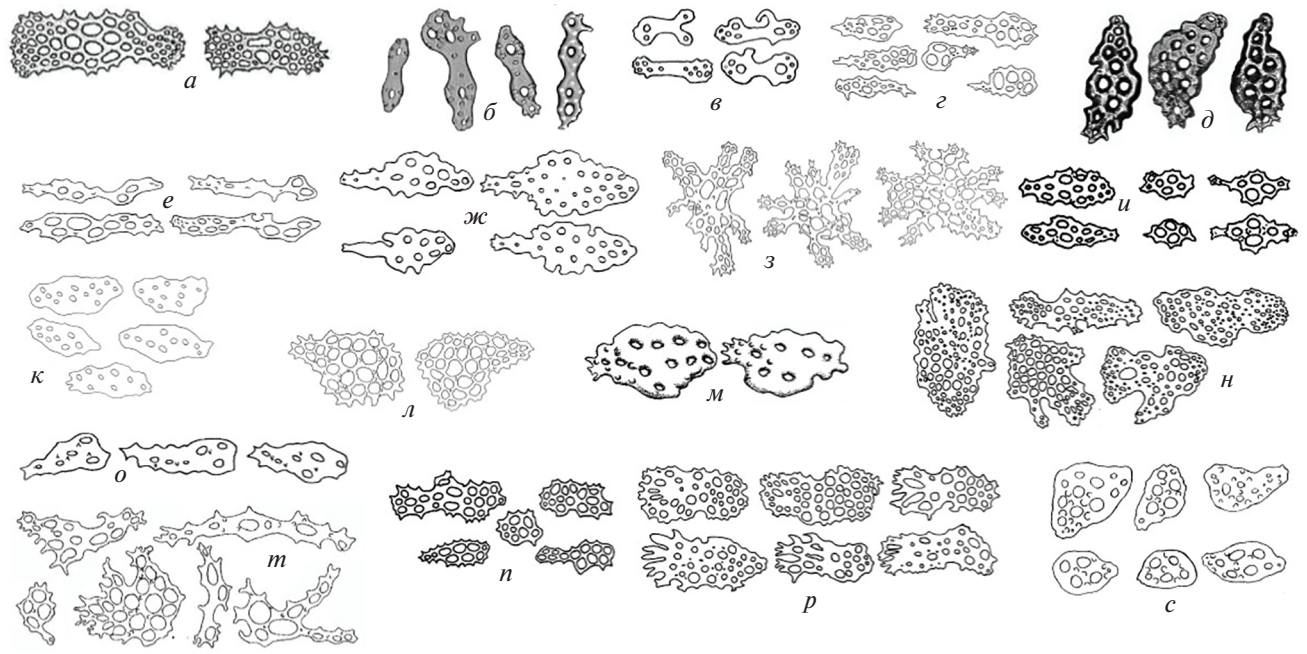

Рис. 12. Спикулы куккумарий дальневосточных морей России: *а* – *C. anivaensis*, *б* – *C. beringiana*, *в* – *C. vegae*, *г* – *C. conicospermium*, *д* – *C. diligens*, *е* – *C. djakonovi*, *ж* – *C. fallax*, *з* – *C. fedotovi*, *и* – *C. fusiformis*, *к* – *C. insperata*, *л* – *C. japonica*, *м* – *C. koreaensis*, *н* – *C. levini*, *о* – *C. miniata*, *п* – *C. obscura*, *р* – *C. okhotensis*, *с* – *C. pusilla*, *т* – *C. savelijevae*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность А.В. Гебруку и А.Н. Миронову (Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН) за ценные советы при написании статьи, а также О.Н. Селивановой (Камчатский филиал ФГБУН Тихоокеанского института географии ДВО РАН) за перевод аннотации на английский язык.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилов С.А., 2000. Тритерпеновые гликозиды голотурий отряда Dendrochirotida. Автореф. дис. ... докт. хим. наук. Владивосток: ТИБОХ ДВО РАН. 62 с.

Авилов С.А., Стоник В.А., Калиновский А.И., 1990. Строение четырех новых тритерпеновых гликозидов из голотурии *Cucumaria japonica* // Химия природных соединений. № 6. С. 787–792.

Баранова З.И., 1979. Состав и распределение голотурий на шельфе северо-западной части Тихого океана // XIV Тихоокеан. науч. конгр. Ком. F. Мор. науки. Секция F II. Мор. биология. Подсекция F IIa. Биология шельфов. Тез. докл. М. С. 74–75.

Баранова З.И., 1980. Новые виды голотурий рода *Cucumaria* // Новое в систематике беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т. АН СССР. С. 109–120. (Исслед. фауны морей. Вып. 25 (33)).

Гудимова Е.Н., 1999. Голотурия *Cucumaria frondosa* (Gunnerus) Баренцева моря: систематика, биология, использование. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. 21 с.

Дьяконов А.М., 1958. Новости фауны иглокожих (Echinodermata) юго-западного побережья Сахалина по сборам экспедиции Зоологического института Академии наук СССР в 1946 г. // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 5. С. 260–270.

Дьяконов А.М., Баранова З.И., Савельева Т.С., 1958. Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 5. С. 358–380.

Калинин В.И., Левин В.С., Стоник В.А., 1994. Химическая морфология: тритерпеновые гликозиды голотурий (Holothurioidea, Echinodermata). Владивосток: Дальнаука. 284 с.

Левин В.С., 2003. *Cucumaria okhotensis* (Echinodermata: Holothuroidea) – новый вид голотурий из Охотского моря // Биология моря. Т. 29. № 3. С. 202–205.

Левин В.С., 2004. *Cucumaria anivaensis* (Holothuroidea: Dendrochirotida) – новый вид голотурий из присахалинских вод // Биология моря. Т. 30. № 1. С. 76–78.

Левин В.С., 2006. Дополнение к фауне голотурий семейства Cucumariidae (Echinodermata: Holothuroidea) из Охотского моря // Биология моря. Т. 32. № 2. С. 148–154.

Левин В.С., Гудимова Е.Н., 1997. О таксономических отношениях голотурий *Cucumaria frondosa* и *Cucumaria japonica* (Dendrochirotida, Cucumariidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 5. С. 575–584.

Левин В.С., Степанов В.Г., 2002. *Cucumaria conicospermium* sp. n. (Dendrochirotida, Cucumariidae) – новая голотурия из Японского моря // Биология моря. Т. 28. № 1. С. 66–69.

Левин В.С., Степанов В.Г., 2005. Строение половых папилл у дальневосточных голотурий рода *Cucumaria* (Dendrochirotida, Cucumariidae) // Биология моря. Т. 31. № 6. С. 447–450.

Панина Е.Г., Степанов В.Г., Мартынов А.В., 2019. *Cucumaria fedotovi* – новый вид голотурий (Holothuroidea: Dendrochirotida: Cucumariidae) из Карагинского залива (Берингово море) // Зоологический журнал. Т. 98. № 9. С. 978–987.

Савельева Т.С., 1941. К фауне голотурий дальневосточных морей, II // Исслед. дальневост. морей СССР. С. 73–103.

Сильченко А.С., 2019.Структурное разнообразие, биологическая активность и особенности биогенеза тритерпеновых гликозидов из 12 видов голотурий отрядов Dendrochirotida, Apodida и Elasipodida. Дис. ... докт. хим. наук. Владивосток: ФГБУН Тихоокеанский институт биоорганической химии имени Г.Б. Елякова ДВО РАН. 399 с.

Смирнов А.В., 2013. Class Holothuroidea // Список видов свободноживущих беспозвоночных дальневосточных морей России. Исследования фауны морей. Спб.: ЗИН РАН. Вып. 75 (83). С. 197–199.

Степанов В.Г., 2003. Дальневосточные голотурии рода *Cucumaria*. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Институт биологии моря ДВО РАН. 92 с.

Степанов В.Г., Панина Е.Г., 2016. Видовой состав голотурий дальневосточных морей России, VII: семейство Cucumariidae (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida) // Вестник КамчатГТУ. № 35. С. 74–90.

Степанов В.Г., Пильганчук О.А., 2002. *Cucumaria levini* sp. n. (Dendrochirotida, Cucumariidae) – новая голотурия из Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 81. № 11. С. 1392–1397.

Степанов В. Г., Шапорев Р.А., 2003. Сравнительный анализ формы спикул кожи тела шести видов голотурий рода *Cucumaria* (Echinodermata: Holothurioidea) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IV научной конференции. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 137–140.

Ayres W.O., 1851. Descriptions of Holothuria // Proceedings Boston Society Natural History. V. 4. P. 6–7, 11–12, 25–26, 46–47, 52–53, 60–61, 63–64, 69, 70, 143–145, 147–148.

Blainville M.H.M.D., 1834. Manuel d'actinologie ou de zoophythologie. P.: Chex F.G. Levrault. 695 p.

Brandt J.F., 1835. Prodromus Descriptionis Animalium ab H. Mertensio in Orbis Terrarum Circumnavigatione Observatorum. Fasc. I. 75 p.

Bruguière J.G., 1791. Histoire naturelle des vers. Échinodermes // Encyclopédie Méthodique. Mol. 1 (= tome sixième: vols. 2, 3). P. 2:viii+1-594.

Clark H.L., 1938. Echinoderms from Australia. An account of collections made in 1929 and 1932 // Memoir Museum Comparative Zoology. Harvard. V. 55. 596 p.

Drozdova O.A., Avilov S.A., Kalinin V.I., Kalinovsky A.I., Stonik V.A., Riguera R., Jiménez C., 1997. Cytotoxic Triterpene Glycosides from Far-Eastern Sea Cucumbers

Belonging to the Genus *Cucumaria* // Liebigs Ann. Recueil. P. 2351–2356.

Grube A.E., 1840. Actinien, echinodermen und würmer des adriatischen und mittlemeers. Königsberg: Verlag von J.H. Bon. 92 p.

Gunnerus J.E., 1776. Beskrifningp pa trenne Norska Sjokrak, Sjopungar Kallade // Kongelige Vet. Akademie Handlingar. P. 114–124.

Klein J.T., 1734. Naturalis dispositio Echinodermatun. Accessit lucudratiucula de aculeis Echinorum Marinorum, cum Spicilegio de Belemnitis. Gedani, Typis Thom. Joh. Schreiberi, Senatus et Athenaei Typog. 78 p.

Lambert P., 1984. British Columbia marine faunistic survey report: holothurians from the Northeast Pacific // Canadian Technical Report of Fiseries and Acuatic Sciences. № 1234. 32 p.

Lambert P., 1997. Sea cucumbers of British Columbia. Southeast Alaska and Puget Sound. Vancouver: UBC press. 166 p.

Ludwig H., 1875. Beitrage zur Kenntniss der Holothurien // Arbeiten aus dem zoolog. zootom. Institut in Würzburg. V. 2. № 2. P. 77–120.

Ludwig H., 1886. Echinodermen des Beringsmeeres // Zoologische Jahrbücher Systematik, Geographie und Biologie der Thiere, 1. P. 275–296.

Ludwig H., 1894. The Holothurioidea. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands // Charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross" during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U.S.N. commanding. 12. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. V. 17. № 3. P. 1–183.

Ludwig H., Heding S.G., 1935. Die Holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. 1. Fusslose und dendrochirote Formen // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898–1899. V. 24. P. 123–214.

Mortensen Th., 1932. Echinoderms // The Godthaab Expedition 1928. Meddr. Grønland. V. 79. № 2. P. 1–62.

Östergren H., 1898. Zur Anatomie der Dendrochiroten, nebst Beschreibungen neuer Arten // Zoologischer Anzeiger. V. 21. P. 102–110, 133–136.

Panning A., 1949. Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae (Holothurioidea, Dendrochirota) // Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. V. 78. № 4. P. 404–470.

Panning A., 1955. Bemerkungen über die Holothurien – Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. V. 53. P. 33–47.

Pawson D.L., Fell H.B., 1965. A revised classification of the dendrochirote holothurians // Breviora. № 214. P. 1–7.

Selenka E., 1867. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien // Zeitschrift Wissenschaftliche Zoologie. V. 17. P. 291–374.

Semper C., 1868. Reisen im Archipel der Philippinen. 2 Theil. Wissenshaftliche Resultate. Holothurien. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. V. 1. 288 p.

Smirnov A.V., 2012. System of the Class Holothuroidea // Paleontological Journal. V. 46. № 8. P. 793–832.

Théel H., 1886. Report on the Holothurioidea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Part II // Rep. Sci. Res. H.M.S. Challenger during the Years 1873–1876 under the Command of Captain George S. Nares and Captain Frank Tourle Thomson. Zoology / Thomson, C.W. and Murray J. (eds). London, Edinburgh, Dublin: Neill and Co. V. 14. Iss. 34. 290 p.

WoRMS, 2019. *Cucumaria* de Blainville, 1830. Accessed at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123479

WoRMS, 2019a. *Stereoderma colochiriformis* (Ludwig & Heding, 1935). Accessed at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=148782

CUCUMARIA BERINGIANA, A NEW SPECIES OF HOLOTHURIAN (HOLOTHUROIDEA, DENDROCHIROTIDA, CUCUMARIIDAE) FROM THE BERING SEA

V. G. Stepanov[1, *], E. G. Panina[1, **]

[1]*Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia*

**e-mail: vgstepanov@inbox.ru*

***e-mail: panina1968@mail.ru*

A new species of holothurian, *Cucumaria beringiana* sp. n. (Holothuroidea, Dendrochirotida, Cucumariidae), is described from the Bering Sea. The new species differs from congeners by the structure of the ossicles in the body wall, tentacles, introvert and tube feet. The ossicles of the new species are similar to those of *C. vegae*, but unlike the latter, in *C. beringiana* the surface of the plates is densely covered with tubercles; the end plate of the tube feet is thicker, it bears tubercles on the surface and has significantly fewer holes. The body wall ossicles of *C. beringiana* share some features with selected tube feet ossicles of *C. pusilla*, but unlike the latter, they are densely covered with tubercles; in addition, the new species differs from *C. pusilla* by the thicker end plate of the tube feet with tubercles on the surface, and two ventral tentacles smaller than the others.

Keywords: Cucumaria, taxonomy, northern Pacific

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1214–1223

УДК 574.22;598.112;591.55;536.532

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОБИОЛОГИИ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ (*DAREVSKIA ARMENIACA* И *DAREVSKIA UNISEXUALIS*) И ОБОЕПОЛОГО ВИДА *DAREVSKIA VALENTINI* (LACERTIDAE, SQUAMATA)

© 2021 г. О. Д. Николаев[a, *], Д. А. Белова[a], Б. А. Новиков[a], И. Б. Симис[a], Р. К. Петросян[b], М. С. Аракелян[b], В. А. Комарова[c], Э. А. Галоян[c, d, **]

[a] *ГБОУ "Школа № 179", Москва, 125009 Россия*

[b] *Ереванский государственный университет, Ереван, 0025 Республика Армения*

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

[d] *Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия*

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

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

Поступила в редакцию 03.07.2020 г.
После доработки 22.09.2020 г.
Принята к публикации 03.10.2020 г.

Рассмотрены некоторые аспекты термобиологии трех видов ящериц рода *Darevskia* (партеногенетических *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* и отцовского для них бисексуального *Darevskia valentini*) и сравнены особенности термобиологии этих видов в условиях совместного обитания. Для этого в летний период 2007, 2013, 2016 и 2018 года мы отлавливали представителей интересующих нас видов ящериц в различных местах в Армении: Кучаке, Дилижане, Мец Сепасаре и Артавазе. Мы измеряли длину тела (SVL) и клоакальную температуру тела отловленных ящериц, температуру воздуха и субстрата в момент поимки. На основе полученных данных было установлено, что исследованные виды значимо различаются по некоторым термобиологическим характеристикам. Температура активности *D. unisexualis* на несколько градусов ниже, чем у других видов (T = 22.0–32.8°C против 25.6–35.6°C у *D. armeniaca* и 25.3–35.4°C у *D. valentini*). В условиях совместного обитания температуры субстрата и воздуха по-разному влияют на температуру тела разных исследованных видов.

Ключевые слова: симпатрия, длина тела, клоакальная температура тела, температура воздуха, температура субстрата, Армения

DOI: 10.31857/S0044513421090063

Скальные ящерицы принадлежат к роду *Darevskia* (Lacertidae), который разделен на семь надвидовых комплексов (*raddei*, *rudis*, *saxicola*, *caucasica*, *chlorogaster*, *defilippii* и *steineri* (Arribas, 1999; Ahmadzadeh et al., 2013)) и включает 34 вида, среди которых семь размножается партеногенетически (Ahmadzadeh et al., 2013). Последние образовались в результате гибридизации обоеполых видов (Даревский, 1967; Даревский и др., 2000). По одной версии, партеногенетический вид *D. armeniaca* (Mehely 1909) возник в результате гибридизации особей, принадлежащих обоеполыми видам: самца *D. valentini* (Boetlger 1892) (группа *rudis*) и самки *D. mixta* (Mehely 1909) (группа *raddei*) (Fu et al., 2000). По другой версии, происхождение этого вида связано с гибридизацией самца обоеполого вида *D. valentini* и партеногенетической самки *D. dahli* (Darevsky 1957) (Tarkhnishvili et al., 2017). Другой партеногенетический вид, *D. unisexualis* (Darevsky 1966), произошел в результате гибридизации самки *D. raddei nairensis* (Darevsky 1967) (группа *raddei*) и самца *D. valentini* (группа *rudis*) (Murphy et al., 1996). Несмотря на значительное время расхождения основных филогенетических клад в роде *Darevskia* – около 18 млн лет (Murtskhvaladze et al., 2020) – скальные ящерицы представляют собой группу сходных с биологической точки зрения видов, адаптирован-

ных к жизни в горах (Даревский, 1967). Гибридное происхождение партеногенетических видов скальных ящериц и наличие геномов двух видов в пределах одного организма (Spangenberg et al., 2020), как и у других видов рептилий (Sites et al., 1990), косвенно свидетельствуют о заимствовании дочерними видами адаптивных свойств родителей (Anderson, Stebbins, 1954).

Современные ареалы обоеполого родительского вида *D. valentini* и его дочерних партеногенетических видов *D. armeniaca* и *D. unisexualis* значительно перекрываются (Arakelyan et al., 2011). В центральной Армении они образуют совместные поселения, где одновременно можно встретить оба партеногенетических вида, а иногда – все три вида вместе (Danielyan et al., 2008; Галоян, 2010). В этом случае они используют одни укрытия и места для нагревания и постоянно контактируют (Галоян, 2013). Известно, что суточная активность *D. armeniaca* и *D. unisexualis* различна: *D. armeniaca* утром позже, чем *D. unisexualis*, выходят из ночевочных укрытий, а вечером позже скрываются в них (Abrahamyan et al., 2014). Но некоторые особенности термобиологии этих трех видов остаются неисследованными. В частности, остается непонятным, как зависит их температура от температуры воздуха и субстрата, нет данных о температуре активности *D. unisexualis*; неизвестно, схожи ли особенности термобиологии *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и *D. valentini* в условиях совместного обитания. Мы поставили перед собой цель определить термобиологические характеристики этих видов в условиях синтопии и аллопатрии.

Исследуемые виды

Скальные ящерицы распространены на Кавказе, в Крыму и в Малой Азии. Они тяготеют к местообитаниям с большим количеством скал или камней, которые используют как укрытия (Даревский, 1967; Галоян, 2010). Некоторые виды (*D. brauneri* (Mehely 1909), *D. mixta* (Mehely 1909)) в лесах переходят к древесному образу жизни, а некоторые уходят от скал в степи и луга (*D. valentini*, *D. caucasica* (Mehely 1909)). Скальные ящерицы используют не только естественные местообитания, но и антропогенные (каменные стены, развалины построек, мосты и плотины), причем иногда их численность в искусственных местообитаниях даже выше, чем в природных (Даревский, 1967; Галоян, 2010).

Армянская ящерица (*D. armeniaca*) встречается в Армении, Грузии, северо-восточной Турции и северо-западном Азербайджане. Длина половозрелых особей составляет 51–73 мм (SVL). Окраска спины от зеленой или оливковой до бурой. От головы к хвосту по середине спины идет затылочная полоса, состоящая из отдельных вытянутых поперек тела пятен. По бокам спины идут височные полосы, образованные слитыми темными кольцами с белыми центрами. В районе передних конечностей два пятна имеют голубые центры. Ниже височных расположены нижневисочные полосы, также состоящие из слившихся темных кружков. Брюхо бледно-желтое, иногда с голубыми или черными пятнами на крайних пластинках. Голова покрыта мелкими темными пятнами (Даревский, 1967).

Белобрюхая ящерица (*D. unisexualis*) встречается в Армении, места ее обитания разобщены и расположены на границах ареала *D. r. nairensis*. Длина от кончика носа до клоакальной щели у половозрелых особей составляет 56–70 мм. Верхняя часть тела бежево-серая, покрыта небольшими темными пятнами. По бокам тела расположены ряды более крупных соприкасающихся пятен, все они, кроме одного голубого на уровне передних конечностей, черные с белыми центрами (Даревский, 1967).

Ящерица Валентина (*D. valentini*) принадлежит к группе видов *rudis*. Этот вид встречается в Турции, Грузии и Армении. Окраска спины представителей этого вида варьирует от желто-оливковой до буро-зеленой. Затылочная полоса состоит из крупных черных или бурых пятен неправильной формы. Височные полоски состоят из 1–3 рядов слившихся темных кружков с голубыми центрами (Даревский, 1967). Этот вид считается отцовским для *D. armeniaca* и *D. unisexualis*.

Места и время исследования

В работу вошли данные из четырех мест проведения исследований. Мы выбрали пробные площади, где производили необходимые измерения. На первой пробной площади обитали *D. armeniaca*. Место проведения исследований находилось в Дилижанском национальном парке (40°45′ с.ш., 44°52′ в.д., Тавушский р-н, в окрестностях г. Дилижан, 1400 м над ур. м.), в буково-грабовом лесу. Пробная площадь располагалась на дне долины между двумя водоразделами на южном макросклоне Иджеванского хребта. По дну ущелья проходит русло ручья, которое частично пересыхает летом. Склоны долины крутые – до 50°. Главные лесообразующие породы леса – дуб (*Querqus* sp. р. и граб *Carpinus orientalis*) с примесью рябины (*Sorbus* sp.) и березы (*Betula* sp.). Поверхность образована “крупнокаменистым склоном”, на котором хорошо задерживается опад, мощность которого достигает 15–20 см, встречаются одиночные растения, а в некоторых местах растительность обра-

зует заросли. Работу проводили в период с 21 июня по 3 августа 2007 г.

Вторая пробная площадь, где обитали *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и *D. valentini*, располагалась в окрестностях г. Апаран (Арагацонтская обл.), в районе деревни Кучак (40°31″ с.ш., 44°23″ в.д.; 1920 м над ур. м.) на северном макросклоне г. Арагац. Ландшафт представляет собой высокогорный разнотравный луг, на котором встречаются каменистые холмы моренного происхождения высотой 20–30 м, где и живут ящерицы. Выходы базальтовых коренных горных пород, расположенные вдоль дороги, пронизаны глубокими щелями, в которых ящерицы зимуют. На вершине холмов растут кусты шиповника (*Rosa* sp.). Исследования проводили в июне и июле 2013 г.

Третья пробная площадь располагалась на северо-западе Армении в Ширакской обл., в окрестностях населенного пункта Мец Сепасар, на высоте 2000 м над ур. м. (41.031482 с.ш., 43.829823 в.д.). В сегментах с большим количеством камней наблюдалось больше ящериц. Травянистый ярус преимущественно не превышал высоты в 20–30 см, достигая максимально 40–50 см, и слагался в основном из *Bromus* sp., *Poa* sp., *Veronica* sp., *Trifolium* spp., *Myosotis alpestris*, *Ornithogalum* sp., *Rumex confertus*, *Tragopogon pratensis*. Сбор материала по *D. valentini* производили с 13 мая по 15 июня 2016 г.

Четвертая пробная площадь располагалась в окрестностях деревни Артаваз (Армения, Котайская обл., 40°37′ с.ш., 44°34′ в.д., высота – около 2000 м над ур. м.) на небольшом участке “неуправляемого средневлажного травяного сообщества” (тип E2.7; Файвуш, Алексанян, 2016). Здесь совместно обитали *D. armeniaca* и *D. unisexualis*, однако в выборках были только особи первого вида. Среди растений на площадке преобладали различные злаковые; бобовые, представленные в основном клевером ползучим (*Trifolium repens*), клевером полевым (*Trifolium campestre*) и клевером сомнительным (*Trifolium ambiguum*); астровые, представленные одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*) и тысячелистником Биберштейна (*Achillea biebersteinii*). Также повсеместно встречался подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata*). Площадка была ограничена с трех сторон дорогой, а с четвертой – левым берегом реки Мармарик. На ней находилось бетонное здание с трещинами в северной стене. Эти трещины служили ящерицам укрытием. Кроме того, площадка была с востока на запад рассечена неглубоким оврагом, заполненным бетонными плитами. В щелях между ними также укрывались ящерицы. Здесь исследования проводили 16 и 17 июня 2018 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Сбор полевого материала

Полевые исследования проводили в период активности ящериц в первой половине дня. Ящериц отлавливали с помощью удочки с подвижной петлей. Сразу после поимки у ящерицы измеряли длину тела от кончика носа до клоакальной щели (SVL) линейкой с точностью до 1 мм и клоакальную температуру тела термопарой (AZ8803) с точностью до 0.1°C. Ящериц во время измерений мы держали в руках, поэтому старались измерить температуру в течение 10 с, чтобы температура тела ящериц не успела измениться из-за контакта с руками и стресса животного. После проведения необходимых манипуляций с ящерицей термопарой измеряли температуру субстрата, на котором была отловлена ящерица, и температуру воздуха около поверхности субстрата на высоте 2–3 см.

В работу не вошли данные о неполовозрелых особях, длина которых составляла менее 50 мм (Даревский, 1967). Скорость нагревания и охлаждения у мелких ящериц выше, чем у крупных того же вида (Carothers et al., 1997), отчего включение их в выборку могло исказить полученные результаты. В настоящем исследовании мы использовали данные по 22 особям *D. armeniaca* из окрестностей Артаваза, 26 особям *D. armeniaca* и 21 особи *D. unisexualis* из Кучака, 18 особям *D. armeniaca* из Дилижана, 8 самцам и 21 самке *D. valentini* из Мец Сепасара и 19 самцам и 4 самкам *D. valentini* из Кучака.

Под диапазоном температур активности (activity temperature range) принято понимать диапазон температур тела рептилии, при котором она может проявлять такие формы активности как перемещения, питание, охота и т.д., хотя может и оставаться неподвижной или регулировать температуру тела (Bauwens et al., 1996; Espinoza, Tracy, 1997). Для достижения и поддержания этого показателя температур рептилии используют физиологические (затемнение или осветление покровов, увеличение или уменьшение частоты сердечных сокращений) и поведенческие (переход из освещенных участков в тень и наоборот, перемещение между субстратами с разной температурой) реакции (Espinoza, Tracy, 1997). В Артавазе мы отлавливали только ящериц, которые лежали вблизи убежища более или менее неподвижно на освещенной солнцем поверхности (т.е., вероятно, занимались нагреванием, или баскингом). В других местах проведения исследования отлавливали только ящериц, очевидно проявлявших формы рутинной активности – перемещение, кормление и т.д. (Черлин, 2015).

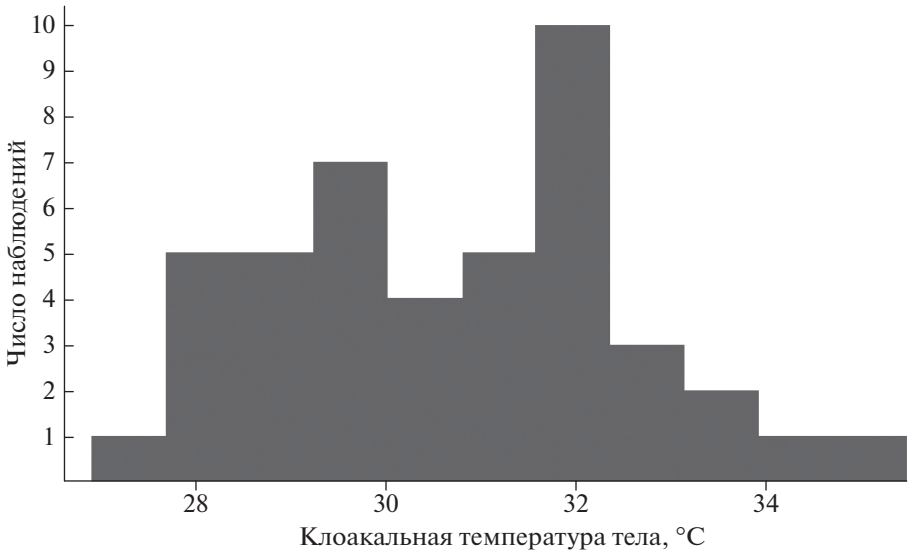

Рис. 1. Распределение температур тела *D. armeniaca* из Кучака и Дилижана.

Обработка материала

Для каждого вида ящериц мы находили среднюю арифметическую температуры тела активности ящериц (Huey, 1982; Espinoza, Tracy, 1997), что позволило сравнить полученные данные с имеющимися материалами по другим видам скальных ящериц (Целлариус, Целлариус, 2001). Мы также рассчитывали для каждой выборки клоакальных температур тела ящериц медиану (*Me*). Кроме того, для описания температуры тела изучаемых ящериц мы строили графики зависимости клоакальной температуры тела от температуры субстрата и окружающей температуры воздуха и приводили уравнения регрессии для этих зависимостей (во всех уравнениях x – температура воздуха или субстрата, y – клоакальная температура тела).

Мы разделили выборку армянских ящериц из Артаваза на две группы: достигшие и не достигшие температуры активности. Для этого мы сравнили клоакальные температуры тела ящериц из Артаваза с клоакальными температурами тела ящериц из объединенной выборки из Кучака и Дилижана, поскольку достоверных различий между температурами тела ящериц из этих мест не выявлено (тест Манна–Уитни, $N = 26$, 18 соответственно, $p = 0.684$).

Мы считали, что эти выборки отражают диапазон температур активности армянских ящериц, поскольку в этих местах проведения исследований температуру тела измеряли только у активных особей, ориентируясь на их поведение. В объединенной выборке армянских ящериц из Кучака и Дилижана мы нашли среднее значение температуры тела и значения, ограничивающие доверительный интервал в 95% (их рассчитывали как $M \pm 2SD$, где M – среднее значение, SD – стандартное отклонение; $M = 30.7$, $SD = 1.84$, $M + 2SD = 34.41$, $M\text{-}2SD = 27.05$). Расчет по такой формуле мы считаем возможным, т.к. распределение значений клоакальной температуры тела в объединенной выборке из Кучака и Дилижана значимо не отличается от нормального (Тест Шапиро–Уилка, $p = 0.192$, $N = 44$, рис. 1). Затем из выборки температур тел ящериц из Артаваза убрали значения, меньшие нижней границы рассчитанного доверительного интервала.

Все вычисления мы проводили и с выборкой из Артаваза, из которой не убирали данные о ящерицах, температура которых была ниже рассчитанного доверительного интервала. Выборки, из которых убрали или не убрали значения температур тела ящериц ниже рассчитанного доверительного интервала, мы называли соответственно “усеченной” и “неусеченной”.

Для анализа данных по значениям температуры использовали непараметрические методы (тест Манна–Уитни, тест Краскелла–Уоллиса, коэффициент корреляции Спирмана). Для сравнения коэффициентов уравнений регрессии температуры тела ящериц и температуры окружающей среды использовали тест Чоу со статистикой с распределением χ^2. Перед проведением теста Чоу исследуемые выборки проверили на равенство остаточных дисперсий с помощью F-критерия. Если по результатам этого теста мы обнаруживали значимое различие остаточных дисперсий, тест Чоу не проводили. Для всех анализов альтернативную гипотезу принимали при $p < 0.05$.

Таблица 1. *p*-значения, полученные при попарном сравнении температур воздуха в разных местах проведения исследования с помощью теста Данна

Место проведения исследования	Артаваз ($N = 22$)	Дилижан ($N = 18$)	Кучак ($N = 70$)
Дилижан	0.166	–	–
Кучак	0.212	0.177	–
Мец Сепасар ($N = 26$)	0.254	0.006	0.006

N – размер выборки.

Таблица 2. Показатели клоакальной температуры тела исследованных ящериц

Вид	Пол	Место	*M*		Med		Max		Min		*N*	*SD*	
			Отдельно	Общая выборка	Отдельно	Общая выборка	Отдельно	Общая выборка	Отдельно	Общая выборка		Отдельно	Общая выборка
D. armeniaca	Самки	Артаваз	31.8	31.1	31.7	30.95	35.6	35.6	27.3	27.2	21(22)	2.35 (2.66)	2.08 (2.17)
		Кучак	30.9		31		35		27.8		26	1.94	
		Дилижан	30.6		30.85		33.4		27.2		18	1.72	
D. unisexualis	Самки	Кучак	27.8	–	29	–	32.8	–	22	–	21	3.07	–
D. valentini	Самки	Мец Сепасар	31.4	31.5	31.3	31.6	35.4	35.4	26.7	25.3	21	2.52	2.17
		Кучак	32.8		32.65		34.6		31.2		4	1.52	
	Самцы	Мец Сепасар	31.2		31.15		34.2		28.3		8	2.19	
		Кучак	31.4		31.8		33.8		25.3		19	1.91	

Примечания. В скобках указаны данные, полученные на “неусеченной” выборке из Артаваз.

Данные обрабатывали с помощью языка R, пакетов strucchange (Zeileis et al., 2002) и dunn.test (Dinno, 2017), графики строили с помощью пакета ggplot2 (Wickham, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура воздуха

Мы обнаружили значимые различия между температурами воздуха в Мец Сепасаре и Дилижане и Мец Сепасаре и Кучаке, значимых различий между другими точками не обнаружили (тест Краскелла-Уоллиса, тест Данна, метод Хольма) (табл. 1).

Влияния размера тела и пола на температуру

Мы не выявили достоверной связи между длиной тела ящериц и их клоакальной температурой для *D. armeniaca* из Дилижана, Кучака и Артаваза с учетом и без учета ящериц, температура которых была ниже рассчитанного нами диапазона температур тела активных ящериц ($Rs = 0.29$, 0.1, 0.09, 0.007, $p = 0.249$, 0.644, 0.703, 0.977; $N = 18$, 26, 21, 22 соответственно) и *D. unisexualis* из Кучака ($Rs = 0.03$, $p = 0.915$, $N = 20$). Также мы не обнаружили значимых различий между температурами активности самцов и самок *D. valentini* (тест Манна–Уитни, $p = 0.634$, $N = 27$, $N = 25$ соответственно), поэтому в дальнейших анализах данные по самцам и самкам мы использовали как единую выборку.

Температура активности

Достоверных различий между температурами активности *D. armeniaca* из Кучака, Артаваза и Дилижана с использованием “усеченной” и “неусеченной” выборок из Артаваза (Тест Краскелла-Уоллиса, $p = 0.192$, 0.221; $N = 26$; 21, 22; 18 соответственно) и *D. valentini* из Кучака и Мец Сепасара (Тест Манна–Уитни, $p = 0.549$, $N = 23$, 29 соответственно) мы не обнаружили, поэтому для вычисления температур активности *D. armeniaca* и *D. valentini* мы объединили выборки из разных мест (табл. 2).

Нижняя граница температуры активности армянских ящериц по данным объединенной “усе-

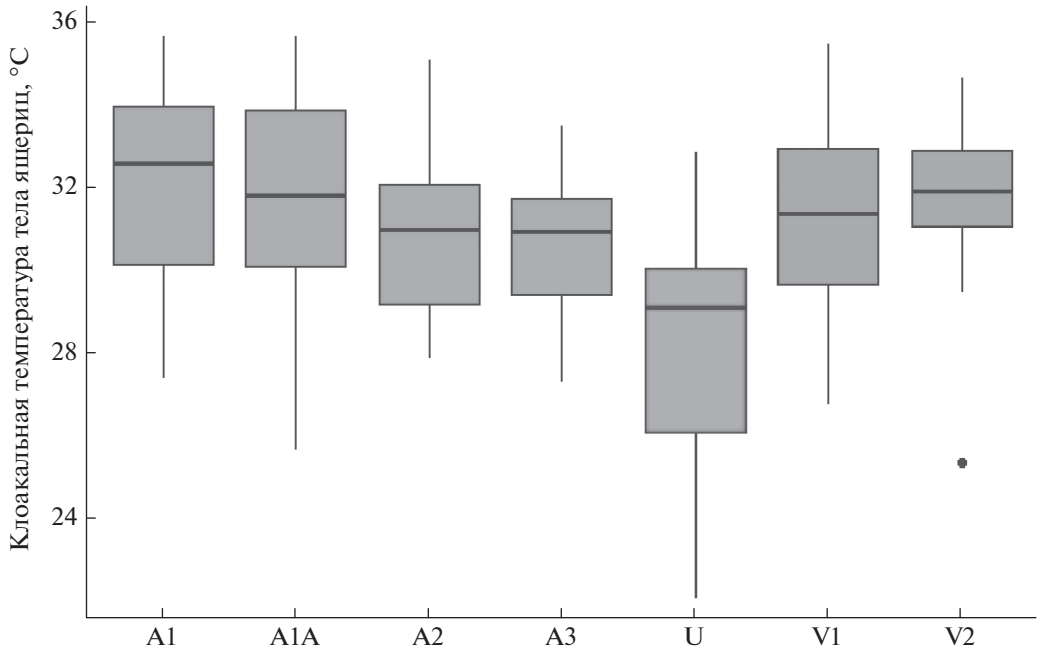

Рис. 2. Температуры активности *D. armeniaca* из Артаваза (A1), Кучака (A2) и Дилижана (A3), *D. unisexualis* из Кучака (U) и *D. valentini* из Мец Сепасара (V1) и Кучака (V2). Черная линия – медиана; границы ящика – верхняя и нижняя квартили; концы усов – наименьшее и наибольшее значения, находящиеся в пределах 1.5 интерквартильных размахов; точка – выброс.

ченной" выборки из Артаваза, Кучака и Дилижана составила 27.2°C, по данным "неусеченной" выборки – 25.6°C, верхняя граница – 35.6°C. Среднее значение температуры тела с учетом данных "усеченной" выборки равняется 31.1 (±2.08)°C, медиана – 31°C, с учетом данных "неусеченной" выборки среднее значение равняется 31 (±2.17)°C, медиана – 30.95°C.

Диапазон температур тела белобрюхих ящериц находился в пределах 22–32.8°C. При этом среднее значение составило 27.8 (±3.25)°C, а медиана – 29°C и достоверно отличалась от медианы температур тела армянских ящериц с использованием данных как "усеченной", так и "неусеченной" выборки из Артаваза (тест Данна, метод Хольма, $p < 0.001$).

Сравнение температур активности партеногенетических видов с температурой активности обоеполого родительского вида *D. valentini* показало, что она сходна с *D. armeniaca* при анализе "усеченной" и "неусеченной" выборок из Артаваза и значимо отличается от *D. unisexualis* (тест Данна, метод Хольма, $p = 0.127$, $p = 0.102$, $p < 0.001$ соответственно) и составляет в среднем 31.5 (±2.17)°C (25.3–35.4°C, *Me* = 31.6°C, $N = 52$) (рис. 2, табл. 2).

Связь клоакальной температуры ящериц с температурой воздуха и субстрата

Мы выявили положительную связь между температурой воздуха в приземном слое и клоакальной температурой тела *D. armeniaca* в Артавазе в "усеченной" ($Rs = 0.477$, $N = 21$, $p = 0.029$, $y = 0.3382x + 24.3588$) и "неусеченной" ($Rs = 0.51$, $N = 22$, $p = 0.016$, $y = 0.3854x + 23.0622$) выборках, Дилижане ($Rs = 0.477$, $N = 18$; $p = 0.045$; $y = 0.2734x + 25.0264$) и Кучаке ($Rs = 0.151$, $p = 0.459$, $N = 26$, $y = 0.3404x + 24.2269$), при этом разницы в коэффициентах уравнений регрессии между Кучаком и Дилижаном (тест Чоу, $N = 26$, 18, $p = 0.668$, рис. 3*B*, 3*C*), Дилижаном и Артавазом (тест Чоу, $N = 18$, 21, $p = 0.539$, рис. 3*A*, 3*B*) и Артавазом и Кучаком с использованием "усеченной" (тест Чоу, $N = 21$, 26, $p = 0.991$; рис. 3*A*, 3*C*) и "неусеченной" (тест Чоу, $N = 22$, 26, $p = 0.922$) выборок мы не обнаружили. Температура субстрата и клоакальная температура тела *D. armeniaca* из Артаваза в "усеченной" ($Rs = 0.61$, $p = 0.003$, $N = 21$, $y = 0.31x + 23.09$) и "неусеченной" ($Rs = 0.568$, $p = 0.006$; $N = 22$; $y = 0.355x + 21.631$) выборках и выборке из Кучака ($Rs = 0.746$, $p < 0.001$, $N = 26$, $y = 0.2851x + 21.8152$) достоверно связаны (рис. 3*E*, 3*G*). Однако коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела и температуры субстрата и клоакальной температуры тела и температуры воздуха у *D. armeniaca* из "усеченной"

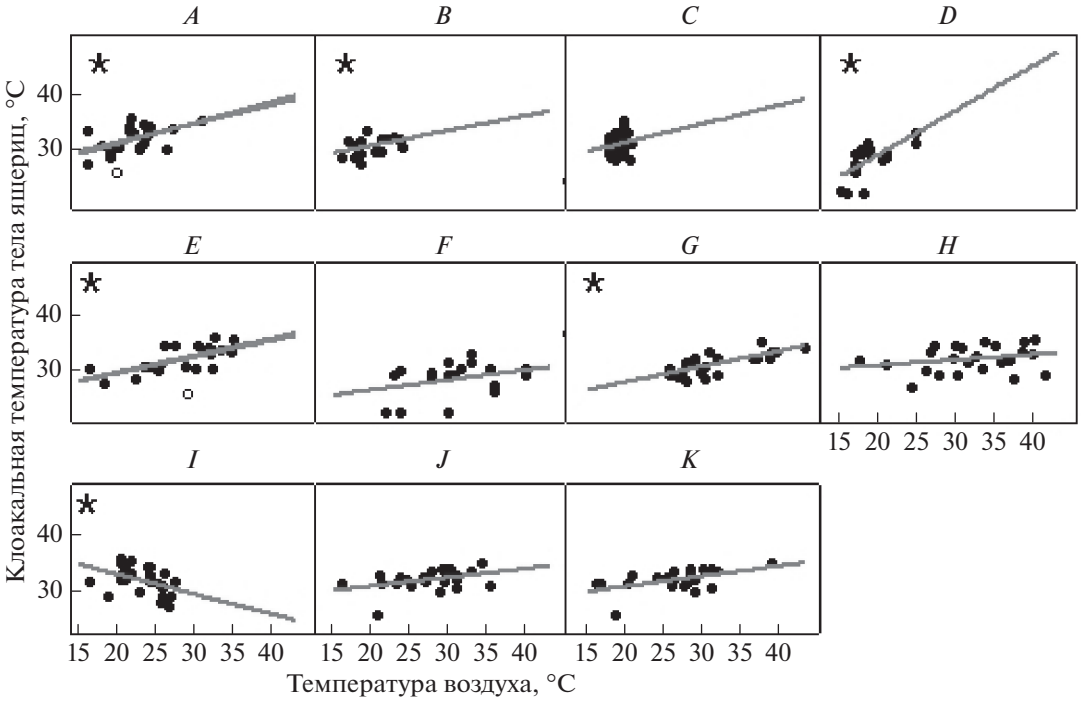

Рис. 3. Связь клоакальной температуры *D. armeniaca* с температурой воздуха в Артавазе (*A*), Дилижане (*B*) и Кучаке (*C*), связь клоакальной температуры тела *D. unisexualis* с температурой воздуха (*D*) и субстрата (*F*), связь клоакальной температуры тела *D. armeniaca* с температурой субстрата в Артавазе (*E*) и Кучаке (*G*). Связь клоакальной температуры тела *D. valentini* с температурой субстрата в Мец Сепасаре (*H*) и Кучаке (*J*) и с температурой воздуха в Мец Сепасаре (*I*) и Кучаке (*K*). *Статистически значимые связи, белая точка – данные об этой особи были удалены из “усеченной” выборки.

(тест Чоу, $N = 21$, $p = 0.026$; рис. 3*A*, 3*E*) и “неусеченной” (тест Чоу, $N = 22$, $p = 0.026$) выборок из Атраваза значимо различаются (рис. 3*C*, 3*G*).

Температура воздуха в приземном слое и клоакальная температура *D. unisexualis* из Кучака оказались связаны ($Rs = 0.62$, $p = 0.004$, $N = 20$, $y = 0.8085x + 12.7479$). Связи между температурой субстрата и клоакальной температурой тела *D. unisexualis* из Кучака мы не выявили ($Rs = 0.254$, $p = 0.28$, $N = 20$, $y = 0.1833x + 22.3913$). Коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела и температуры субстрата и клоакальной температуры тела и температуры воздуха у *D. unisexualis* из Кучака (тест Чоу, $N = 20$, $p = 0.005$, рис. 3*D*, 3*F*) значимо различаются.

Корреляция между клоакальной температурой тела *D. valentini* и температурой субстрата оказалась статистически незначимой в выборках из Кучака и Мец Сепасара ($Rs = 0.32, 0.25$, $p = 0.134, 0.233$, $N = 23, 24$, $y = 0.1598x + 27.2479$; $y = 0.097x + 28.645$ соответственно), но мы обнаружили связь клоакальной температуры тела и температуры воздуха в группах из Кучака ($Rs = 0.42$, $p = 0.046$, $N = 23$, $y = 0.1884x + 26.6143$) и Мец Сепасара ($Rs = -0.53$, $p = 0.005$, $N = 26$, $y = -0.3367x + 40.0517$), причем в последнем случае связь оказалась обратной. Коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела и температуры воздуха не различаются значимо в выборках *D. valentini* из Кучака и Мец сепасара (тест Чоу, $p = 0.404$, $N = 23, 26$), коэффициенты уравнений регрессии температуры тела и температуры субстрата в этих выборках также не различаются (тест Чоу, $p = 0.993$, $N = 23, 24$, рис. 3*H*, 3*J*).

Коэффициенты уравнений регрессии температуры воздуха (тест Чоу, $N = 23, 20$, $p = 0.003$; рис. 3*D*, 3*K*) и клоакальной температуры у *D. valentini* и *D. unisexualis* из Кучака значимо различаются. Коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела *D. armeniaca* и *D. unisexualis* и температур субстрата (тест Чоу, $N = 26, 20$, $p < 0.001$, рис. 3*F*, 3*G*) и воздуха (тест Чоу, $N = 26, 20$, $p < 0.001$, рис. 3*C*, 3*D*) в Кучаке также значимо различаются. Коэффициенты уравнений регрессии температуры воздуха и клоакальной температуры *D. valentini* и *D. armeniaca* из Кучака значимо не различаются (тест Чоу, $N = 23, 26$, $p = 0.669$, рис. 3*C*, 3*K*), а коэффициенты уравнений регрессии температуры субстрата и клоакальной температуры тела значимо различаются (тест Чоу, $N = 23, 26$, $p < 0.001$, рис. 3*G*, 3*J*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из литературы известно, что температура тела активных ящериц лесного вида *D. brauneri* (Mehely 1909) в среднем составляет 32.0 (±2.2)°C (Целлариус, Целлариус, 2001) и сходны с температурами, полученными нами для видов, обитающих в высокогорных лугах. Данные о предпочитаемой температуре тела *D. armeniaca*, полученные нами, довольно близки к литературным данным по этому виду (примерно 30°C по литературным данным) (Даревский, 1967) и некоторым другим видам, хотя и отличаются от них примерно на 1°C. В литературе отсутствуют данные о температурах активности *D. unisexualis*, а по нашим данным они составляют в среднем (и по медиане) 27.8–29.0°C, что на несколько градусов ниже, чем у иных исследованных представителей рода *Darevskia*. По некоторым признакам, зафиксированным нами у исследованных видов (диапазон температур активности находится в районе 30°C, а у *D. unisexualis* даже ниже, после нагревания утром наблюдается продолжительный баскинг, что заметно по выборке *D. armeniaca* из Артаваза, а оптимальные температуры тела можно зарегистрировать во время баскинга), их всех можно отнести к потенциально ночным рептилиям (Черлин, 2010).

Ранее было показано, что ящерицы *D. unisexualis* начинают выходить из ночных укрытий раньше утром и уходят в них раньше вечером, чем *D. armeniaca*, обитающие совместно с ними (Abrahamyan et al., 2014). Относительно ранний выход *D. unisexualis* из укрытий можно связать с тем, что их температуры активности ниже, чем у *D. armeniaca*, а значит, для того чтобы начать рутинную активность, они нуждаются в меньшей температуре тела и, вероятно, окружающей среды.

Можно предположить, что низкий по сравнению с *D. armeniaca* диапазон температур активности *D. unisexualis* связан с происхождением этого вида от высокогорного подвида *D. raddei* – *D. raddei nairensis* (Vergun et al., 2020), обитающего на высотах 2000–3000 м над ур. м. (Arakelyan et al., 2011), в то время как виды, которые считают материнскими для *D. armeniaca* – *D. mixta* и *D. dahli* (Fu et al., 2000; Vergun et al., 2014), встречаются в более теплом климате и на меньших высотах: 1250–1500 (Petrosyan et al., 2019) и 700–1500 м над ур. м. соответственно.

Есть основания полагать, что экологические ниши *D. valentini* и *D. armeniaca* близки, поскольку они обладают сходными требованиями к температуре, влажности и другим параметрам среды (Petrosyan et al., 2019). Обнаруженное нами сходство температур активности этих видов свидетельствует также об их экологической близости (рис. 2), что подтверждается и в эксперименте в термоградиентприборе (Galoyan et al., 2019). Таким образом, экспериментальные данные и наблюдения показывают различия в термобиологии *D. unisexualis* с одной стороны и *D. armeniaca* и *D. valentini* – с другой, что интересно с биологической точки зрения и позволяет строить гипотезы о биологических различиях этих двух видов. В Кучаке температура субстрата по-разному влияет на клоакальную температуру ящериц *D. valentini* и *D. armeniaca*, что может свидетельствовать о разном использовании этими видами тепла субстрата для нагревания. Также температура обоих этих видов не так, как температура *D. unisexualis*, зависит от температур окружающей среды, что может свидетельствовать о разном использовании ресурсов для нагревания разными видами скальных ящериц в условиях совместного обитания. Возможно, эти различия позволяют сосуществующим видам снижать межвидовую конкуренцию в смешанных популяциях с высокой плотностью населения.

Найденный нами статистически значимый отрицательный коэффициент корреляции между температурой воздуха в Мец Сепасаре и клоакальной температурой *D. valentini* мы связываем с малым объемом выборки, т.к. найти объяснение такого феномена затруднительно. Найденный нами статистически значимый коэффициент корреляции между температурой воздуха в Кучаке и клоакальной температурой тела *D. valentini* показывает довольно слабую связь. Таким образом, можно считать, что мы не нашли биологически значимых связей между клоакальными температурами тела представителей этого вида и температурами окружающей среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.И. Кудрявцевой, Е.Г. Петраш за помощь в сборе материала и написании статьи, С.Н. Лысенкову за помощь при статистической обработки данных, К.А. Тюрину, Е.Л. Стельмаховой и Ю.А. Трифоновой за помощь в определении растений. Отдельную благодарность авторы выражают анонимному рецензенту, проделавшему значительную работу для улучшения предлагаемой рукописи.

Работа выполнена в рамках темы АААА-А16-116021660077-3 и при финансовой поддержке РФФИ КОМФИ 17-00-0430 (RFBR 17-00-0425).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галоян Э.А., 2010. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоологический журнал. Т. 89. № 4. С. 470–474.

Галоян Э.А., 2013. Межвидовые и внутривидовые интерсексуальные взаимоотношения у скальных ящериц рода *Darevskia* // Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. Зоологический институт РАН. СПб. С. 61–66.

Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология, филогения полиморфной группы кавказских скальных ящериц подрода *Archaeolacerta*. Санкт-Петербург: Наука. 235 с.

Даревский И.С., Гречко В.В., Куприянова Л.А., 2000. Ящерицы, размножающиеся без самцов // Природа. № 9. С. 131–133.

Файвуш Г.М., Алексанян А.С., 2016. Местообитания Армении. Ереван: НАН РА, Институт ботаники. 360 с.

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоологический журнал. Т. 80. № 7. С.1–8.

Черлин В.А., 2010. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”. 124 с.

Черлин В.А., 2015. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. № 1. С. 17–76.

Abrahamyan M.R., Petrosyan R.K., Galoyan E.A., Danielyan F.D., Arakelyan M.S., 2014. Seasonal and daily activities of two syntopic parthenogenetic lizards of genus *Darevskia* // Chemistry and Biology. № 2. P. 39–42.

Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M. A., Mozaffari O., Bohme W., et al., 2013. Cryptic Speciation Patterns in Iranian Rock Lizards Uncovered by Integrative Taxonomy // PLoS ONE. V. 8. № 12. P. 1–17.

Anderson E., Stebbins G., 1954. Hybridization as an Evolutionary Stimulus // Evolution. V. 8. № 4. P. 378–388.

Arakelyan M.S., Danielyan F., Corti C., Sindaco R., Leviton A., 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 181 p.

Arribas O.J., 1999. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921, Sensu Lato) and their relationships among the eurasian lacertid radiation // Russian Journal of Herpetology. V. 6. № 1. P. 1–22.

Bauwens D., Hertz P.E., Castilla A.M., 1996. Thermoregulation in a Lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms // Ecology. V. 77. № 6. P. 1818–1830.

Carothers J.H., Fox S.F., Marquet P.A., Jaksis F.M., 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile // Revista Chilena de Historia Natural. V. 70. P. 297–309.

Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., 2008. Hybrids of *Darevskia valentini, D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // Amphibia-Reptilia. V. 29. P. 487–504.

Dinno A., 2017. Dunn’s Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. Режим доступа: https://cran.r-project.org/web/packages/dunn.test/. Дата обновления: 27.10.2017

Espinoza R.E., Tracy R.C., 1997. The biology, husbandry and health care of reptiles. V. 1. Biology of reptiles. Biological resources research center and Department of biology. 184 p.

Fu J., McCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., 2000. Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin // Amphibia-Reptilia. V. 21. P. 83–89.

Galoyan E., Bolshakova A., Abrahamyan M., Petrosyan R., Komarova V., et al., 2019. Natural history of Valentin’s rock lizard (*Darevskia valentini*) in Armenia // Zoological research. V. 40. № 4. P. 277–292.

Huey R.B., 1982. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles. New York: Academic Press. V. 12. P. 25–91.

Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.D., Fu J., Kupriyanova L.A., 1996. Evolution of the bisexual species of caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data // Russian Journal of Biology. V. 3. № 1. P. 18–31.

Murtskhvaladze M., Tarkhnishvili D., Anderson C., Kotorashvili A., 2020. Phylogeny of caucasian rock lizards (*Darevskia*) and other true lizards based on mitogenome analysis: Optimisation of the algorithms and gene selection // PLoS ONE. № 15. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233680

Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., et al., 2019. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta, D. valentini*) based on ecological modelling // SALAMANDRA. V. 55. № 3. P. 173–190.

Sites J.W., Peccinini-Seale D.M., Moritz C., Wright J.W., Brown W.M., 1990. The evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria, Teiidae). I. evidence for a hybrid origin // Evolution. V. 44. № 4. P. 906–921.

Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M.d.B., Liehr T., et al., 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // Sci Rep. V. 10. № 8697.

Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze D., Anderson C.L., 2017. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation // Biological Journal of the Linnean Society. V. 121. P. 365–378.

Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., et al., 2014. Clonal Diversity and Clone Formation in the Parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia dahli* // PLoS ONE. V. 9. № 3.

Vergun A.A., Girnyk A.E., Korchagin V.I., Semyenova S.K., Arakelyan M.S., et al., 2020. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* // BMC Genomics. V. 21. № 351.

Wickham H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag. ISBN 978-3-319-24277-4

Zeileis A., Leisch F., Hornik K., Kleiber C., 2002. strucchange: An R Package for Testing for Structural Change in Linear Regression Models // Journal of Statistical Software. V. 7. № 2. P. 1–38.

PECULIARITIES OF THERMAL BIOLOGY IN TWO PARTHENOGENETIC, *DAREVSKIA ARMENIACA* AND *DAREVSKIA UNISEXUALIS*, AND ONE BISEXUAL ROCK LIZARD SPECIES, *DAREVSKIA VALENTINI* (LACERTIDAE, SQUAMATA)

O. D. Nikolaev[1, *], D. A. Belova[1], B. A. Novikov[1], I. B. Simis[1] , R. K. Petrosyan[2], M. S. Arakelyan[2], V. A. Komarova[3], E. A. Galoyan[3, 4, **]

[1]*School № 179, Moscow, 125009 Russia*

[2]*Yerevan State University, Yerevan, 0025 Republic of Armenia*

[3]*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

[4]*Zoological Museum, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia*

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

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

Some aspects of thermal biology were considered in three species of the lizard genus *Darevskia*: the parthenogenetic *Darevskia armeniaca* and *D. unisexualis*, and their parental bisexual species *Darevskia valentini*. The main objective of the present research was to compare the thermal biology of these species in a mixed population. Material was captured at four localities in Armenia: Kuchak, Dilijan, Mets Sepasar, and Artavaz in summer 2007, 2013, 2016 and 2018, respectively. Their snout-vent length and cloacal body temperature, as well as air and substrate temperatures were measured. The following differences in the thermal biology of the study species were revealed: *D. unisexualis* had a relatively low activity temperature range (T = 22.0–32.8°C, *vs.* 25.6–35.6°C for *D. armeniaca* or 25.3–35.4°C for *D. valentini*). Body temperature of different species was found to correlate differently with both air temperature and substrate temperature under the conditions of their coexistence at Kuchak.

Keywords: sympatry, snout-vent length, cloacal body temperature, air temperature, substrate temperature, correlation, Armenia

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1224–1235

УДК 598.112.8;591.524.21

О РЕШЕНИИ НАВИГАЦИОННЫХ ЗАДАЧ СЕРЫМ ВАРАНОМ (*VARANUS GRISIUS*, REPTILIA, SAURIA) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

© 2021 г. А. Ю. Целлариус*

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

**e-mail: ale5386@yandex.ru*

Поступила в редакцию 23.08.2020 г.
После доработки 04.04.2021 г.
Принята к публикации 07.05.2021 г.

Данные полевых наблюдений свидетельствуют, что *Varanus griseus* способен с единичного предъявления запоминать места значимых событий и через продолжительное время целенаправленно возвращаться к этим местам, не придерживаясь того маршрута, которым он следовал туда непосредственно перед событием. Варан способен определить свое местоположение, будучи лишен информации о маршруте, который его в это место привел, и проложить относительно прямой путь к объекту, находящемуся за пределами его прямого восприятия. Функциональные блоки индивидуального участка могут быть разнесены на расстояние до 10 км, переходы между блоками каждый раз совершаются частично или полностью по новому маршруту, расстояние между маршрутами может достигать 2 км. Поведение варана хорошо объясняется в рамках гипотезы, предполагающей наличие у него аллоцентрической мозаичной ментальной карты. Интеграция пути, вероятно, служит не столько средством навигации, сколько одним из инструментов построения такой карты.

Ключевые слова: навигация, ментальная карта, интеграция пути, *Varanus grisius*

DOI: 10.31857/S0044513421110118

Навигация, по сути, это способность субъекта проложить маршрут из точки *A*, в которой он в данный момент находится, в некую точку *B*, находящуюся за пределами его прямого восприятия. Термин “навигация” употребляется как при изучении дальних, часто трансконтинентальных сезонных миграций, так и при изучении локальных перемещений животных в пределах их постоянных участков обитания. Однако между этими вариантами навигации имеются существенные различия.

Если перемещения в ходе дальних сезонных миграций могут и, по-видимому, должны основываться преимущественно на врожденных механизмах реагирования, то локальная навигация должна базироваться в первую очередь на индивидуальном опыте животного. Именно когнитивные основы такой навигации, хотя само понятие при этом не употреблялось, изучались зоопсихологами в ходе экспериментов по поведению животных в лабиринтах, и именно на основании этих экспериментов Толменом была предложена концепция когнитивной карты (Tolman, 1948), предполагающая ментальную репрезентацию местности и в том или ином виде лежащая в основе значительной части современных представлений о навигации животных. Исследования последних десятилетий показали, что существует возможность не только ментальной репрезентации местности, как таковой, но и возможность репрезентации последовательности предстоящих действий по достижению удаленной цели (Moser et al., 2014; Цукерман и др., 2014). Последнее, и на наш взгляд это очень важно, расширяет круг понятий, которые могут быть использованы зоологом для описания поведения животных без риска подвергнуться самым страшным обвинениям прошлого столетия – обвинениям в телеологичности и антропоморфизме. Не исключено, что ментальные механизмы локальной навигации лежат в основе возникновения и развития когнитивных способностей вообще (Buzsáki, Moser, 2013; Меньшикова и др., 2018). Таким образом, изучение навигации животных из разряда, в общем, специальной области исследований неуклонно переходит в область исследований фундаментальных.

Очевидно, что, если нас интересуют происхождение и эволюция биологических навигаци-

онных инструментов, имеет прямой смысл присмотреться, каковы навигационные способности животных из нескольких параллельных филогенетических стволов. В рамках клады высших позвоночных такими стволами являются: Theromorpha, рецентные представители – млекопитающие (Mammalia); Archosauromorpha – крокодилы (Crocodilia), черепахи (Testudines) и птицы (Aves); Lepidosauromorpha – гаттерии (Rhynchocephalia), ящерицы и змеи (Squamata). При этом экспериментальные работы по изучению локального пространственного поведения велись преимущественно на млекопитающих, в первую очередь на грызунах (Rodentia), все другие группы изучены существенно хуже. Для млекопитающих (и почти исключительно для них) более или менее известны также нейробиологические основы локальной навигации (Hafting et al., 2005; Moser et al., 2014; и др.). Для Lepidosauromorpha такие данные, насколько нам известно, полностью отсутствуют. При этом с точки зрения сравнительных исследований ящерицы представляются весьма перспективным объектом. Во-первых, в силу некоторых, сближающих их с млекопитающими, особенностей экологических и поведенческих стратегий (Regal, 1983; Hertz et al., 1988; Bauwens, Diaz-Uriarte, 1997; Целлариус, 2011), во-вторых – просто в силу удобства этой группы для полевых наблюдений (Fox et al., 2003).

Навигационные способности ящериц практически не изучены, возможно потому, что преобладает мнение о примитивности поведения представителей этой группы, в том числе и связанного с использованием пространства. Мнение это неверно. У многих видов участки постоянного обитания достаточно обширны и обладают выраженной функциональной структурой (Evans, 1951; Rand, Rand, 1978; Auffenberg, 1981; Tsellarius et al., 1997; и др.), что предполагает вполне развитые навигационные способности. В экспериментах по экстраполяции траектории движения приманки по короткому видимому отрезку этой траектории показано, что частота правильных решений у ящериц превышает таковую у многих птиц и некоторых млекопитающих (Крушинский, 1977).

По-видимому, для первичной оценки навигационных способностей не обязательны углубленные экспериментальные исследования, в том числе нейробиологические, достаточно знаний о функциональной структуре индивидуального пространства (sensu Иваницкий, 1989) конкретной особи и наблюдений за перемещениями этой особи в контексте определенных экологических и/или социальных обстоятельств. В настоящем сообщении приведены данные о структуре участков обитания и перемещениях серого варана (*Varanus griseus* Daud.), полученные нами в ходе полевых исследований поведенческой экологии данного вида. Следует иметь в виду, что при планировании исследований задача изучения навигации серого варана не ставилась. Приведенные данные – это те фрагменты наблюдений, которые позволяют получить какое-то представление о сложности и путях решения навигационных задач у серого варана и могут, в определенной степени, служить точкой опоры для построения предварительных гипотез и планирования исследований навигации и ориентирования у ящериц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проведены в 1990–1994 гг. на территории Кызылкумского заповедника (40°40′ N, 62°08′ E). Участок, на котором велись основные наблюдения, размером 6 × 3.5 км, вытянут вдоль правого берега Амударьи; основной ландшафт – грядовые пески под илаковыми белосаксаульниками (рис. 1). С запада обрывы и крутые осыпные склоны коренного берега (общая высота до 40 м) отделяют пески от поймы, заросшей тугайным лесом.

Отловленных варанов измеряли, фотографировали, на подошвы обеих задних лап наклеивали индивидуальную метку – тот или иной значок из тонкой кожи, оставляющий характерный отпечаток на грунте (Tsellarius, Cherlin, 1991). Кроме того, животные распознавались по рисунку на спине, имеющему строго индивидуальный характер (Tsellarius, Cherlin, 1991). Каждый варан получал свой буквенно-цифровой картотечный индекс. Однако постоянно находившиеся под наблюдением животные получали имена, которые давались им либо по форме следовой метки, либо по каким-то физическим или поведенческим особенностям. В данной статье мы обозначаем особей под их картотечным индексом (литерой M маркируются самцы, литерой F – самки), но, дабы сохранить преемственность с предшествующими статьям, в скобках указываем имена.

Варанов, отловленных для мечения и прочих манипуляций, приносили в лагерь, а на следующий день, иногда через день, выпускали приблизительно в районе поимки в любую подходящую нору. В лагерь и обратно животные транспортировали в мешках из плотной ткани, часто помещенных в брезентовый рюкзак. Маршрут транспортировки никогда не был прямолинейным, отчасти в силу рельефа местности, но в основном потому, что исследователь попутно выполнял ряд других задач, не связанных с транспортировкой.

В самом начале первого сезона нами была составлена карта-схема участка работ и прилегающих территорий в масштабе 1 : 2000, на которую наносились все точки встреч варанов, их следов,

Рис. 1. Грядовые пески под илаковыми белосаксаульниками – основной биотоп серого варана в районе исследований.

траектории перемещения и основные события. Далее на карту-схему накладывалась сетка со стороной ячейки 100 × 100 м в масштабе схемы и подсчитывалось число точек регистрации животного или его следа в каждом квадрате. Под индивидуальным участком варана в рамках данной статьи подразумевается оконтуренная методом выпуклого многоугольника совокупность квадратов, в которых число точек регистрации достоверно превышало среднюю (Samuel et al., 1985).

Визуальные наблюдения за варанами велись из специально устроенных укрытий – засидок. Однако львиная доля информации об экологии и поведении серого варана получена нами в результате тропления, общая протяженность которого составляет несколько сотен километров. При определенном навыке, след взрослого варана и метка на нем распознаются даже на участках, покрытых глинистой корочкой, а отдельные отпечатки – даже на участках, покрытых пустынным мхом. По следу варана хорошо распознаются многие поведенческие комплексы (Tsellarius, Tsellarius, 1997), не говоря уж о таких событиях, как охота или уход в убежище. При тропленіи начальная точка привязывалась к местности, затем, через тот или иной интервал, привязывалась вторая точка, и так далее. Величина интервала между точками зависела от рельефа местности, сложности траектории и происходящих событий. В каждой последующей точке делалось описание предыдущего отрезка траектории.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сенсорные приоритеты серого варана и ознакомительное поведение

Данные наблюдений безусловно свидетельствуют, что у серого варана при восприятии более или менее удаленных объектов главную роль играет зрение. Ознакомительное (exploratory) поведение типично для животного с доминированием зрения – варан приподнимает на лапах переднюю часть тела и вытягивает шею (рис. 2) – т.е. явно сканирует местность визуально. Такое поведение почти обязательно после встречи с сородичем и при выходе варана из норы, как после ночевки, так и в процессе охоты.

Хеморецепция у серого варана также весьма совершенна, животное, в частности, способно к индивидуальному различению следов сородичей (Tsellarius, Men'shikov, 1994). Однако реакция на след (повышение частоты выбрасывания языка) обнаруживается только при непосредственном столкновении со следом. На скрытый пищевой объект регистрировалась реакция с расстояния не более четырех–пяти метров. Следует также принимать во внимание, что характерные для мест обитания серого варана сильные дневные ветра сильно осложняют дистанционную хеморецепцию.

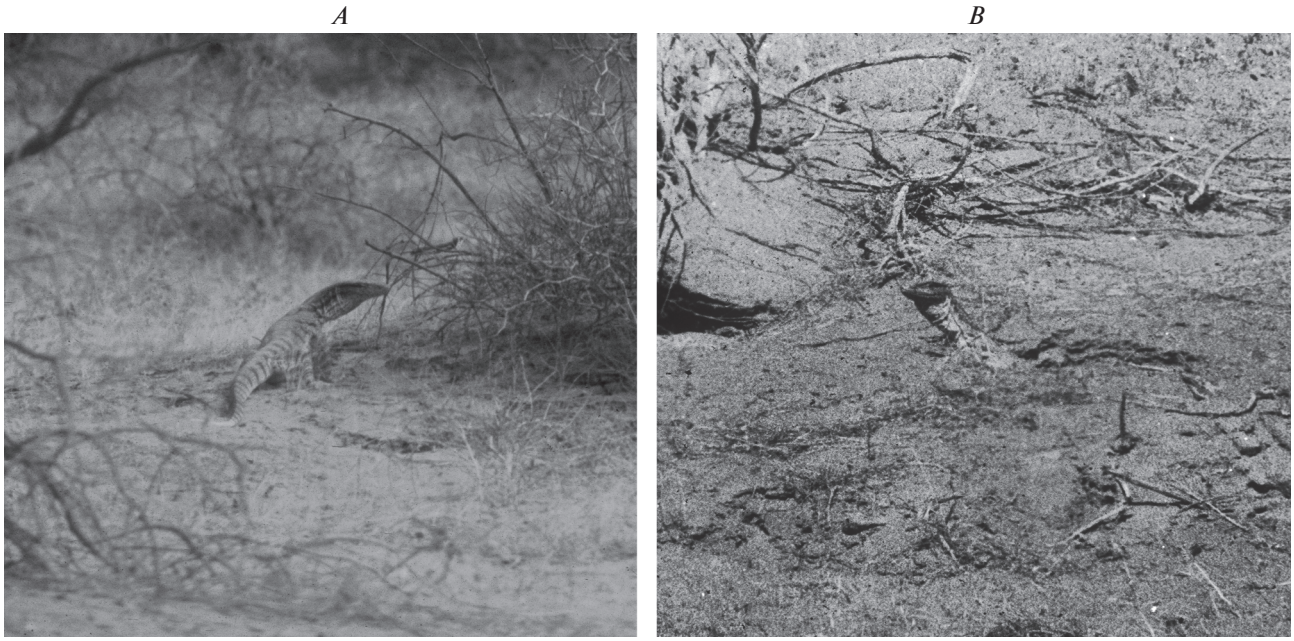

Рис. 2. Варан осматривает окрестности: *A* – при уходе с места контакта с сородичем, *B* – при выходе из норы.

Конфигурация индивидуальных участков

Индивидуальные участки серого варана в районе исследований образуют скопления (поселения, Tsellarius et al., 1995). Участки всех членов одного поселения почти полностью перекрываются. Не менее 80% всего времени активности вараны придерживались открытого ландшафта (рис. 1), склоны коренного берега и тугай посещались лишь эпизодически, преимущественно весной. У большей части меченых особей индивидуальные участки были более или менее компактны, расстояние между наиболее удаленными точками участка не превышало 2 км, площадь индивидуальных участков в среднем составляла около 65 ± 21 га[1] (n = 28). Однако у некоторых особей участок распадался на два, изредка на три фрагмента. Расстояние между фрагментами составляло от 2 до 10 км, при переходе между фрагментами вараны практически никогда не охотились и не останавливались на ночевку, уходы на дневку отмечались лишь в единичных случаях.

Зимовочные убежища большинства наблюдавшихся особей располагались в норах в основании обрывов коренного берега. Животные зимовали поодиночке, убежище использовалось в течение нескольких лет. Как правило, варан весь дальнейший период активности обитал на участке, прилегающем к месту зимовки (компактные индивидуальные участки). Несколько самцов до месяца держались в окрестностях зимовки, после чего уходили далеко в глубь песков на все лето, т.е. индивидуальный участок состоял из зимовочно-весеннего и летнего (основного) фрагментов.

Для укрытия от жары в середине дня и для ночевки варан может использовать первую попавшуюся нору подходящего размера. Однако более чем в половине случаев животное использует “гостиницы” – расширенные и модифицированные норы грызунов. Каждая особь использует от четырех до 10 гостиниц, при этом какой-либо правильный порядок их размещения и использования не улавливается. Гостиницу могут посещать несколько особей, но, как правило, не одновременно.

В районе исследований весь период активности основными местами охоты серого варана являются поселения (колонии) большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.). Весной вараны могут активно разыскивать кладки фазана (*Phasianus colchicus* L.) и охотиться на выходящих с зимовки гюрз (*Vipera lebetina* L.) (Tsellarius et al., 1997). Зимовки гюрз концентрируются на обрывах и склонах коренного берега, гнезда фазанов – вдоль его подножия, на опушке тугая, колонии песчанки – только в песках.

Для откладки яиц самка роет специальную гнездовую нору, каждый год новую и в разных районах участка обитания. Из года в год самка в брачный период контактирует с одним и тем же самцом (или небольшой группой самцов) (Tsellarius et al., 1995; Tsellarius, Tsellarius, 1996). Обычно партнеры принадлежат к одному поселению, и их индивидуальные участки широко перекрываются. Реже партнеры принадлежали к разным посе-

[1] Указано стандартное отклонение.

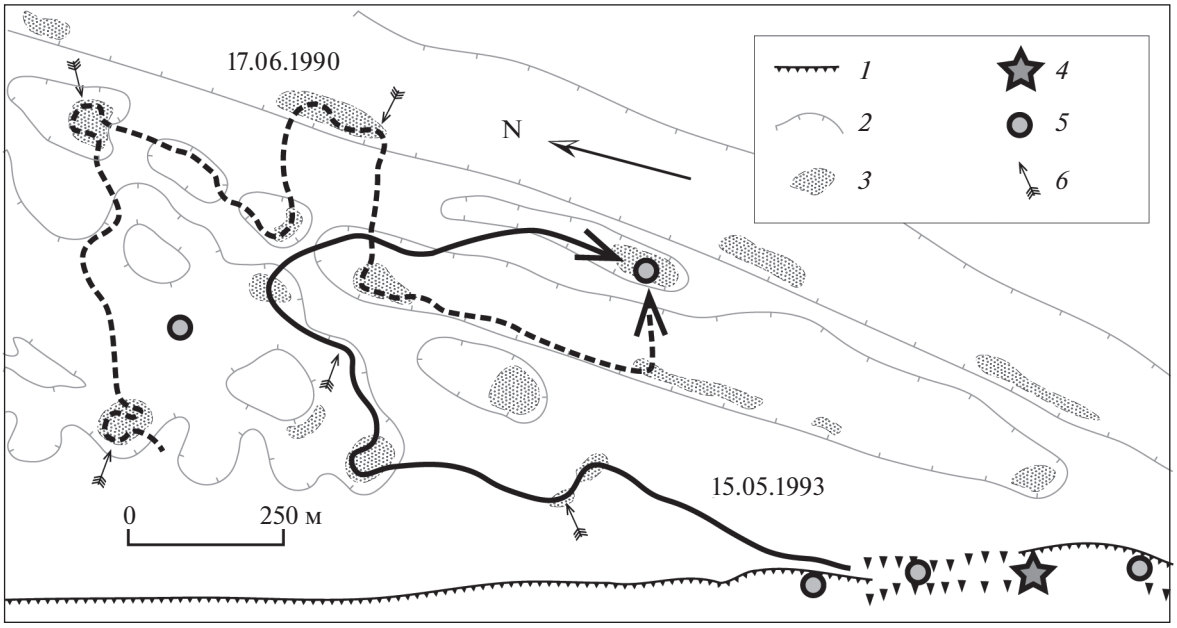

Рис. 3. Перемещения самца М-16 (Мафиози) в первой половине дня в процессе охоты на колониях большой песчанки с уходом в нору при наступлении жары: *1* – обрывы коренного берега, *2* – изогипсы, *3* – колонии песчанки, *4* – место зимовки, *5* – гостиницы, *6* – заходы в норы.

лениям, в этом случае в брачный период один из них на несколько дней посещал поселение партнера, т.е. участок состоял из основного и брачного фрагментов. В период ухаживания самцы в течение несколько дней следуют за самкой (Tsellarius, Tsellarius, 1996), и места контактов с самкой широко распределены по ее участку.

Перемещения варана по участку постоянного обитания

При охоте на колониях песчанки варан перемещается от одной колонии к другой. Какая-либо устойчивая последовательность обследования колоний отсутствует. На колонии варан обследует выходы нор, время от времени уходит под землю. Переход между колониями почти прямолинеен, как и уход в убежище после охоты (рис. 3). Следует иметь в виду, что большинство крупных колоний расположены в котловинах, а расстояние между ними может превышать 200 м, т.е. из одной колонии другая не видна. Точно так же с места окончания охоты обычно не видно место расположения убежища.

Когда самка приступает к устройству гнездовой норы, то в течение нескольких дней она роет до полутора десятков так называемых пробных нор (Целлариус, Меньшиков, 1995), разбросанных на площади 4–15 га. На время ночевки самка обычно покидает этот район. Пробные норы никак не связаны ни с гостиницами, ни с норами грызунов вообще. В какой-то момент самка возвращается к одной из пробных нор (иногда к одной из первых) и заканчивает на ее основе устройство полноценной гнездовой норы, т.е. самка помнит места расположения (и, по-видимому, качество) пробных нор. После откладки яиц самка в течение около 5–10 дней большую часть времени проводит в гнездовой норе или в непосредственной близости от нее. Затем самка начинает охотиться, уходя от норы на расстояние до 1.5–2 км, но продолжает ее посещать с интервалом в несколько дней (Целлариус, Меньшиков, 1995). Какого-либо намека на постоянство маршрутов ухода от норы или возвращения к ней не наблюдается.

Самец, идущий в брачный период по следу самки (такое следование может продолжаться несколько дней) (Tsellarius, Tsellarius, 1996), при наступлении вечера оставляет ее след и направляется к ближайшему ночному убежищу, иногда за несколько сотен метров. Утром, выйдя из норы, он может прямо возвращаться к месту, где был оставлен след самки, не придерживаясь своего вечернего следа (рис. 4).

Самка F-2 (Кусачая) в течение нескольких лет подряд в период спаривания приходила со своего индивидуального участка на участок самца М-9 (Эс Девятый). Здесь она держалась на площади с поперечником около 300 м, где ее рано или поздно находил Эс Девятый, после чего происходило неоднократное спаривание. Затем самка возвращалась на свой участок (рис. 5). Протяженность перехода в один конец составляла 2.0–2.5 км. При этом маршруты самки в разные годы, а также по

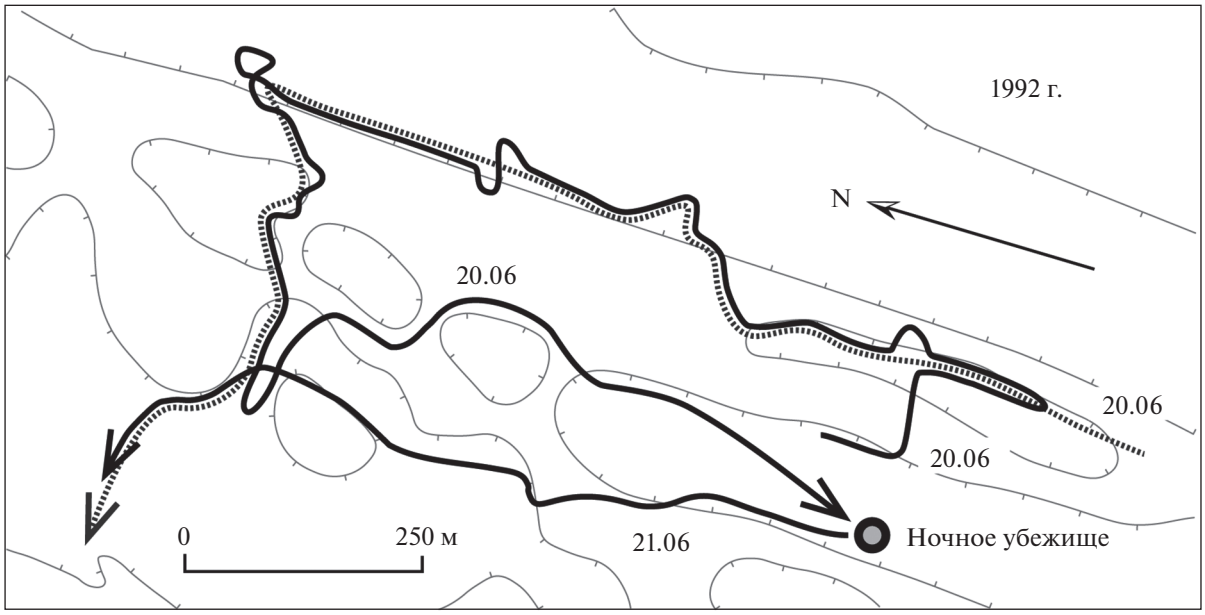

Рис. 4. Траектория перемещения самца M-57 (Ромбик, сплошная линия), идущего по следу самки F-37 (Жека, пунктирная линия) с перерывом на ночевку. В первый день преследования (20.06) след самки был старше следа самца приблизительно на 4–5 часов.

пути туда и обратно не совпадают, однако траектория перемещения почти прямолинейна (рис. 5). Аналогичная ситуация наблюдалась при посещении участка самки самцом.

У самца M-1 (Вася) участок состоял из двух фрагментов, западного и восточного, расстояние между фрагментами составляло около 10 км (рис. 6). Западный фрагмент использовался в начале сезона активности и включал участок пустыни, прилегающий к обрывам коренного берега, где располагалась зимовка. Здесь самец держался в течение 1–2 недель после выхода с зимовки, после чего уходил на восточный фрагмент. Однако в мае – начале июня периодически возвращался на западный участок на срок до 5–6 дней, где охотился на гюрз и разыскивал кладки фазана. Затем посещения западного участка прекращались до августа, когда самец возвращался в район зимовки и не покидал его до следующей весны. Переход с одного фрагмента участка на другой занимал 4–6 ч, часто переход проходил по маршруту, который полностью или частично не совпадал с предыдущими, расстояние между маршрутами могло достигать 2 км (рис. 6). По возвышенным участкам варан шел почти прямолинейно. Спустившись в долину между грядами, иногда начинал отклоняться от взятого направления, а поднявшись на гряду, – выправлял курс. В масштабе схемы это не очень заметно, но при троплении бросается в глаза. В конце перехода варан довольно точно выходил к одной из “гостиниц”, в которую и уходил на ночевку.

Как уже упоминалось, отловленных варанов мы приносили в лагерь, а на следующий день, а иногда и через день, выпускали в районе поимки в первую попавшуюся нору. Варан выходил на поверхность обычно в течение 1–2 ч, но иногда только на следующее утро. Каких-либо признаков дезориентации выявить по следу не удалось – полежав у входа в нору, варан отправлялся либо на охоту, к одному из кормовых участков, либо к одной из “гостиниц”.

Однако в разные годы двух самок и трех самцов (все пятеро – половозрелые особи старше четырех лет), пойманных вдали от нашей базы в мае–июле, нам пришлось выпустить около лагеря. Одна из самок (пойманная приблизительно в 3 км к NO от лагеря) так и осталась в районе выпуска. Следы другой (поймана в 5 км к SOO) встречались в месте выпуска 5 дней, затем были обнаружены в районе поимки при первом же его посещении наблюдателем (через 16 дней после ухода самки с места выпуска), где продолжали встречаться и в последующие 3 года, до окончания работ. Следы одного из самцов (пойман в 3.5 км к O от лагеря) встречались в месте выпуска два дня, после чего нигде не регистрировались в течение двух лет (до конца работ). Еще один самец (пойман приблизительно в 7 км к SSO от лагеря) регистрировался в районе выпуска 5 дней. Место поимки в дальнейшем нами не посещалось, но на следующий год после поимки-выпуска его следы были однажды зарегистрированы приблизительно в 1 км к NO от этого места.

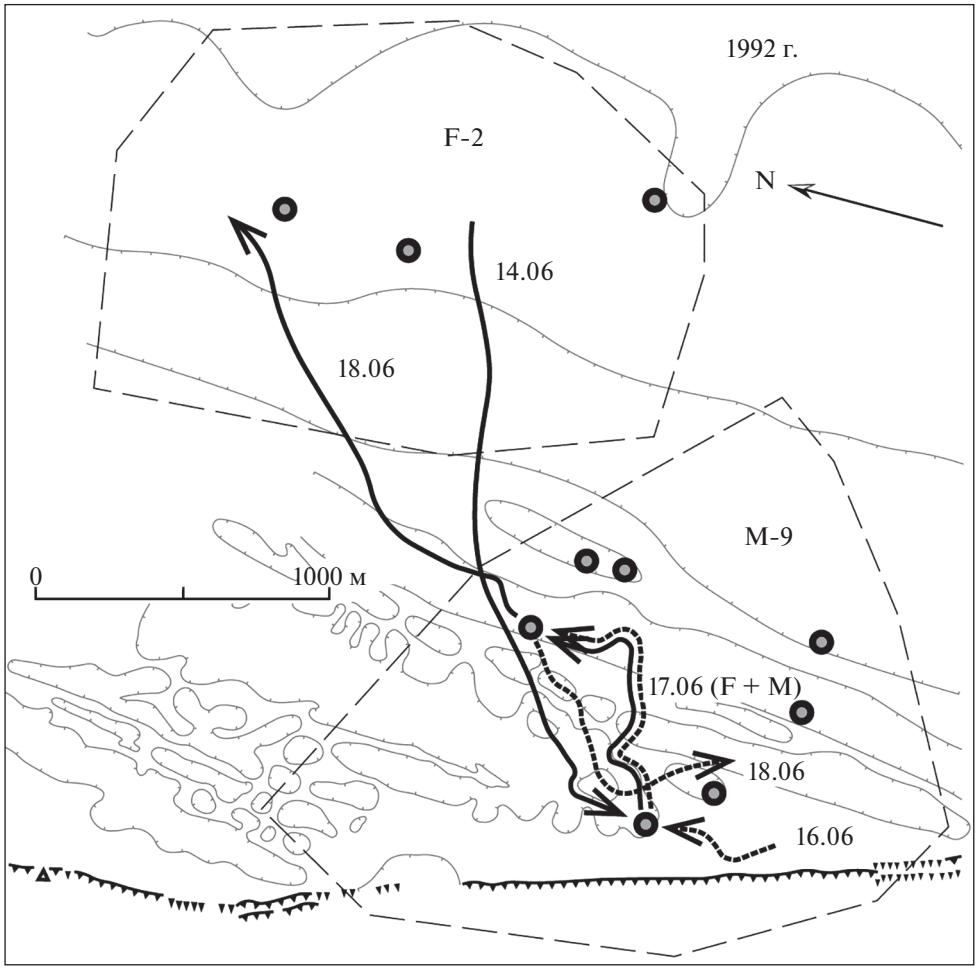

Рис. 5. Визит самки F-2 (Кусачая, жирная сплошная линия) на индивидуальный участок самца M-9 (Эс Девятый, жирная пунктирная линия) в брачный период. Тонким пунктиром обозначены границы индивидуальных участков самца и самки.

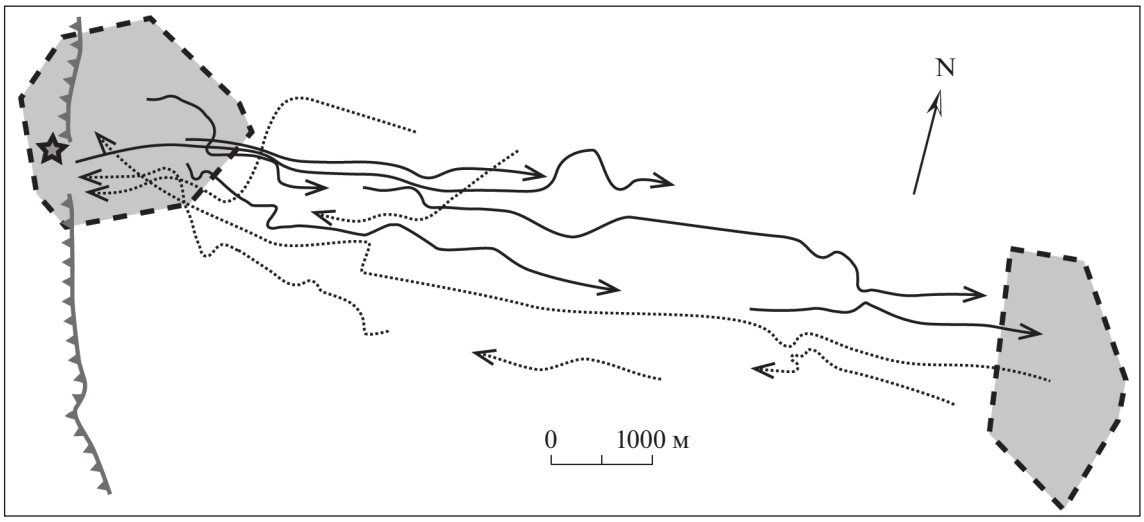

Рис. 6. Отслеженные траектории переходов старого самца M-1 (Вася) с западного фрагмента индивидуального участка на восточный и обратно в разные годы. Звездочкой отмечено место зимовки.

Более или менее детальные данные о характере перемещения животного после выпуска мы имеем лишь по самцу М-64, пойманному на расстоянии 2 км к NNO от лагеря и выпущенному рядом с лагерем на следующий день (рис. 7). Самец был выпущен в нору, не использовавшуюся местными варанами, где провел остаток дня и ночь. На следующее утро, выйдя из норы, самец за два (приблизительно) часа описал петлю, вернулся в окрестности лагеря и ушел не в ту нору, в которую был выпущен, а в местную "гостиницу", т.е. в нору, периодически используемую местными особями, в которой ночевал и в последующие дни. В течение этого и последующих дней охота не зарегистрирована. На коротких отрезках перемещения иногда казались хаотическими, однако в целом суточный путь самца представлял петлю, описываемую против часовой стрелки, и заканчивался ночевкой в районе выпуска. При этом продолжительность пути и район обследования день ото дня увеличивались (рис. 7). На четвертый день, описывая очередную петлю, самец, поднявшись на вершину гряды в точке максимального удаления от места выпуска, резко, практически на 180°, изменил направление движения и прямо направился в район поимки (рис. 7). Далее, в течение лета и на следующий год его следы неоднократно встречались в районе поимки, т.е. именно здесь, по-видимому, располагался постоянный участок обитания этого самца.

Аллюры варана в разных обстоятельствах

Основные аллюры серого варана – шаг, рысеобразный шаг и рысь (sensu Суханов, 1968), хорошо различающиеся по следовой цепочке. В процессе охоты варан перемещается почти исключительно шагом, кроме моментов преследования добычи. При перемещениях между местами охоты, на ночевку или между фрагментами индивидуального участка преобладает рысеобразный шаг. При следовании за самкой – рысеобразный шаг, временами переходящий в рысь. У животного, выпущенного в незнакомой местности, резко преобладающий аллюр – рысь. У М-64 вскоре после того, как он взял направление на место поимки (рис. 7), рысь сменилась на рысеобразный шаг – нормальный крейсерский аллюр.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным наблюдений, серый варан решает достаточно сложные навигационные задачи. Во-первых, как свидетельствуют возвращения самцов на след самки и самок к одной из пробных нор, варан, очевидно, способен с единичного предъявления запоминать места значимых событий и при необходимости целенаправленно возвращаться к этим местам, в том числе через весьма продолжительное время, не придерживаясь того маршрута, которым он следовал туда непосредственно перед событием. Во-вторых, в пределах постоянного участка обитания варан способен определить место своего нахождения относительно объектов, находящихся вне его прямого восприятия, опираясь только на ориентиры, видимые с данного места, в отсутствие информации о маршруте, который его в это место привел. В-третьих, варан способен к прокладке сравнительно прямого пути из точки своего нахождения к известному ему (посещавшемуся ранее) месту/объекту, находящемуся за пределами его прямого восприятия. Тот факт, что дальние маршруты между двумя фрагментами участка могут не повторяться, и при этом могут быть разнесены за пределы видимости один от другого (рис. 5, 6), позволяет предполагать, что варан способен прокладывать новые маршруты.

Прокладка нового маршрута подразумевает представление о цели (Цукерман и др., 2014) и, как минимум, представление о направлении, ведущем к цели. Одним из методов определения направления может служить так называемая интеграция пути (path integration или dead reckoning) – непрерывная в ходе перемещения суммация кинестетической (проприоцептивной) информации, в результате чего животное сохраняет представление о направлении на исходную точку перемещения (Barlow, 1964; O'Keefe, Nadel, 1978; Etienne et al., 1996; McNaughton et al., 2006) и, возможно, о расстоянии до этой точки. Логично предположить, что "исходной точкой" может являться любая "заслуживающая внимания" точка траектории, например точка, в которой животное обнаруживает высокую концентрацию корма.

Насколько концепция интеграции пути адекватна поведению варана? В большинстве случаев от момента, когда варан покинул то или иное место, до того, как он начал целенаправленное движение к этому же месту, могут пройти недели, иногда месяцы, а в случае посещения удаленных участков с сезонной концентрацией ресурсов или места встреч с партнером может пройти полный год. За этот период животное проходит десятки, иногда сотни километров по весьма замысловатой траектории. Интеграция пути, в ее классическом виде, в таких обстоятельствах вряд ли возможна. В частности, потому, что при использовании только кинестетической информации, при увеличении протяженности и сложности траектории происходит лавинообразное накопление ошибок (Etienne et al., 1996).

Гораздо точнее направление на исходный пункт определяется при наличии визуальных ориентиров (Etienne et al., 1996), что наводит на мысль о другом способе прокладки нового прямого пути, связанном с понятием ментальной

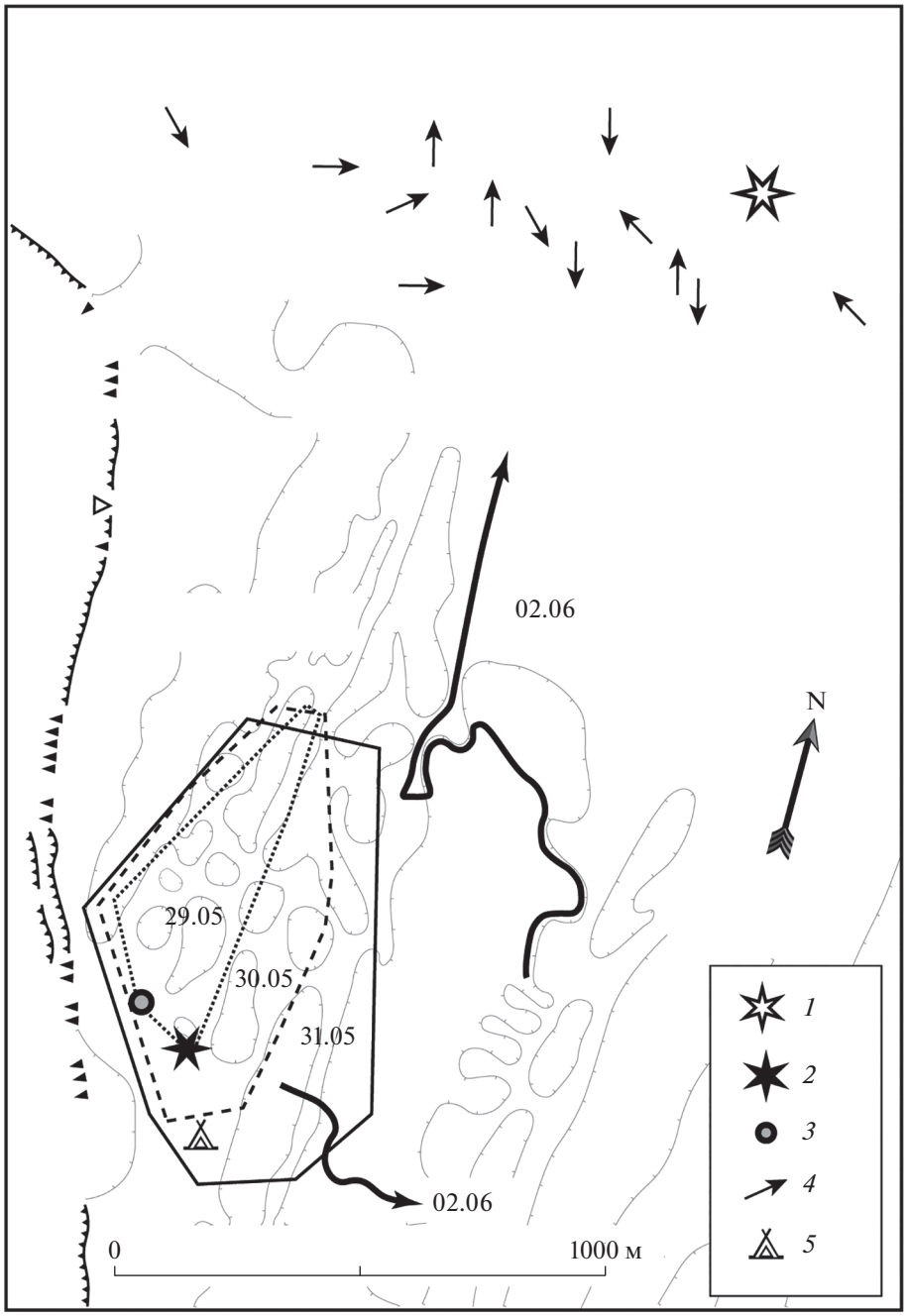

Рис. 7. Последовательное увеличение обследуемого пространства (оконтурено методом выпуклого многоугольника) самцом М-64 после выпуска в незнакомой местности, и отслеженная часть его траектории в день ухода на постоянный участок обитания: *1* – место поимки (27.05.1992); *2* – место выпуска (28.05.1992); *3* – место ночевок; *4* – встречи следов М-64 во второй половине 1992 г. после событий, отраженных на карте-схеме, и далее в 1993 г. (стрелки указывают направление следа); *5* – лагерь.

(когнитивной) карты (Tolman, 1948; O'Keefe, Nadel, 1978). В этом случае основой для прокладки пути является не столько кинестетическая информация, как информация топографическая – представление о взаиморасположении ориентиров и ассоциированных с ними биологически значимых объектов. Одной из основ формирования ментальной карты, очевидно, является так называемое латентное обучение (latent learning) – обучение в ходе перемещений, не связанных с внешним подкреплением. Эксперименты на млекопитающих показывают, что животное, имевшее возможность свободного перемещения в лабиринте, впоследствии, после помещения в лаби-

ринт приманки, формирует кратчайший путь к месту ее нахождения после первого предъявления, в отличие от животного, такой возможности не имевшего (Tolman, 1948).

Рассмотрим с этой точки зрения поведение варана, выпущенного в незнакомой местности. Животное явно испытывает стресс, о чем свидетельствует, в частности, нехарактерный для рутинных перемещений аллюр – рысь. Стресс стимулирует ознакомительное поведение и интенсифицирует выделение среди окружения контрастных объектов (ориентиров) и их запоминание (Tolman, 1948). В нашем случае это, вероятно, в первую очередь ориентиры, связанные с убежищем. При этом передвижение по замкнутой траектории позволяет увидеть эти ориентиры с разных ракурсов. Способность распознавания объекта с разных ракурсов является одним из необходимых условий для прокладки новых маршрутов и инверсии пройденного маршрута (O'Keefe, Nadel, 1978; Bennett, 1996). В случае неизбежного временного исчезновения из поля зрения ассоциированных с убежищем ориентиров, интеграция пути позволяет запоминать другие контрастные объекты, лежащие в направлении убежища. Видимое смещение различных ориентиров относительно друг друга (параллакс) дает возможность животному оценить расстояние между ними (Walk, 1965). Поэтапное расширение обследуемой территории включает в схему все новые и новые ориентиры, в том числе, возможно, связанные не только с убежищем, но и с местом расположения каких-то других "возбуждающих" объектов[2]. Таким образом, поведение варана в незнакомой местности, резко отличное от рутинного, можно интерпретировать как латентное обучение, как поведение, способствующее эффективному формированию аллоцентрической (sensu Меньшикова и др., 2018) мозаичной (Чернецов, 2016) ментальной карты. При этом интеграция пути является не столько методом навигации непосредственно, сколько одним из инструментов "топографической съемки", возможно, наряду с оценкой расстояний на основе параллакса[3]. Тесная взаимосвязь процессов обработки визуальной и кинестетической информации подтверждается экспериментами на млекопитающих (Laptev, Burgess, 2019).

В заключение можно сказать, что поведение варана хорошо объясняется при принятии гипотезы о существовании у него аллоцентрической мозаичной ментальной карты, при этом способность варана к решению навигационных задач в целом сопоставима с аналогичными способностями млекопитающих. У млекопитающих за нейронную репрезентацию пространства ответственны гиппокампальная формация и неокортекс (Moser et al., 2014), а за формирование эпизодической памяти еще и гипоталамически-гипофизарная область (Aggleton et al., 2010). У Lepidosauromorpha эти структуры отсутствуют, однако зоны, гистологически сходные и, вероятно, гомологичные этим структурам, у них есть, хотя и в существенно ином анатомическом исполнении (Northcutt, 1978; Butler, Molnar, 2002; Дзержинский, 2005; Tosches et al., 2018). Развитие исследований навигации ящериц, в том числе нейробиологических, позволит, быть может, ответить на вопрос – каким образом сходные когнитивные задачи решаются на различном морфологическом субстрате.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор рад случаю выразить свою благодарность лицам, принимавшим участие в полевых работах и обработке материала – Ю.Г. Меньшикову, В.А. Черлину, Е.Ю. Целлариус, А.М. Захарову, А.М. Мурашеву, С.Г. Давтяну, А.В. Громову и Э.Ю. Портнову. Также я глубоко признателен за консультации и помощь в организации полевых работ В.А. Черлину, С.А. Шепилову, Т.К. Кадырову, К.Н. Джанкараеву, Н.Б. Ананьевой, Г.В. Колонину и В.М. Макееву.

Работы выполнены при финансовой поддержке Госкомприроды СССР и Узбекского Зоокомбината (директор Р.С. Зияев), а после распада СССР – за счет добровольных пожертвований АО Фирма ЛИКО (С.З. Абдрахманов, С.В. Власов), МП Алга-Эко (С.В. Цветков) и ТОО Бином (Е.Н. Романова, Ю.И. Иванов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дзержинский Ф.Я., 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект-Пресс. 320 с.

Иваницкий В.В., 1989. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоологический журнал. Т. 68. № 4. С. 83–93.

Крушинский Л.В., 1977. Биологические основы рассудочной деятельности. М: Издательство МГУ. 272 с.

Меньшикова Г.Я., Савельева О.А., Ковязина М.С., 2018. Оценка успешности воспроизведения эгоцентрических и аллоцентрических пространственных репрезентаций при использовании систем виртуальной реальности // Национальный психологический журнал. Т. 30. № 2. С. 113–122.

[2] Поведение опытного человека, осваивающего незнакомую местность в условиях открытого ландшафта, практически идентично поведению варана.

[3] Необходимо иметь в виду, что как для навигации, так и для "топографической съемки" возможно также использование вараном поляризационного компаса (sky twilight compass). У многих ящериц, и у варана в том числе, хорошо развит пинеальный глаз – орган, способный воспринимать поляризацию света (Beltrami et al., 2010). Существуют экспериментальные данные, подтверждающие наличие у отдельных видов ящериц поляризационного компаса и использование его для ориентирования (Adler, 1986; Beltrami et al., 2010).

Суханов В.Б., 1968. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод. Л.: Наука. 225 с.

Целлариус А.Ю., 2011. Социальные отношения у Squamata: подходы к изучению // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. СПб.: Русская коллекция. С. 293–303.

Целлариус А.Ю., Меньшиков Ю.Г., 1995. Устройство гнездовых нор и охрана кладки самками серого варана // Зоологический журнал. Т. 74. № 1. С. 119–129.

Цукерман В.Д., Харыбина З.С., Кулаков С.В., 2014. Математическая модель пространственного кодирования в гиппокампальной формации. II. Нейродинамические корреляты ментальных траекторий и проблема принятия решений // Математическая биология и биоинформатика. Т. 9. № 1. С. 216–256.

Чернецов Н.С., 2016. Ориентация и навигация мигрирующих птиц // Зоологический журнал. Т. 95. № 2. С. 128–146.

Adler K., 1986. Orientation mechanisms in a Desert Lizard, *Uma notata* // Studies in Herpetology, Proceedings of the European Herpetological Meeting, Prague, August 19–23, 1985. Prague. P. 583–588.

Aggleton J.P., O'Mara S.M., Vann S.D., Wright N.F., Tsanov M., Erichsen J.T., 2010. Hippocampal–anterior thalamic pathways for memory: uncovering a network of direct and indirect actions // European Journal of Neuroscience. V. 31. P. 2292–2307.

Auffenberg W., 1981. The behavioral Ecology of the Komodo Monitor. Gainesville: University of Florida Book. 406 p.

Barlow G.S., 1964. Inertial Navigation as a Basis for Animal Navigation // Journal Theoretical Biology. № 6. P. 76–117.

Bauwens D., Diaz-Uriarte R., 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study // American Naturalist. V. 149. № 1. P. 91–111.

Beltrami G., Bertolucci C., Parretta A., Petrucci F., Foà A., 2010. A sky polarization compass in lizards: the central role of the parietal eye // Journal Experimental Biology. V. 213. P. 2048–2054.

Bennett A.T.D., 1996. Do animals have cognitive maps? // Journal Experimental Biology. V. 199. P. 219–224.

Butler A.B., Molnar Z., 2002. Development and evolution of the collopallium in amniotes: A new hypothesis of field homology // Brain Research Bulletin. V. 57. № 3/4. P. 475–479.

Buzsáki G., Moser E., 2013. Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system // Nature Neuroscience. V. 16. № 2. P. 130–138.

Etienne A.S., Maurer R., Séguinot V., 1996. Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks // Journal Experimental Biology. V. 199. № 1. P. 201–209.

Evans L.T., 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata* // American museum novitates. V. 1493. P. 1–26.

Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A., 2003. The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms // Lizard social behavior. Baltimor and London: The Johns Hopkins University Press. P. xi–xiv.

Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M.-B., Moser E.I., 2005. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex // Nature. V. 436. P. 801–806.

Hertz P.E., Huey R.B., Garland Th. Jr., 1988. Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance: are reptiles olympians or boy scouts? // American Zoologist. V. 28. № 3. P. 927–938.

Laptev D., Burgess N., 2019. Neural Dynamics Indicate Parallel Integration of Environmental and Self-Motion Information by Place and Grid Cells // Frontiers Neural Circuits. 20 p. https://doi.org/10.3389/fncir.2019.00059

McNaughton B.L., Battaglia F.P., Jensen O., Edvard I., Moser E.I., Moser M.-B., 2006. Path integration and the neural basis of the cognitive map // Nature Reviews. Neuroscience. V.7. P. 663–678. https://doi.org/10.1038/nrn1932

Moser E.I., Roudi Y., Witter M.P., Kentros C., Bonhoeffer T., Moser M.-B., 2014. Grid cells and cortical representation // Nature Reviews. Neurosciens. V. 15. P. 466–481.

Northcutt R.G., 1978. Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance // Greenberg N., McLean P.D. (Eds). Behavior and Neurology of Lizards. Rockville, Maryland: U.S. National Institute Mental Health. P. 11–64.

O'Keefe J., Nadel L., 1978. The hippocampus as a cognitive map. Oxford University Press. 570 p.

Rand A.S., Rand W.M., 1978. Display and dispute settlement in nesting iguanas // Greenberg N., MacLean P.D. (Eds). Behavior and Neurology of Lizards. Rockville, Maryland: U.S. National Institut Mental Health. P. 245–251.

Regal Ph.J., 1983. The adaptive zone and behavior of lizards // Huey R.B., Pianka E.R. and Schoener T.W. (Eds). Lizard Ecology. Harvard University Press. P. 105–118.

Samuel M.D., Pierce D.J., Garton E.O., 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range // Journal Animal Ecology. V. 54. № 3. P. 711–719.

Tolman E.C., 1948. Cognitive maps in rats and men // Psychological Review. V. 55. № 4. P. 189–208.

Tosches M.A., Yamawaki T.M., Naumann R.K., Jacobi A.A., Tushev G., Laurent G., 2018. Evolution of pallium, hippocampus, and cortical cell types revealed by single-cell transcriptomics in reptiles // Science. V. 360. I. 6391. P. 881–888.

Tsellarius A.Yu., Men'shikov Yu.G., 1994. Indirect communication and its role in the formation of social structure in *Varanus griseus* // Russian Journal of Herpetology. V. 1. № 2. P. 121–132.

Tsellarius A.Yu., Men'shikov Yu.G., Tsellarius E.Yu., 1995. Spacing pattern and reproduction in *Varanus griseus* of Western Kyzylkum // Russian Journal of Herpetology. V. 2. № 2. P. 153–165.

Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu., 1996. Courtship and mating in *Varanus griseus* of Western Kyzylkum // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 2. P. 122–129.

Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu., 1997. Behavior of *Varanus griseus* during encounters with conspecifics // Asiatic Herpetological Research. V. 7. P. 108–130.

Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu., Men'shikov Yu.G., 1997. Notes on the diet and foraging of *Varanus griseus* // Russian Journal of Herpetology. V. 4. № 2. P. 170–181.

Tsellarius A.Yu., Cherlin V.A., 1991. Individual identification and new method of marking of *Varanus griseus* in field conditions // Herpetological researches, 1. Leningrad: LISS. P. 104–118.

Walk R.D., 1965. The study of visual depth and distance perception in animals // Advances in the study of behavior. V. 1. P. 99–154. https://doi.org/10.1016/s0065-3454(08)60057-1

NOTES ON THE SOLUTION OF NAVIGATION PROBLEMS BY THE DESERT MONITOR (*VARANUS GRISIUS*, REPTILIA, SAURIA) IN A NATURAL ENVIRONMENT

A. Yu. Tsellarius*

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

**e-mail: ale5386@yandex.ru*

Field observations testify that *Varanus griseus* is able to memorize the place of a single event, and to purposefully return to that place after weeks or months not following the same route used just before the event. It is also able to localize its place being deprived of information of the route that led it to the place, obviously being capable of plotting the shortest way from any place of its home range to another place located far beyond the limits of its direct sensory perception. Functional blocks of a monitor's home range can be spaced at a distance of up to 10 km. Transitions between blocks are performed every time using a new or partly new route, the distance between the routes amounting to up to 2 km. Navigation is apparently based on a system of visual landmarks. Our observations agree well with the hypothesis that suggests the existence in the Desert Monitor of an allocentric mosaic mental map, with path integration probably serving as one of the tools of mapping rather than a tool of navigation.

Keywords: lizard, cognitive map, path integration

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1236–1261

УДК 598.279(4/5)

Памяти профессора Людвика Томялойца посвящается

РОЛЬ ХИЩНИКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ. 1. КТО ПРЕУСПЕВАЕТ В ОСВОЕНИИ УРБОЛАНДШАФТОВ?

© 2021 г. Н. С. Морозов*

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

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

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

Урбанизация привела к формированию специфических, зачастую “сверхплотных” городских популяций у целого ряда видов диких птиц и млекопитающих. До начала 20-го века число таких видов оставалось небольшим, внушительной численности в городах достигали лишь некоторые полные синантропы и немногие частичные синантропы. Однако со второй его трети городские популяции стали возникать у неуклонно возрастающего числа видов, которые прежде либо вообще не проявляли склонности к синантропии, либо населяли сельский ландшафт. Ценотические аспекты этого процесса, впоследствии названного синурбизацией, пока изучены довольно слабо. Есть мнение, что для птиц изначально одним из ведущих факторов экологического высвобождения в урболандшафтах является ослабленный прессинг хищников. Однако эту точку зрения разделяют далеко не все специалисты. Цель данной серии сообщений – проанализировать представления о роли хищников в освоении птицами городской среды. Настоящее сообщение посвящено краткому рассмотрению категорий и состава видов-урбанистов, критериев синурбизации и предполагаемых экологических механизмов формирования в городах сверхвысоких локальных плотностей гнездования. В освоении городских ландшафтов достигли успеха представители многих отрядов и семейств, морфологических типов и экологических групп, занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разными уровнями пластичности поведения, социальности и т.п. Среди синурбистов последних 4–5 десятилетий немало хищников. Некоторые из них, в первую очередь птицы-орнитофаги, достигают в городах не только высокой плотности населения, но и высоких показателей успешности размножения. Высокие локальные плотности населения у синурбистов, в отличие от таковых у полных синантропов, вряд ли можно интерпретировать как следствие пониженного видового богатства и заполнения отдельными видами-урбанистами “экологического вакуума”. В большинстве своем, синурбисты многочисленны не в сплошной застройке, а на природных и озелененных городских территориях, которые характеризуются внушительным набором видов, так что нет оснований говорить о конкурентном высвобождении. Гипотеза увеличения плотности “в кредит” выглядит правдоподобной также главным образом в отношении полных синантропов, да и то не всех. Остается непонятным, почему появлению и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе потенциальных конкурентов, не препятствуют те ценотические факторы, которые в природных ландшафтах удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях.

Ключевые слова: птицы, урбанизация, синурбизация, синурбисты, межвидовые взаимодействия, прессинг хищничества, парадокс хищничества, экологическое высвобождение

DOI: 10.31857/S004451342111009X

В последние два–три десятилетия резко усилился интерес к антропогенным преобразованиям, особенно к урбанизации ландшафтов как одной из главных причин глобальной трансформации биоты и структуры экологических сообществ (McDonnell, 2011). Число видов, успешно осваивающих пригородные и городские ландшафты, продолжает возрастать (Luniak, 2004, 2009; Urban carnivores ..., 2010; Francis, Chadwick, 2011; Alberti et al., 2017; Urban raptors ..., 2018 и др.). Исследование этого процесса и его экологических последствий и прежде считалось актуальным. Однако сейчас оно приобрело еще большее значение, буквально выдвинулось на передний план наряду

с такими направлениями, как изучение биологических инвазий, явления гомогенизации биоты и последствий влияния на живую природу климатических изменений.

Продолжительность истории города, в широком понимании, оценивается в 7–7.5 тысячелетий (Pedersén et al., 2010; Elmqvist et al., 2013). У некоторых видов птиц и млекопитающих своеобразные городские популяции существуют издавна (см., например, Møller et al., 2012; Tomiałojć, 2017; Negro et al., 2020). Однако до недавнего времени число таких видов оставалось небольшим. Высокой плотности населения в городах в период размножения достигали главным образом представители так называемых полных, или настоящих синантропов, а также немногие частичные синантропы (по: Исаков, 1969). Однако с 19-го и особенно со второй трети 20-го столетий процесс быстрого формирования своеобразных городских группировок – так называемая синурб(ан)изация – охватил значительное число видов (Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005).

Орнитологов в первую очередь заинтересовало, возникают ли поселения вида в разных городах независимо друг от друга, т.е. преимущественно из местных не городских особей, или главным образом в результате дальней дисперсии птиц, появившихся на свет в других городах, а в некоторых случаях также благодаря преднамеренному или непреднамеренному расселению человеком (Koskimies, 1956; Гладков, 1958; Erz, 1966; Tomiałojć, 1985, 2017; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2006; Rutz, 2008; Evans et al., 2009, 2010; Edelaar et al., 2015; Mueller et al., 2018 и др.). Синэкологическим аспектам образования городских популяций уделялось меньше внимания. Почему формированию и длительному существованию в городах поселений с повышенной плотностью (иногда единовременно у нескольких близкородственных, экологически сходных видов), например в крупных городских лесопарках (Morozov, 2009), не препятствуют те ценотические факторы, которые в природных ландшафтах удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях? Как рост плотности населения видов-урбанистов сказывается на остальных видах, на видовом разнообразии городских таксоценов?

Факторы, вовлеченные в процесс освоения дикими животными городов, можно условно разделить на три группы (Tomiałojć, 1985): 1) препятствующие заселению, отпугивающие от города (например: различные формы неофобии); 2) порождающие популяционное давление извне и, таким образом, обеспечивающие так называемое пассивное заселение урболандшафта (например: дисперсия, миграции, конкуренция вне города); 3) привлекающие в город, стимулирующие его “активное” заселение.

Под факторами третьей группы обычно подразумевается наличие дополнительных ресурсов, в первую очередь антропогенных кормов, которые особенно важны в холодное время года, и дополнительных возможностей, например, возникающих благодаря появлению обширных незамерзающих участков на реках и водоемах в средних и высоких широтах. К этой же группе факторов относится и возможное ослабление в городах, по сравнению с негородскими ландшафтами, некоторых негативных межвидовых воздействий. Среди последних чаще других обсуждается хищничество (Tomiałojć, 1982; Haskell et al., 2001; Koenig et al., 2002; Shochat, 2004; Jokimäki et al., 2005; Ausprey, Rodewald, 2011; Møller, 2011, 2012; Rodewald et al., 2011; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Díaz et al., 2013; Bonnington et al., 2015; Rebolo-Ifrán et al., 2017; Vincze et al., 2017; Eötvös et al., 2018 и др.).

В природе именно нападение хищников является самой частой причиной гибели яиц и птенцов в гнездах большинства видов птиц, особенно некрупных размеров (Nice, 1957; Мальчевский, 1959; Ricklefs, 1969; Nilsson, 1984; Klett et al., 1988; Martin, 1992, 1993; Donovan et al., 1995; Wesołowski, Tomiałojć, 2005; Thompson, 2007; Paclík et al., 2009; Pieron, Rohwer, 2010 и др.). Зачастую нападение хищников превалирует и среди причин гибели слетков (Anders et al., 1997; King et al., 2006; Ausprey, Rodewald, 2011; Streby et al., 2016 и др.). Существенное увеличение репродуктивных потерь из-за усиления прессинга со стороны хищников и буроголового коровьего трупиала (*Molothrus ater*) вследствие фрагментации исконных местообитаний считается одной из главных, если не основной, причин сокращения численности многих видов воробьиных птиц, особенно тропических мигрантов, в восточных областях Северной Америки (Donovan et al., 1995; Robinson et al., 1995; Newton, 2004; Thompson, 2007). Неудивительно, что идея, согласно которой плотность населения видов-урбанистов повышена в городах во многом благодаря ослаблению пресса хищничества, в первую очередь – вследствие отсутствия ряда ключевых видов хищников, особенно активно обсуждалась применительно к птицам (Tomiałojć, 1980, 1982, 1994; Gering, Blair, 1999; Fischer et al., 2012; Rebolo-Ifrán et al. 2017; Eötvös et al., 2018 и др.). Впрочем, всего несколько десятилетий тому назад мнение о лимитирующей роли хищничества, значительности его воздействия на динамику численности видов-жертв и структуру сообществ птиц было гораздо менее популярным (например, Newton, 1993, 1998), чем в последнее время (Tomiałojć et al., 1984; Martin, 1992, 1993, 2011; Zanette et al., 2003, 2011; Wesołowski, 2007; Cresswell, 2008; Fischer et al., 2012; Clinchy et al.,

2013 и др.). Эта непопулярность существовала, вероятно, со времени выхода в свет обзора Эррингтона (Errington, 1946, 1946a), полагавшего, что хищники позвоночных животных практически не влияют на численность видов-жертв, поскольку изымают “обреченный избыток” особей, и книги Лэка (Lack, 1954), считавшего, что продуктивность размножения птиц определяется почти исключительно обеспеченностью пищей.

Цель данной серии сообщений – проанализировать представления о роли хищников в формировании специфических популяций птиц в урбанизированных ландшафтах. В ее рамках слово “хищники” будет употребляться не в общеэкологическом смысле, а только в отношении тех животных, которые для пропитания охотятся на наземных позвоночных, в частности на птиц, а также/или добывают их птенцов и яйца. Этот термин не будет использоваться применительно, например, к насекомоядным птицам. По отношению к таким группам, как, например, врановые птицы и чайки, для которых охота на наземных позвоночных является лишь одним из способов (причем обычно – не основным) добывания корма, иногда будет применяться понятие “неспециализированные хищники”, для противопоставления (более) специализированным хищникам (соколообразным, совам, кошачьим и т.п.).

Настоящее сообщение посвящено краткому рассмотрению категорий урбанистов, критериев синурбизации, состава видов-урбанистов и предполагаемых экологических механизмов формирования у них сверхвысоких локальных плотностей гнездования. Во втором сообщении обсуждаются альтернативные гипотезы об ослаблении и усилении прессинга хищников в урболандшафтах, оценивается степень их обоснованности фактическими данными (Морозов, 2021), в третьем – предпринята попытка ответить на вопрос, являются ли городские популяции хищников труднопреодолимым препятствием для формирования и дальнейшего существования (сверх) плотных популяций видов-жертв (Морозов, 2022). В четвертом, заключительном сообщении обсуждаются причины так называемого парадокса хищничества в городах (Морозов, 2022a). Этим термином в последнее время обозначают явление повышенной плотности населения и довольно высокой успешности размножения видов-жертв в условиях высокой плотности населения и внушительного видового богатства хищников (Shochat, 2004; Fischer et al., 2012; Stracey, Robinson, 2012; Rodewald, Gehrt, 2014 и др.).

Поскольку перечень хищников, добывающих птиц, и перечень жертв, добываемых хищными птицами, не ограничиваются птицами, да и специфические городские популяции возникают не только у птиц, при обсуждении многих вопросов автор привлекает сведения и о других наземных позвоночных, главным образом о млекопитающих. Разумеется, под хищничеством в работе подразумевается истинное хищничество, которое сопровождается гибелью жертвы сразу или вскоре после успешного нападения на нее (Бигон и др., 1989). При этом из числа рассматриваемых явлений не исключаются и так называемые нелетальные эффекты истинного хищничества (Lima, Dill, 1990; Stankowich, Blumstein, 2005; Cresswell, 2008; Møller, 2011; Zanette et al., 2011; Clinchy et al., 2013; Díaz et al., 2013 и др.). К сожалению, информации о проявлениях и степени специфичности таких эффектов на урбанизированных территориях пока немного.

Разные формы прямого воздействия человека на биологические виды обычно обсуждают в ряду с другими антропогенными факторами, обособляя их от прочих межвидовых взаимодействий. Во 2-м сообщении данной работы сделано исключение: помещен небольшой раздел, посвященный преследованию животных человеком (Морозов, 2021). С долей условности, этот прессинг можно трактовать как специфическую форму отношений типа “хищник–жертва”. Однако жертвами охоты с применением современных средств, истребления с иными целями или отлова, по всей видимости, могут гораздо чаще, чем жертвами хищных животных, становиться не ослабленные, а сильные, жизнеспособные особи.

В некоторых областях Земного шара яйца и птенцов многих видов воробьиных птиц уничтожают не только собственно хищники, но и облигатные гнездовые паразиты – представители разных родов кукушковых (Cuculidae, Cuculiformes) и коровьи трупиалы (род *Molothrus*, Icteridae, Passeriformes) (Arcese et al., 1996; Нумеров, 2003; Hoover, Robinson, 2007; Guppy et al., 2017 и др.). Краткие сведения о “хищничестве” гнездовых паразитов приводятся нами во 2-м сообщении. В отсутствие фото/видео наблюдений точно установить разорителя по “почерку” в каждом конкретном случае, как правило, невозможно. Вероятно поэтому в американских работах, в том числе по городской тематике, репродуктивные потери из-за гнездового паразитизма коровьих трупиалов зачастую оценивались наряду с потерями из-за хищничества. Традиция рассматривать этих птиц в ряду других разорителей сохраняется и в публикациях последних десятилетий, даже когда в них анализируются видеонаблюдения за гнездами (Thompson, 2007; Rodewald et al., 2011; DeGregorio et al., 2016; Kearns, Rodewald, 2017 и др.). При использовании литературных сведений о репродуктивных потерях в городских и негородских ландшафтах Нового Света и ряда других областей Земного шара необходимо помнить об этом обстоятельстве.

У КОГО ПОВЫШЕНА ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ В ГОРОДСКИХ БИОТОПАХ?

Как известно, у значительного числа видов диких животных локальная плотность населения в репродуктивный и другие периоды годового цикла достигает наибольших значений в биотопах трансформированных человеком ландшафтов (Дроздов, 1967; Исаков, 1969; Владышевский, 1975; Tomiałojć et al., 1984; Bezzel, 1985; Flade, 1994; Raptors ..., 1996; Тихонова и др., 2012 и др.). У некоторых видов максимальные показатели отмечены на урбанизированных территориях (Tomiałojć, Profus, 1977; Благосклонов, 1981; Класнитцер, 1990; Tomiałojć, 1998; Marzluff, 2001; Luniak, 2004, 2009; Chace, Walsh, 2006; Urban carnivores ..., 2010; Hedblom, Söderström, 2010; Суров и др., 2011; Francis, Chadwick, 2011; Møller et al., 2012; Rodewald, Gehrt, 2014; Šálek et al., 2015; de Andrade, 2019 и др.).

Основные термины. В данной серии сообщений понятие “синантроп” употребляется в широкой трактовке. Вслед за Исаковым (1969), *синантропами* автор называет дикие виды животных, приспособившиеся к обитанию в новых, создаваемых человеком условиях, которые сильно отличаются от природных. *Полными*, или *настоящими синантропами* именуются виды, утратившие способность к существованию (по всему ареалу или в какой-либо обширной его части) вне антропогенных ландшафтов, *частичными синантропами* – виды, более многочисленные в антропогенных ландшафтах, чем в естественных.

Синурбистами называют тех частичных синантропов, которые в той или иной части ареала особенно преуспели (во всяком случае – в период размножения) в заселении биотопов именно городского ландшафта (Andrzejewski et al., 1978; Luniak, 2004, 2009; Francis, Chadwick, 2011 и др.), о чем подробнее сказано ниже. Виды, не выказывающие явного предпочтения современным городам по сравнению с сельскими населенными пунктами (преимущественно, они относятся к полным синантропам), к синурбистам причислять не принято (Luniak, 2004). В наименее строгом смысле используется в данной работе понятие “*урбанист*” – в отношении любого вида, освоившего те или иные биотопы города.

Городские популяции. Этот термин, особенно часто употребляемый по отношению к птицам и млекопитающим (Erz, 1966; Дроздов, 1967; Божко, 1971; Гладков, Рустамов, 1975; Благосклонов, 1981; Tomiałojć, 1985; Вахрушев, 1988; Luniak, 2004; Rutz, 2008; Evans et al., 2009 и др.), нуждается в комментариях. В принципе, не только допустимо, но и логично использовать его для обозначения любой популяции, обитающей в экологических границах города, не придавая никакого значения сверх этого (Гришанов, 2011). Однако многие исследователи вкладывают в него дополнительный смысл, подразумевают наличие у городских популяций тех или иных специфических черт и/или функциональных связей с элементами собственно городской среды. На примере гнездящихся птиц Калининграда Гришанов (2011) предложил простое и удобное подразделение на три категории: формально городские, условно городские и специализированные городские популяции. Критериями для отнесения к одной из этих категорий служат, в совокупности, степень поведенческой толерантности особей к человеку, превышение плотности гнездования в городских биотопах над таковой в природных ландшафтах, использование антропогенных элементов ландшафта и тенденция к оседлости с той оговоркой, что последний критерий применим не ко всем видам. “Условно городские” и “специализированные городские” популяции характеризуются, в числе прочего, повышенными (первые – не всегда намного, вторые – на порядок или более) плотностями гнездования в конкретном городе по сравнению с типичными природными местообитаниями.

Далее, говоря о специфических городских популяциях, автор будет подразумевать, как правило, одну из последних двух категорий видов – с повышенными локальными плотностями в урболандшафтах. Однако это понятие все же употребляется нами и по отношению к тем городским группировкам, особям которых свойственны высокая толерантность к человеку и регулярное использование антропогенных элементов ландшафта, но локальные плотности населения которых не превышают или несколько ниже максимальных показателей, зафиксированных на загородных территориях. Зачастую, имеющихся данных и даже экспертных суждений оказывается явно недостаточно для принятия решений о соотношениях плотностей (см. также ниже о колониальных видах).

Группы видов-урбанистов. Виды птиц, у которых образовались сверхплотные городские популяции, в большинстве своем могут быть отнесены, с той или иной долей условности, к следующим трем группам.

Несколько видов, например сизый голубь (*Columba livia* f. *domestica*) и домовый воробей (*Passer domesticus*), являются представителями группы настоящих, или полных синантропов (по: Исаков, 1969, см. также Тихонова и др., 2012). Реализовав поведенческий, экологический и эволюционный “багаж”, накопленный ими на протяжении многих столетий или тысячелетий обитания в населенных пунктах (Møller et al., 2012; Tomiałojć, 2017 и ссылки в последней работе), они не просто органично “вписались” в условия современного урболандшафта, а преуспели в нем.

Длительную историю обитания непосредственно в поселениях человека – от нескольких столетий до тысячелетий – имеют и отдельные представители группы частичных синантропов, такие как степная пустельга (*Falco naumanni*), черный стриж (*Apus apus*), галка (*Corvus monedula*), полевой воробей (*Passer montanus*) (Носков, 1981; Møller et al., 2012; Negro et al., 2020). Эти виды достигли высоких плотностей гнездования в городах, но местами по-прежнему населяют, формируя, по-видимому, не менее плотные поселения, также сельские, а некоторые виды – и природные ландшафты.

В последние десятилетия особый интерес у специалистов вызывают так называемые синурб(ан)исты – местные и чужеродные, в том числе интродуцированные виды, освоившие города, зачастую – лишь природные и озелененные территории городов, сравнительно недавно и при этом продолжающие обитать на не урбанизированных территориях (Luniak, 2004, 2009; Francis, Chadwick, 2011)[1]. В настоящее время их также следует считать частичными синантропами в том смысле, который вкладывал в последнее понятие Исаков (1969). Всего несколько десятилетий, максимум 1.5–2 столетия тому назад эты виды либо вообще не проявляли синантропных наклонностей, либо населяли главным образом сельский ландшафт. Многих можно было назвать урбофобами. Однако затем в некоторых частях ареалов их отношение к городу стало меняться. Сначала они переставали его избегать, а затем наращивали численность, в итоге достигая в некоторых биотопах городов, в первую очередь на сохранившихся природных территориях или в их антропогенных аналогах, более высоких локальных плотностей гнездования, чем в своих исконных местообитаниях. Термин “синурбисты” обычно употребляется по отношению к высшим наземным позвоночным (Andrzejewski et al., 1978; Gliwicz et al., 1994; Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005; Birnie-Gauvin et al., 2016), но некоторые биогеографы готовы применять его также к животным других таксонов и растениям (Francis, Chadwick, 2011).

Примеры видов птиц и млекопитающих, которые могут быть отнесены к синурбистам в тех или иных регионах Европы, приведены в табл. 1. Полный перечень для Московского региона представлен в третьем сообщении (Морозов, 2022). Одна из самых впечатляющих европейских иллюстраций феномена синурбизации – недавно произошедшее и продолжающееся освоение целого ряда городов, в первую очередь Берлина, кабаном (*Sus scrofa*) (Podgórski et al., 2013; Stillfried et al., 2017; Castillo-Contreras et al., 2018 и др.). Северная Америка дала не менее удивительные примеры формирования сверхплотных городских популяций, в том числе у парнокопытных и хищных млекопитающих (Adams et al., 2005; Ditchkoff et al., 2006; Urban carnivores ..., 2010; Bateman, Fleming 2012; Šálek et al., 2015), например у белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) (Swihart et al., 1995; Adams et al., 2005; McCance, Baydack, 2018), енота-полоскуна (*Procyon lotor*) и койота (*Canis latrans*) (Gehrt, 2004; Urban carnivores ..., 2010 и др.).

Вместе с тем даже города сопоставимой площади, расположенные в сходных природных условиях, предоставляют не одинаковые возможности для синурбизации диких животных, поскольку находятся в странах и регионах, различающихся историей, культурой, уровнем экономического развития, законодательством и практикой землепользования, а также отношением жителей к объектам живой природы (см., например, Clucas, Marzluff, 2012; Kumar et al., 2014). Более того, и в пределах сравнительно небольших областей заселение видом разных городов может происходить весьма неравномерно. У некоторых видов-урбанистов, например у степной пустельги и вяхиря, особи городских популяций в поисках полноценных кормов зачастую бывают вынуждены регулярно летать за город. Поэтому возможность их гнездования в том или ином городе зависит от наличия в пригородах кормовых биотопов и расстояния до них (Tomiałojć, 1976, 1980; Negro et al., 2020). Даже у вяхиря и черного дрозда, которые начали осваивать западноевропейские урболандшафты еще в первой половине 19-го века, специфические городские популяции существуют пока лишь в некоторых частях видового ареала (Tomiałojć, 1976; Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Evans et al., 2010).

Критерии синурбизации. Именно повышенная, сверхвысокая плотность населения вида в городских биотопах считается главным индикатором синурбизации, хотя обычно городские группировки отличаются от негородских и другими особенностями экологии и поведения особей, а иногда также физиологии и морфологии (Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005; Francis, Chadwick, 2011; Møller et al., 2014; Birnie-Gauvin et al., 2016; Watson et al., 2017; Mueller et al., 2020 и др.). Например, у перепелятника исключительно высокие локальные плотности гнездования (свыше 1 пары/км^2) зафиксированы в последние два десятилетия прошлого века в Праге. Наименьшее

[1] Североамериканские (Blair, 1996; McKinney, 2002), а вслед за ними и многие другие англоязычные авторы в последние два десятилетия использовали иной набор понятий, который недавно подвергся конструктивной критике, было предложено его скорректировать (Rodewald, Gehrt, 2014; Fischer et al., 2015). К понятиям “настоящие синантропы” и “синурбисты” близки по смыслу соответственно “urban dependents” и “urban exploiters” в трактовке Родевальд и Герта 2014 г., однако для отнесения вида/популяции к последней категории, в отличие от категории “синурбист”, повышенная локальная плотность в городах, очевидно, не является ведущим критерием.

Таблица 1. Примеры видов птиц и млекопитающих, которые могут считаться синурбистами в тех или иных регионах Европы

Вид	Основные источники
Огарь (*Tadorna ferruginea*)	Поповкина, Зарубина, 2007; Калякин М.В. и др., 2014
Кряква (*Anas platyrhynchos*)	Engel et al., 1988; Конторщиков, 1990; Авилова, 2010
Тетеревятник (*Accipiter gentilis*)	Samoilov et al., 1995; Красная книга города Москвы, 2011; Rutz et al., 2006; Rutz, 2006, 2008
Перепелятник (*A. nisus*)	Frimer, 1989; McGrady, 1991; Воробьев, 1998; Šťastný et al., 2005; Papp, 2011; Seress, Liker, 2015; Thornton et al., 2017
Обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*)	Salvati et al., 1999; Rejt, 2001; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Kübler et al., 2005; Šťastný et al., 2005; Riegert et al., 2010; Rutkowski et al., 2010; Sumasgutner et al., 2013, 2014, 2014a; Красная книга города Москвы, 2011; Калякин М.В. и др., 2014
Вяхирь (*Columba palumbus*)	Tomiałojć, 1976, 1980, 2017; Evans et al., 2009a; Hedblom, Söderström, 2010; Лыков, 2009, 2009a; Астафьева и др., 2011
Кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*)	Tomiałojc, Stawarczyk, 2003; Evans et al., 2009a
Обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*)	Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Evans et al., 2009a
Сорока (*Pica pica*)	Luniak et al., 1997; Jerzak, 2001; Antonov, Atanasova, 2003; Лыков, 2009a, 2017; Evans et al., 2009a; Hedblom, Söderström, 2010; Сахвон, 2016; Jokimäki et al., 2017
Серая ворона (*Corvus cornix*)	Константинов и др., 1982, 2007; Грабовский, 1983; Мурашов, 1989; Корбут, 1996; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Vuorisalo et al., 2003; Hedblom, Söderström, 2010; Kövér et al., 2015; Сахвон, 2017; Tomiałojć, 2017
Черный дрозд (*Turdus merula*)	Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Tomiałojć, 1993, 1998, 2017; Flade, 1994; Gliwicz et al., 1994; Stephan, 1999; Mason, 2000, 2003; Luniak, 2004; Тельпова, 2006; Evans et al., 2009a, 2010; Hedblom, Söderström, 2010; Møller et al., 2014
Рябинник (*T. pilaris*)	Luniak, 2004; Hedblom, Söderström, 2010; Морозов, Худяков, 2016
Большая синица (*Parus major*)	Solonen, 2001; Hedblom, Söderström, 2010
Лазоревка (*P. caeruleus*)	Morozov, 2009
Зеленушка (*Chloris chloris*)	Kosiński, 2001; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Evans et al., 2009a; Hedblom, Söderström, 2010
Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*)	Harris, Rayner, 1986; Harris, Baker, 2001; Gloor et al., 2001; Wandeler et al., 2003; Pagh, 2008; Soulsbury et al., 2010; Scott et al., 2014; Šálek et al., 2015
Дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*)	Ziege et al., 2015, 2016
Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*)	Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016
Полевая мышь (*Apodemus agrarius*)	Andrzejewski et al., 1978; Babiñska-Werka et al., 1979; Gliwicz et al., 1994; Карасева и др., 1999; Суров и др., 2011

расстояние между соседними жилыми гнездами составило 150 м, в одном случае на участке 1 км × × 1.2 км были обнаружены четыре жилых гнезда. Общее количество ежегодно гнездившихся в городе пар исчислялось многими десятками (Šťastný et al., 2005). Многочисленные популяции этого ястреба сформировались также в Будапеште (~200 пар в 2007 г.) и Гамбурге, судя по всему, плотности гнездования там также выше, чем в большинстве не городских ландшафтов (источники см.: Papp, 2011; Seress, Liker, 2015). У обыкновенной пустельги в центральной части Праги средняя плотность гнездования во второй половине 1980-х гг. составляла ~3 пары/км^2 (Plesník, 1992 цит. по: Šťastný et al., 2005), в г. Ческе-Будеевице в Южной Чехии в 1999–2003 гг. – 1.1–1.2 пары/км^2 (Riegert et al., 2007), в Вене в 2010–2012 гг. – 0.9–1.2 пары/км^2 (Sumasgutner et al., 2014), в центральной части Рима в 1997 г. – 1.9 пары/км^2 (Salvati et al., 1999). Эти показатели в целом значительно превосходят оценки плотности гнездования на неурбанизированных территориях (Handbook ..., 1980; Handbuch ..., 1989; The EBCC Atlas ..., 1997; Mebs, Schmidt, 2006 и др.).

У черного дрозда в Европе в больших массивах относительно слабо нарушенных лесов плотность гнездования, как правило, не превышает 3–4 пар/10 га. В маленьких и/или сильно фрагментированных участках леса в Западной и Центральной Европе этот показатель зачастую выше – 5–24 территориальных самцов/10 га. Максимальные уровни плотности, локально до 40–70 территориальных самцов/10 га (!), выявлены на озелененных участках некоторых городов в центральной и западной частях континента и на Британских островах (Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Tomiałojć, 1993, 1998; Flade, 1994; Gliwicz et al., 1994; Stephan, 1999; Mason, 2003; Luniak, 2004; Evans et al., 2009a). У рябинника в Москве на территории МГУ на Воробьевых горах (модельная площадь 1.45 км^2) в 2013–2015 гг. плотность гнездования в апреле–мае варьировала между 15.8 и 21.0 парами/10 га, а локально превышала 10 пар/га. На ландшафтном уровне эти показатели – одни из самых высоких, видимо, рекордно высокие среди имеющихся в литературе, как для природных, так и для антропогенных биотопов из разных частей ареала вида (Морозов, Худяков, 2016). У лазоревки в Москве в заповедной дубраве Главного ботанического сада РАН в 1990-е–начале 2000-х гг. плотность доросла до 3 пар/га – беспрецедентно высокое значение для этой синицы. При этом еще и сократилась доля холостяков среди территориальных самцов (Morozov, 2009).

Следует подчеркнуть, хотя этот вопрос находится за рамками статьи, что пока имеются некоторые концептуальные неясности и практические трудности в применении понятия “синурбист”. Например, допустимо ли использовать данный термин, как и понятие специфической городской популяциии, в тех случаях, когда популяции вида в городах характеризуются явной специфичностью экологии и поведения, но при этом не отличаются повышенной плотностью? Кроме того, не унифицированы географические и временны́е принципы применения критерия повышенной плотности. Не оговорены соотношения понятий “синурбист”, “чужеродный вид”, “инвазивный вид”, “вобранные” и “приведенные” виды (Гладков, 1958; Гладков, Рустамов, 1975), и др. Например, как далеко друг от друга могут находиться сравниваемые города и негородские ландшафты, насколько обширной может быть территория, сведения о которой допустимо использовать для сравнения городских и загородных показателей плотности? Весь ареал вида? Вся область распространения в пределах данного континента? Область распространения в пределах одной природной зоны или региона? Нужно ли стремиться к тому, чтобы подход был одинаковым для чужеродных и аборигенных видов?

Если накладывать жесткие географические ограничения, местные и чужеродные виды окажутся в заведомо неодинаковых условиях. Например, для обоснования статуса интродуцированного огаря как синурбиста Москвы бессмысленно сравнивать плотность его населения с нулевыми показателями из негородских ландшафтов Подмосковья и других центральных областей европейской части России, в отличие, например, от кряквы. С какими показателями корректнее сопоставлять плотность гнездования в европейских городах кольчатой горлицы: с максимальными плотностями в сельских ландшафтах Европы, заселенной этим видом в 20-м столетии, или исконного ареала в Южной Азии?

Не определены и допустимые временны́е рамки для сравнений. Следует ли ставить условие синхронности городских и загородных учетов по десятилетиям и годам, которое вряд ли выполнимо в ретроспективе, по отношению к уже “состоявшимся” синурбистам? У некоторых видов формированию городских популяций с высокими локальными плотностями предшествует или сопутствует сильное сокращение области распространения и численности в негородских местообитаниях, как произошло, например, с обыкновенным хомяком (Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016). В каких случаях допустимо сравнивать городские показатели последних лет с результатами учетов в природных ландшафтах, проводившимися 10–20, 50 или 100 лет тому назад, пусть такими же методами, и наоборот? Все эти вопросы требуют проработки в ближайшем будущем.

Главное, очевидна нехватка каких бы то ни было данных – на уровне отдельных видов птиц и млекопитающих, не говоря о других группах животных – для установления и сопоставления максимальных плотностей в городских и загородных биотопах. Мнения о том, считать ли вид синурбистом в том или ином регионе, пока повсеместно, а в России, по сравнению с Западной и Центральной Европой, в особенности, представляют собой, по сути дела, экспертные оценки. Масштабные учеты требуют существенных затрат времени и числа участников. Поэтому спланированных должным образом сравнительных исследований такого рода пока немного (например, Evans et al., 2009a, 2011; Hedblom, Söderström, 2010; Møller et al., 2012). Используемые при этом экстенсивные методы, например одно–трехкратные точечные и маршрутные учеты птиц вряд ли отличаются высокой полнотой учета. Они дают скорее индексы плотности, но альтернативы им для решения данной задачи нет. Что касается птиц, особенно мало сравнительных оценок плотности, полученных методами с высокой полнотой учета, например картирования индивидуальных территорий, тотального поиска гнезд, пусть на небольших площадях, или хотя бы посредством однократных учетов, но проведенных в оптимальные для данного вида календарные сроки и время суток.

Материалы для сравнения плотности населения наземных позвоночных животных, когда они есть, обычно относятся к одному из двух типов: (1) в городе и его окрестностях выбираются для проведения учетов несколько модельных территорий, отражающих пространственный градиент степени застроенности, например, центр города–периферия–пригород–загородная местность, причем каждая из этих градаций представлена одной или немногими модельными территориями, т.е. подлинная повторность мала; (2) сравниваемые наборы городских и негородских модельных территорий могут быть гораздо более внушительными, но большинство этих территорий находится в разных местах, районах и странах, зачастую различны также годы и даже десятилетия проведения на них учетов (см., например, Šálek et al., 2015).

По причинам методического характера неясен статус ряда частичных синантропов, которым свойственно колониальное гнездование, осложняющее получение сравнительных оценок плотности – в первую очередь, из-за неопределенности границ участков местности, а значит площадей, на которые следует перерассчитывать число пар, поселившихся в колониях. Примером могут служить некоторые виды чаек (Monaghan, Coulson, 1977; Luniak, 2004; Rock, 2005; Зубакин, 2011 и др.), которые освоили урболандшафты сравнительно недавно, местами достигают в них высоких локальных плотностей гнездования и специфичности экологии/поведения, но в качестве синурбистов в обобщающих работах указываются редко (Luniak, 2004, 2009; Adams et al., 2005; Francis, Chadwick, 2011; Birnie-Gauvin et al., 2016).

КТО ИМЕЕТ ПРЕИМУЩЕСТВА В ОСВОЕНИИ УРБОЛАНДШАФТОВ?

Даже далеко не полный перечень видов-урбанистов, упомянутых выше, позволяет констатировать, что в освоении городов в целом достигают успеха очень разные “жизненные формы”: представители далеких друг от друга отрядов и семейств, морфологических типов, экологических групп (биотопических, по типу размещения гнезда, по способу добывания и составу корма), занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разными степенью пластичности поведения и уровнем высшей нервной деятельности, колониальные и “одиночно-территориальные” виды и т.п. Тем не менее, вопрос о том, кто имеет преимущества, какие особенности географического распространения и распределения численности, жизненного цикла, морфофизиологии и поведения, а также внутрипопуляционной изменчивости видов являются “трамплином” или, наоборот, препятствием на пути к заселению урболандшафтов, в последнее время обсуждается все активнее (Croci et al., 2008; Møller, 2009, 2012, 2014; Evans et al., 2010, 2011; Carrete, Tella, 2011; Maklakov et al., 2011; Sol et al., 2013, 2017; Cardoso, 2014; Dale et al., 2015; Máthé, Batáry, 2015; Møller, Erritzøe, 2015; Jokimäki et al., 2016; Tomiałojć, 2017; Boal, 2018; Palacio, 2020 и др.).

Некоторые авторы не без оснований указывали на то, что у птиц всеядность и семеноядность, закрытый тип гнездования и оседлость дают значительные преимущества в освоении городской среды (Tomiałojć, Profus, 1977; Lancaster, Rees, 1979; Bezzel, 1985; Konstantinov, 1996; Chace, Walsh, 2006 и др.). В разных формах обосновывалось мнение, что виды, строящие гнезда на земле либо низко над землей (к тому же у таких видов гнезда большей частью открытого типа), имеют гораздо меньше шансов стать “настоящими горожанами”, чем птицы, гнездящиеся на высоте (Формозов, 1947; Благосклонов, 1950; Tomiałojć, Profus, 1977; Jokimäki, Huhta, 2000; Marzluff, 2001; Chace, Walsh, 2006; Croci et al., 2008; Hedblom, Söderström, 2010; Evans et al., 2011; также ссылки в статье Møller, 2009). Результаты целенаправленных, более строгих работ последних лет далеко не всегда подтверждают прежние, в значительной мере интуитивные представления, но расходятся и между собой, причем даже в отношении таких особенностей видов, важность которых для освоения урболандшафтов на первый взгляд очевидна.

Так, расположение гнезд в укрытиях – дуплах, дуплянках, нишах, полостях в сооружениях и по-

стройках человека – выглядит наиболее безопасным перед лицом таких угроз, как преднамеренное или непреднамеренное уничтожение людьми, разорение кошками и врановыми птицами. Поэтому перспективы дуплогнездников в условиях города обычно оцениваются выше, чем перспективы открыто гнездящихся птиц (Новиков, 1964; Lancaster, Rees, 1979; Chace, Walsh, 2006 и др.). Некоторые виды вторичных дуплогнездников и в самом деле впечатляют своими успехами в освоении городов (например, Семаго, 1977; Morozov, 2009). Однако нередко плотность гнездования и видовое богатство птиц данной группы понижаются при урбанизации ландшафта (Marzluff, 2001; Máthé, Batáry, 2015), что не удивительно. Застройке обычно предшествует вырубка части или всех деревьев, сокращается численность первичных дуплогнездников – видов птиц, способных выдалбливать дупла. Подходящие искусственные заменители в достаточном количестве имеются не во всякой застройке, и гнездиться в них готовы не все виды вторичных дуплогнездников.

Другой пример – попытки оценить роль относительной величины головного мозга разных видов. Считается, что с ней положительно скоррелирована пластичность поведения. Поэтому вопрос о значении размеров мозга для урбанизации, а в более широком плане – для колонизации видами любых территорий с непривычными для них условиями, в последние годы не дает покоя многим исследователям. Однако полученные результаты довольно противоречивы (например, Sol et al., 2005; Carrete, Tella, 2011; Maklakov et al., 2011 с одной стороны и Kark et al., 2007; Evans et al., 2011; Dale et al., 2015; Møller, Erritzøe, 2015 с другой).

Ряд специалистов, обсуждая роль пластичности видов в освоении ими антропогенных ландшафтов, уделили особое внимание одной из форм внутривидовой изменчивости поведения и экологии, которую они называли “экологическим расколом популяции” (Новиков, 1964), наличием разных экотипов (Дроздов, 1967; Luniak, 1995), “модификациями гнездового поведения в рамках видоспецифического поведения” или поведенческим полиморфизмом (Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006). К примеру, некоторым видам птиц даже в природных ландшафтах свойственны несколько довольно резко различающихся типов размещения гнезд. Этим стереотипам следуют не просто отдельные пары, а группировки, обычно образующие однородные, по типу гнездования, поселения. При формировании у таких видов популяций в антропогенном ландшафте, тем более в городе, далеко не всегда реализуется преимущественно тот стереотип, который превалирует на менее трансформированных и природных территориях данного региона.

Так, обыкновенная пустельга в Москве до 1980-х гг. размножалась, как и в Подмосковье, главным образом в старых вороньих гнездах в лесных массивах, граничащих с лугами, пустырями и полями. Однако постепенно все большее число пар в столице стало селиться на застроенных территориях и использовать для гнездования ниши в зданиях и постройки врановых птиц на технических сооружениях (Красная книга города Москвы, 2011). Вряд ли это изменение можно трактовать как резкую смену стереотипов на видовом уровне. В некоторых частях ареала пустельга регулярно гнездится на карнизах скал, в нишах береговых обрывов, в дуплах деревьев (Дементьев, 1951; Handbook ..., 1980; The EBCC Atlas ..., 1997 и др.). Подобные процессы – не принципиальные изменения видового стереотипа, а скорее изменения в соотношении разных стереотипов, исходно свойственных виду, и модификация некоторых из них в соответствии с городскими условиями. По мнению автора, такие процессы не следует причислять к изменениям, свидетельствующим о “дестабилизации адаптивной нормы” в городских популяциях птиц (Вахрушев, 1988).

ХИЩНИКИ

Что касается предмета данной работы, примечательны следующие обстоятельства: 1) среди синурбистов и склонных к урбанизации птиц и млекопитающих немало хищников, что явствует как из вышеприведенных примеров, так и из литературы по другим областям Европы и частям света (Galushin, 1971; Sodhi et al., 1992; Raptors ..., 1996; Avian ecology and conservation ..., 2001; Gehrt, 2004; Chace, Walsh, 2006; Stout et al., 2006; Stout, Rosenfield, 2010; Urban carnivores ..., 2010; Hubert et al., 2011; Drewitt, 2014; Kumar et al., 2014; Lin et al., 2015; Seress, Liker, 2015; Šálek et al., 2015; Suri et al., 2017; Kettel et al., 2018; Urban raptors ..., 2018 и др.); 2) в городах хищники-синурбисты и сами регулярно становятся жертвами других видов хищников-синурбистов, причем как тех, которые занимают более высокий трофический уровень (например, сорока, сойка и серая ворона нередко добываются тетеревятником, см. Матус, 2003; Rutz, 2004; Калякин В.Н., 2014; Solonen et al., 2019), так и представителей своей же трофической гильдии (например, европейская черная (*Corvus corone corone*) и серая вороны разоряют гнезда сороки, см. Tatner, 1982; Jerzak, 2001; Ляхов, 2012); 3) некоторым хищникам-синурбистам, например серой вороне, весьма свойственно внутривидовое гнездовое хищничество, каннибализм (Шутенко, 1983; Handbook ..., 1994; Родимцев, 1997), и можно ожидать, что репродуктивные потери, обусловленные этим явлением, у них при прочих равных условиях воз-

растают с увеличением популяционной плотности (Monaghan, 1979; Ляхов, Галишева, 2012); 4) среди урбанистов немало "видов-покровителей", например, рябинник, некоторые соколообразные и чайковые птицы, которые благодаря способности жестко оборонять от хищников окрестности собственных гнезд "поневоле" выполняют эту функцию и для поселившихся по соседству с ними особей остальных видов (см. Морозов, 2001, 2001a, 2002; Quinn, Ueta, 2008; Калякин В.Н., 2011, 2014).

У соколообразных и совообразных птиц популяционные потери, обусловленные, например, столкновениями с автотранспортом и зданиями (Boal, Mannan, 1999; Chace, Walsh, 2006; Hager, 2009; Gahbauer et al., 2015; Solaro, 2018), гибелью гнезд, расположенных на подоконниках домов, в результате деятельности людей (Charter et al., 2007), большей удаленностью гнезд от лучших кормовых биотопов (Charter et al., 2007; Sumasgutner et al., 2014, 2014a) или заражением птенцов трихомонадами *Trichomonas gallinae* вследствие питания голубями (Boal et al., 1998; Boal, Mannan, 1999; Krone et al., 2005), в городах могут быть гораздо выше, чем в природных/сельских ландшафтах. Более того, формальный мета-анализ литературных данных по представителям обоих отрядов (пригодные для него сведения имеются, увы, для весьма ограниченного числа видов) выявил теденцию, хотя и недостоверную, к снижению числа слетков в выводках городских пар по сравнению с загородными (Kettel et al., 2018). Это совпадает с тенденцией, обнаруженной у воробьиных птиц (Chamberlain et al., 2009). Среди последних признаки неблагополучия в городских условиях отмечались, в том числе, у врановых. Например, у европейской черной вороны в западной части Швейцарии, в Лозанне, были выявлены ухудшение роста птенцов, уменьшение числа слетков в успешных гнездах, более чем внушительное снижение их "качества" и репродуктивного потенциала по сравнению с показателями в сельскохозяйственных ландшафтах (Richner, 1989).

Однако в целом сравнения репродуктивных показателей в городских и загородных группировках соколообразных, совообразных и врановых птиц на уровне отдельных видов в конкретных районах дают противоречивую картину (Chamberlain et al., 2009; Kettel et al., 2018). Урболандшафты зачастую оказываются не просто привлекательными, а благоприятными местами для обитания хищников, по крайней мере, "на первых порах". Хищники нередко достигают здесь не только повышенной плотности, но и сравнительно/рекордно высоких показателей эффективности добывания жертв (Estes, Mannan, 2003; Rutz, 2006) и успешности размножения (Wendland, 1980; Frimer, 1989; Sodhi et al., 1992; Gehlbach, 1996; Salvati et al., 1999; Jerzak, 2001; Kübler et al., 2005; Šťastný et al., 2005; Rutz et al., 2006; Stout et al., 2006, 2007; Gahbauer et al., 2015; Lin et al., 2015; Thornton et al., 2017; Kettel et al., 2018, 2019; Mannan, Steidl, 2018; Rosenfield et al., 2019; Solonen et al., 2019 и др.). Так, пражская популяция перепелятника отличается не только сверхвысокой плотностью (местами более 1 пары/км^2) и высокой продуктивностью гнездования (в среднем 2.8–3.3 слетка на гнездо), но и тем, что в возрасте одного года начинает размножаться большинство особей, что довольно необычно для природных популяций этого вида (Šťastný et al., 2005 и источники в этом очерке).

В некоторых случаях у хищников, населяющих природные территории пригородов в урбанизированных районах, обнаружено увеличение продуктивности размножения с уменьшением расстояний до участков застройки. Это может объясняться, например, использованием последних для охоты, как мест с повышенной численностью жертв (Solonen, 2008). Примеры сочетания повышенной плотности с явно пониженной успешностью размножения в городах по сравнению с пригородными или загородными территориями также имеются (например, Marzluff et al., 2001; Sumasgutner et al., 2014, 2014a), но их меньше.

Кроме того, анализ имеющихся данных по соколообразным и совообразным птицам позволил утверждать, что среди них повышение репродуктивных показателей в урболандшафтах в наибольшей степени свойственно орнитофагам, а в наименьшей – видам, питающимся преимущественно мелкими млекопитающими. Трофические "генералисты" заняли промежуточное положение, а преимущественно насекомоядные виды оказались в этом плане близки к мышеедам (Kettel et al., 2018). Тем не менее, очевидно, что хищники, охотящиеся в первую очередь на мелких млекопитающих, также осваивают городские территории, например, обыкновенная пустельга (см. выше) и ушастая сова (*Asio otus*) (см. Морозов, 2022, 2022a) в Европе или краснохвостый канюк (*Buteo jamaicensis*) на северо-востоке США (Stout et al., 2006).

ЗА СЧЕТ ЧЕГО ПОВЫШЕНА ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД?

Что касается полных синантропов, правдоподобный ответ имеется, о чем уже упоминалось выше. Виды этой группы "преадаптированы" к жизни в современных городах благодаря очень длительной истории обитания в населенных пунктах (Møller et al., 2012). Численность большинства полных синантропов высока главным образом на участках собственно застройки, где видовое богатство позвоночных животных невелико, прессинг конкурентов и хищников ослаб-

лен. Негативное воздействие других факторов, например нехватки корма и низких температур зимой, минимизировано благодаря наличию антропогеных кормов, источников тепла, укрытий в зданиях, и т.п. Данное объяснение "подходит" и для некоторых синурбистов (например, Gehlbach, 1996; Kumar et al., 2014; Tomiałojć, 2017). Гипотеза жизни "в кредит" (Shochat, 2004; Seress, Liker, 2015), предрекающая пониженное "качество" большинства особей в переуплотненных городских популяциях видов-жертв (см. ниже), по сути дела, представляет собой детализированную версию этого ответа. Она основана на представлениях о снижении прессинга хищников (см. раздел "Города как "острова безопасности"" в следующем сообщении: Морозов, 2021) и наличии дополнительных антропогенных кормов для видов-жертв в урболандшафтах.

Иными словами, "процветание" полных синантропов и некоторых синурбистов в городах объясняют их готовностью быстро заполнить "экологический вакуум" в условиях молодого, по эволюционным меркам, ландшафта (Вахрушев, 1988; Клауснитцер, 1990; Вахрушев, Раутиан, 1993; Luniak, 2004; Adams et al., 2005), т.е. в итоге – экологическим высвобождением. В статье Вахрушева и Раутиана (1993) даже проводилась аналогия между формированием населения птиц городов и последствиями масштабных биоценотических кризисов, примеры которых дает палеонтологическая летопись. Более очевидны аналогии с одним из основных биоценотических принципов, сформулированных Тинеманом (Thienemann, 1939), и представлениями о компенсации повышением плотности на океанических островах, происходящим, как предполагается, вследствие пониженного видового богатства этих островов по сравнению с похожими материковыми местообитаниями (MacArthur et al., 1972; Abbott, 1980; Faeth, 1984; Wiens, 1989a и др.).

Данное объяснение нельзя признать универсальным. Городская среда действительно насыщена всевозможными новшествами, не имеющими аналогов в природных условиях: разнообразными антропогенными субстратами, материалами и кормами, огромным количеством химических поллютантов, специфическими шумами и др. Однако в макроструктурном аспекте урболандшафт представляет собой весьма контрастную мозаику. И в ней лишь сплошная застройка, некоторые участки промышленных зон и городские свалки могут быть признаны принципиально новыми биотопами для осваивающих их живых организмов, во всяком случае, для наземных позвоночных, да и то с оговорками, например, на предмет аналогий со скальными местообитаниями и т.п.

Ко многим синурбистам рассуждения об экологическом высвобождении и компенсации плотностью не очень подходят. У них, в отличие от полных синантропов, повышенная плотность населения в репродуктивный период формируется в первую очередь на природных и озелененных территориях городов, а не на участках застройки. Такие "зеленые острова" подчас характеризуются довольно высоким или даже повышенным видовым богатством. Оснований говорить об эффекте компенсации плотностью вследствие обеднения видового состава, исчезновения каких-то многочисленных прежде видов-конкурентов в подобных случаях мало или нет вовсе. Более того, будто вопреки принципу конкурентного исключения, нередки случаи сосуществования, симбиотопии "сверхплотных" городских популяций у близкородственных видов со схожими экологическими требованиями. Такие виды подчас и наращивают плотность в городах синхронно или в перекрывающиеся периоды времени. Примеры – некоторые виды синиц и дроздов (Morozov, 2009).

Иначе говоря, возрастание и многолетнее поддержание локальных плотностей в период размножения сверх свойственных виду максимальных показателей свидетельствуют о наличии резерва экологической емкости биотопов, однако нет оснований считать, что для синурбистов этот резерв на природных и озелененных территориях городов возникает за счет ослабления позиций конкурирующих видов. Более того, относительно немногое, и в отношении далеко не всех видов-синурбистов, указывает и на то, что резерв возникает благодаря дополнительным, например кормовым, антропогенным ресурсам, которые виды-синурбисты, например некрупные насекомоядные птицы, интенсивно потребляли бы в период гнездования.

Как известно, численность вида в пределах конкретной территории определяется рождаемостью, смертностью, эмиграцией и иммиграцией. Автор видит как минимум два теоретически возможных объяснения сверхвысокой плотности синурбистов, вне зависимости от того, каков вклад каждого из этих демографических процессов: 1) по каким-то причинам экологическая емкость биотопов природных и озелененных территорий в городах выше, чем у их загородных аналогов, например, количество естественных дупел и их искусственных заменителей, пригодных для гнездования большой синицы и лазоревки, в дубравах и липняках в городе выше, чем вне города; 2) загородные аналоги не насыщены, плотность населения там ниже возможной, а в урболандшафте благодаря его повышенной привлекательности происходит насыщение или большее приближение к состоянию насыщения. Примечательно, что второй "сценарий", точнее представление о ненасыщенности видами и особями биотопов природных ландшафтов, противоречит концепции баланса в природе (см. McDonnell, 2011), в

частности, конкурентной парадигме организации сообществ птиц. Эта парадигма, основанная на взглядах Р. Макартура и его единомышленников, сформировалась и доминировала в 1960–1970-е гг., но с начала 1980-х гг. неоднократно критиковалась (Wiens, 1989).

В обоих случаях ключевую роль не обязательно должна играть привлекательность городских биотопов в период размножения. Например, для большой синицы и лазоревки основным привлекающим фактором, пусковым механизмом повышения плотности гнездования может быть изобилие антропогенных кормов с осени до весны, когда у них, особенно у молодых особей, корректируются связи с местом предстоящего размножения (van Balen, 1980; Källander, 1981; Hansson, 1986; Lehikoinen, 1986; Orell, 1989; Hõrak, 1993; Newton, 1998; Robb et al., 2008; Amrhein, 2014; Seress, Liker, 2015). Особенно внушительный эффект может дать целенаправленная подкормка на участках с избытком дупел, дуплянок или полостей в сооружениях человека, подходящих для ночевки. В этот период картина, в целом, не противоречит представлениям о росте численности в "кредит" (Lehikoinen, 1986; Shochat, 2004; Seress, Liker, 2015). Однако весной, когда у синиц на смену концентрации в местах подкормки приходит рассредоточение по гнездовым территориям, городские лесные массивы, парки и прочие насаждения должны иметь достаточные для формирования повышенной плотности количество и равномерность распределения пригодных для гнездования дупел, а также достаточное обилие уже не антропогенных, а преимущественно естественных кормов. Из них ключевое значение во время откладки яиц, очевидно, играют членистоногие, продукты соцветий ив, осины и ольх, источники кальция, березовый и кленовый соки, а во время выкармливания птенцов – гусеницы и ряд других групп членистоногих.

Теоретически, формирование повышенной плотности гнездования при недостаточной обеспеченности полноценными кормами возможно под воздействием других привлекающих факторов, однако тогда переуплотнение и само по себе должно сказываться на успешности размножения или/и качестве потомства (см. van Horne, 1983; Seress, Liker, 2015), ухудшать и без того непростые трофические условия. В таком случае городские биотопы становятся экологической ловушкой. В связи с этим следует подчеркнуть, у целого ряда видов птиц из разных таксономических групп в урболандшафах фиксировались пониженные (тогда как у других видов, а иногда у тех же видов, но по результатам исследований в других местах – повышенные), по сравнению с загородными биотопами, значения тех репродуктивных показателей, которые могут напрямую зависеть от кормовых условий (Мурашов, 1989; Richner, 1989; Куранов, 2009, 2009a; Chamberlain et al., 2009; Ibáñez-Álamo, Soler, 2010; Bailly et al., 2016; Pollock et al., 2017; Kettel et al., 2018; Negro et al., 2020 и др.). В данном случае под кормовыми условиями автор подразумевает, например, доступность полноценных кормов в период откладки яиц или перед ним, биомассу естественных кормов в период выкармливания птенцов и т.п.

Так, у большой синицы и лазоревки в городах, как правило, понижены среднее число яиц в кладке, а нередко и показатели благополучия птенцов, например их вес (Hõrak, 1993; Lesiński, 2000; Solonen, 2001; Hõrak et al., 2002; Куранов, 2009, 2009a; Chamberlain et al., 2009; Bańbura, Bańbura, 2012; Glądalski et al., 2015; Bailly et al., 2016; Pollock et al., 2017; Seress et al., 2018). Правда, в некоторых из этих исследований, насколько можно судить по описаниям, модельные городские территории уступали загородным, по меньшей мере, по количеству деревьев на единицу площади, вероятно также по богатству нижних ярусов растительности и т.п. Иными словами, заведомо имелись основания предполагать, что загородные площадки, задействованные для сравнений, существенно превосходят городские по количеству полноценных кормов в период размножения, что в некоторых работах и было показано в отношении гусениц – основного корма синиц во время выкармливания птенцов (Glądalski et al., 2015; Pollock et al., 2017; Seress et al., 2018).

Кроме того, почти все работы, в которых обнаружены пониженные значения репродуктивных показателей у синиц в урболандшафтах, проведены на парах, поселившихся в дуплянках, и не содержат указаний на то, что плотность гнездования синиц на пробных площадках в городе была существенно повышена по сравнению с загородными площадками. Эти работы свидетельствуют о более низком качестве городских биотопов как мест размножения, но не доказывают, что они функционировали как экологические ловушки, в которых продуктивность размножения была критически низкой. В некоторых случаях уменьшение в городе средних размеров кладок и выводков в успешных гнездах по сравнению с загородными массивами леса было очень значительным, например, у большой синицы на 2.3 яйца и приблизительно на 3 слетка по данным исследования в Восточной Эстонии (Hõrak, 1993) и, в некоторые годы, на 3.0–3.6 яйца и 4.8–5.4 слетка – в Венгрии (Seress et al., 2018). Все же, если говорить об эстонском показателе различия в средней величине кладки, он сопоставим, например, с "географическими" различиями между лесными биотопами загородных ландшафтов. В качестве примера таких расхождений можно привести разницу в среднем на 1.5 яйца между районами Хельсинки в Южной Финляндии и Тарту в Восточной Эстонии и в среднем на 2.1–2.4 яйца между райо-

ном Тарту и Оксфордширом в Южной Англии (Hõrak, 1993). Не исключено, что даже максимальные зафиксированные различия по этим параметрам не настолько велики, чтобы их в итоге не смогли бы компенсировать или перевесить, скажем, уменьшение репродуктивных потерь благодаря ослаблению прессинга хищников (см. Куранов, 2009, 2009а) и/или более высокая выживаемость взрослых особей в холодное время года в городских условиях (см. Hõrak, Lebreton, 1998; Chamberlain et al., 2009). В Европе именно в биотопах урболандшафтов у этих видов синиц зафиксированы чрезвычайно высокие локальные плотности гнездования. Например, в Южной Финляндии и Юго-Восточной Швеции плотность населения у большой синицы достигала 2.7 пар/га (Solonen, 2001; Hedblom, Söderström, 2012), в Москве на участках старых широколиственных лесов, где нет дуплянок, у лазоревки – 2.7–3.3 пар/га, у большой синицы – ≥3.5 пар/га (Morozov, 2009 и неопубл. данные автора).

Отметим, что признаки превосходства лесных ценозов над антропогенными биотопами в качестве мест размножения синиц отмечены и внутри городского ландшафта. В г. Упсала в юго-восточной части Швеции у больших синиц, гнездившихся в дуплянках (с защищенными от хищников летками), не было обнаружено достоверных различий в величине кладки, количестве птенцов и слетков в выводке между лесными массивами площадью от 40 до 152 га и окружающими их собственно городскими территориями, занятыми малоэтажной жилой застройкой, высокой застройкой и газонами/полями для гольфа. В пределах последних, особенно в жилой застройке, где плотность гнездования была самой высокой (2.7 пары/га), вылупление птенцов происходило несколько раньше, чем в городских лесах. Однако в жилой застройке морфометрический показатель, а именно отклонение от линии регрессии “длина цевки–вес”, у птенцов в 15-суточном возрасте был в среднем хуже, чем в лесных массивах. На городских территориях всех трех типов различия в весе между самым крупным и самым мелким птенцами в выводке были больше, чем в лесах (Hedblom, Söderström, 2012). Одно из возможных объяснений – менее благоприятные условия выкармливания птенцов в собственно городских биотопах по сравнению с лесными массивами. Таким образом, зафиксирован определенный диссонанс между плотностью, которая была наибольшей в жилой застройке, и состоянием птенцов, которое в собственно урбоценозах оказалось хуже, чем в городских лесах.

Шочат (Shochat, 2004), не проводя различий между полными синантропами и синурбистами, обосновал гипотезу, согласно которой увеличение плотности городских популяций у видов-жертв происходит как бы “в кредит”, сопровождается превышением фактической экологической емкости городского ландшафта. Основной вклад в воспроизводство вносит небольшая часть “особей-победителей”, однако при этом предсказуемость кормовой базы и сравнительно слабый прессинг хищников позволяют существовать одновременно большому количеству “лузеров”. Гипотеза предрекает снижение “качества” (в том числе внутривидовой конкурентоспособности) и/или продолжительности жизни большинства особей в городе, а также уменьшение вклада таких “лузеров” в будущие поколения. Эту ситуацию можно рассматривать как особый случай взаимоотношений “популяции”-источника и стоковой “популяции”, а именно их сосуществования внутри одного урболандшафта. Стоковая популяция характеризуется более высоким оборотом индивидуумов.

В другой статье Шочат с соавторами (Shochat et al., 2006) акцентировали внимание на дополнительных ресурсах, появляющихся в результате повышения биологической продуктивности на городских территориях благодаря их орошению, озеленению и т.п. На их рассуждениях и доводах явно сказался опыт работы в аридных регионах субтропического пояса, где любой город, в случае его озеленения и появления открытых источников воды, автоматически становится оазисом или системой оазисов. Однако, как известно, высокие плотности у птиц в городах формируются далеко не только в условиях засушливого климата.

Гипотеза увеличения плотности “в кредит” выглядит правдоподобной главным образом в отношении полных синантропов, и то не всех. Предположение о пониженном, в среднем, “качестве” городских особей было выдвинуто по результатам моделирования, проведенного на основе представлений о повышенной, более постоянной обеспеченности пищевыми ресурсами и об ослабленном прессинге хищников в городах (Shochat, 2004; Anderies et al., 2007). Попытки формального тестирования на разных видах этого предположения, а именно сравнения размеров тела, дают противоречивые результаты. Однако неформальное сравнение конкурентоспособности индивидуумов из городских и сельских популяций домового воробья гипотезу не подтвердило (Bókony et al., 2010), при том, что первые в среднем действительно оказались мельче вторых (Bókony et al., 2010, 2012; Meillère et al., 2015). Пока имеются лишь основания считать, что особи данного вида, появляющиеся на свет в городских условиях, могут, местами, испытывать нехватку качественных кормов в раннем возрасте (Meillère et al., 2015; но см. Węgrzynowicz, 2017).

Предположение о снижении “качества”, конкурентоспособности большинства особей у синурбистов пока также не находит явного подтвер-

ждения (см., например, Rodewald, Shustack, 2008; Rodewald, Arcese, 2017). Для многих из них городские природные/озелененные территории в гнездовой период вряд ли являются местами массового "прозябания лузеров", живущих "одним днем", как предполагает гипотеза (Shochat, 2004). Сверхвысокие плотности на них достигаются не за счет переизбытка неразмножающихся особей, именуемого популяционным резервом (*floaters*); напротив, это зоны (очень) высокой или средней плотности именно гнездования. Доля успешных гнезд, а нередко и отношение числа слетков к числу отложенных яиц у немалого числа синурбистов сопоставимы с таковыми в негородских ландшафтах или повышены (Tomiałojć, 1980, 1994; Gehlbach, 1996; Rutz et al., 2006; Rodewald, Shustack, 2008; Morozov, 2009; Lin et al., 2015; Морозов, Худяков, 2016; Charmantier et al., 2017; Rebolo-Ifrán et al., 2017; Rodewald, Arcese, 2017 и др.), хотя у некоторых наблюдается обратное, о чем упоминалось выше на примере синиц. Некоторые синурбисты (например, дрозды) и другие обитатели населенных пунктов (черный стриж) вообще не потребляют собственно антропогенные корма. Применительно к этим видам пока, за отсутствием достаточных сведений, можно лишь теоретизировать, с переменным успехом, на тему улучшения кормовых условий в городских/пригородных ландшафтах, например, предполагать увеличение количества, разнообразия и/или доступности естественных кормов благодаря изменению мезоклимата, озеленению, в т.ч. посадке экзотов, подсыпке богатых органикой грунтов и т.п. Разумеется, сказанное не означает, что синурбисты не испытывают на себе негативных последствий загрязнения городской среды, в частности, через пищевые цепи.

Как отмечалось в предыдущем разделе, пониженные репродуктивные показатели, на фоне высокой плотности, при обитании в урболандшафтах зафиксированы и у некоторых хищных птиц: соколообразных, совообразных, врановых. Однако примеров продолжительного сохранения подобного положения дел в их городских "популяциях" мало. На роль таких примеров, вероятно, могли бы претендовать популяции обыкновенной пустельги в Вене (Sumasgutner et al., 2014, 2014a), европейской черной вороны в Лозанне (Richner, 1989) и американской вороны (*Corvus brachyrhynchos*) в некоторых городах США (Marzluff et al., 2001).

Так, пустельгу в центральную, плотно застроенную часть Вены привлекает, вероятно, большое количество удобных для гнездования мест, особенно – пустот в исторических зданиях. Этот сокол охотится преимущественно на мышевидных грызунов в светлое время суток. В рационе обычно преобладают серые полевки (*Microtus* spp.), но их численность в центре города, по всей видимости, ниже, чем в пригородах. Действительно, в добыче соколов, гнездящихся внутри города, доля птиц, а также насекомых (в центре города) и ящериц (ближе к периферии города) гораздо больше, а мышевидных грызунов – меньше, чем на его окраинах, где в питании абсолютно преобладают грызуны (Sumasgutner et al., 2013, 2014, 2014a). Плотность гнездования у пустельги оказалась гораздо выше в глубине города, а успешность гнездования – на его окраинах. Более внушительные репродуктивные потери в глубине города объясняются полным уничтожением хищниками немалого числа гнезд, главным образом с кладками, значительным числом бросаемых родителями кладок и частичными потерями в успешных гнездах (Sumasgutner et al., 2014).

Неясно, как долго и за счет чего подобные ситуации могут сохраняться, чем обычно заканчиваются. Очевидно, длительное поддержание высокого уровня плотности в таких условиях теоретически возможно, например, за счет значительного притока особей извне, увеличения числа циклов размножения в году, если речь идет о полицикличном виде, повышения дальнейшей продолжительности жизни у особей, доживающих до репродуктивного возраста. Марзлуф с соавторами (Marzluff et al., 2001) применительно к американской вороне справедливо заметили, что в этих случаях гипотетическая картина формирования и длительного существования сверхплотных городских популяций с пониженной продуктивностью размножения за счет иммиграции из пригородов/сельской местности лучше соответствует не классической модели "местообитаний-источников" и "местообитаний-стоков" (*source-sink dynamics*), а представлению о городских местообитаниях как о "впитывающей губке" (*sponge population*). Модель увеличения плотности популяции "в кредит", как отмечает и ее автор (Shochat, 2004), похожа на модель "впитывающей губки", с той разницей, что последняя предполагает формирование высокой плотности не за счет сверхуспешного размножения небольшой части особей внутри самого города, а за счет иммиграции из пригородов.

Пониженная успешность размножения не является достаточным основанием для утверждений о том, что местообитание функционирует как "сток", требуется получить оценки еще ряда демографических параметров (Runge et al., 2006; Mannan et al., 2008). Можно предположить, что все-таки у большинства синурбистов в городах до поры до времени, во всяком случае, в период формирования их городских популяций, совокупный "проигрыш" по одним составляющим продуктивности размножения и выживаемости с избытком компенсируются "выигрышем" по другим. В урбоэкологии до сих пор недостаточно внимания уделялось так называемым синэрги-

стическим эффектам взаимодействия факторов, существование которых показано экспериментально на примере отдельных видов млекопитающих и птиц (Krebs et al., 1995; Karels et al., 2000; Zanette et al., 2003; Clinchy et al., 2004; Shang et al., 2019). К этому вопросу автор вернется в заключительной части 4-го сообщения (Морозов, 2022а). Именно мультипликативное, а не аддитивное взаимодействие нескольких факторов, например щадящих кормовых условий в более суровые периоды года и ослабления пресса хищничества, может играть главную роль в быстром формировании специфических, сверхплотных городских популяций. Ослабление прессинга хищников, а для ряда видов и преследования человеком в те или иные периоды годового цикла рассматриваются некоторыми исследователями в качестве одной из двух-трех главных причин, по которым в урболандшафтах "приобретения" преобладают над "потерями".

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Урбанизация привела к формированию не только городского населения у человека, но и своеобразных городских популяций у некоторых диких видов наземных позвоночных, главным образом у птиц и млекопитающих, внутри и за пределами их природных ареалов. Особенностями этих популяций являются антропотолерантность особей, повышенные максимальные плотности в период размножения и ряд других.

До начала прошлого века число видов-урбанистов повсеместно было небольшим, ограничивалось несколькими полными и частичными синантропами, в том числе отдельными видами, начавшими заселять города недавно, например в 19-м столетии, как вяхирь и черный дрозд в ряде областей Западной и Центральной Европы. Однако затем, особенно во 2-й половине 20-го века, городские популяции стали довольно быстро, за несколько десятилетий, формироваться и у целого ряда других видов, которые прежде либо населяли сельскую местность, либо вообще не проявляли склонности к синантропии. Этот процесс предложено называть синурбизацией, а синурбистами – местные и чужеродные, в том числе интродуцированные виды, которые начали осваивать города сравнительно недавно, максимум 150–200 лет назад, и при этом продолжают обитать в природных или сельских ландшафтах (Luniak, 2004, 2009). В освоении урболандшафтов достигли успеха птицы и млекопитающие из разных отрядов и семейств, представители многих экологических групп, занимающие разное положение в пищевых цепях, виды с разными уровнями высшей нервной деятельности, пластичности поведения, социальности и т.п.

Однако общепринятых, четких критериев применения понятия "синурбист" пока не выработано. Главным индикатором состоявшейся синурбизации считается повышенная плотность населения вида в городских условиях, и в то же время очевидна острая нехватка данных для сравнения плотностей населения в городских и негородских ландшафтах. Географические и временные принципы применения критерия повышенной плотности пока произвольны. Решения о том, считать ли вид синурбистом в том или ином регионе почти везде, хотя и с разной степенью обоснованности, представляют собой экспертные суждения.

Изученность экологических механизмов формирования городских популяций, особенно значения межвидовых отношений в этом процессе, в целом оставляет желать лучшего. Высокие локальные плотности населения у синурбистов, в отличие от таковых у полных синантропов, вряд ли можно интерпретировать как следствие пониженного видового богатства и заполнения отдельными видами-урбанистами "экологического вакуума" в городах. В большинстве своем синурбисты многочисленны не на застроенных, а на природных и озелененных городских территориях (в биотопах, приблизительно аналогичных исконным местообитаниям вида), которые характеризуются внушительным набором видов, так что нет оснований объснять повышенную плотность конкурентным высвобождением. Остается непонятным, почему появлению и длительному (со)существованию в период размножения сверхплотных поселений синурбистов, в том числе близкородственных и экологически сходных видов, не препятствуют те ценотические факторы, которые в природных ландшафтах удерживают плотность населения этих же видов на более низких уровнях.

Отсутствие или низкую численность в городах некоторых ключевых видов хищников часто называют одной из главных исходных причин формирования повышенных локальных плотностей гнездования у птиц-урбанистов. Действительно, в природе самая частая причина репродуктивных потерь у большинства видов птиц – именно деятельность хищников. Однако в городах высока численность домашних и синантропных хищных животных. Среди синурбистов немало неспециализированных и специализированных хищников. Некоторые из них, в частности птицы-орнитофаги, достигают в городах не только высокой плотности населения, но и значительных показателей успешности размножения. Поэтому, как будет показано в следующем сообщении (Морозов, 2021), мнение об ослаблении в городах прессинга хищников разделяют далеко не все специалисты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор очень признателен анонимному рецензенту за конструктивные замечания и советы, которые позволили существенно улучшить структуру переходов между сообщениями, повысить четкость изложения и устранить целый ряд других недочетов. Работа выполнена в соответствии с госзаданием № 0109-2019-0006, поддержана программами президиума РАН № I.1.17 "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" и I.2.41 "Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России". Кроме того, в ней использованы материалы, собранные автором ранее при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00941а, 08-04-00926а, 05-04-49620а, 02-04-49077а и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилова К.В., 2010. Динамика численности и показатели размножения городской популяции кряквы *Anas platyrhynchos* L. с 1998 по 2009 гг. (на примере Москвы) // Бутурлинский сборник: Материалы III Всероссийских Бутурлинских чтений. Ульяновск: Изд-во "Корпорация технологий продвижения". С. 80–88.

Астафьева Т.В., Гришанов Г.В., Лыков Е.Л., 2011. История формирования и современное состояние городской популяции вяхиря *Columba palumbus* L. в Калининграде // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Вып. 7. С. 51–58.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир. 667 с.

Благосклонов К.Н., 1950. О привлечении и разведении в Москве насекомоядных, певчих и декоративных птиц в связи с реконструкцией столицы // Охрана природы. Сборник 10. М.: Издание Всероссийского Общ-ва охраны природы. С. 135–146.

Благосклонов К.Н., 1981. Птицы в городе // Природа. № 5. С. 43–52.

Божко С.И., 1971. К характеристике процесса урбанизации птиц // Вестник ЛГУ. Биология. № 9. Вып. 2. С. 5–14.

Вахрушев А.А., 1988. Начальные этапы формирования сообществ на примере синантропизации птиц // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 34–46.

Вахрушев А.А., Раутиан А.С., 1993. Исторический подход к экологии сообществ // Журнал общей биологии. Т. 54. № 5. С. 532–552.

Владышевский Д.В., 1975. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука. 199 с.

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

Гладков Н.А., 1958. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц) // Ученые записки МГУ. Вып. 197. С. 17–34.

Гладков Н.А., Рустамов А.К., 1975. Животные культурных ландшафтов. М.: Мысль. 220 с.

Грабовский В.И., 1983. Социальная структура популяции серых ворон (*Corvus cornix*) на Ленинских Горах в Москве // Зоологический журнал. Т. 62. № 3. С. 389–398.

Гришанов Г.В., 2011. Дифференциация и классификация городских популяций птиц // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. № 3 (25). С. 55–60.

Дементьев Г.П., 1951. Отряд хищные птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Гос. изд-во "Советская наука". С. 70–341.

Дроздов Н.Н., 1967. Фауна и население птиц культурных ландшафтов // Орнитология. Вып. 8. С. 3–46.

Зубакин В., 2011. Чайки обживают московские крыши // Московка. № 14. С. 54–56.

Исаков Ю.А., 1969. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы // Синантропизация и доместикация животного населения. М.: Московское общество испытателей природы. С. 3–6.

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

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

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

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

Клауснитцер Б., 1990. Экология городской фауны. М.: Мир. 248 с.

Константинов В.М., Бабенко В.Г., Барышева И.К., 1982. Численность и некоторые черты экологии синантропных популяций врановых птиц в условиях интенсивной урбанизации // Зоологический журнал. Т. 61. № 12. С. 1837–1845.

Константинов В.М., Пономарев В.А., Воронов Л.Н., Зорина З.А., Краснобаев Д.А. и др., 2007. Серая ворона (*Corvus cornix* L.) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (проблемы синантропизации и урбанизации). М.: МПГУ. 368 с.

Конторщиков В.В., 1990. К биологии кряквы в Москве // Доклады МОИП. Зоология и ботаника (1988 г.). М.: Московское общество испытателей природы. С. 23–27.

Корбут В.В., 1996. Уникальная популяция серой вороны (*Corvus corone cornix* L. 1785) г. Москвы // Доклады Академии наук. Т. 348. № 1. С. 136–139.

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

Куранов Б.Д., 2009. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнездников // Сибирский экологический журнал. Т. 16. № 3. С. 429–438.

Куранов Б.Д., 2009а. Успешность размножения птиц в урбанизированном ландшафте // Русский орнитологический журнал. Т. 18. Экспресс-выпуск 484. С. 807–813.

Лыков Е.Л., 2009. Биология гнездования вяхиря в условиях города (на примере Калининграда) // Беркут. Т. 18. № 1–2. С. 54–68.

Лыков Е. Л., 2009а. Фауна, население и экология гнездящихся птиц городов Центральной Европы (на примере Калининграда). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.

Лыков Е.Л., 2017. О возникновении популяций сороки (*Pica pica*) на урбанизированных территориях Палеарктики // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Казань: ООО "Олитех". С. 128–132.

Ляхов А.Г., 2012. Врановые птицы Екатеринбурга // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 17. С. 98–110.

Ляхов А.Г., Галишева М.С., 2012. Плотность гнездования и успешность размножения серой вороны и сороки в Екатеринбурге // X Международная конференция "Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии", 17–21 сентября 2012 г., Якорная щель. Москва–Казань: МСХА им. К.А. Тимирязева; Казанский федеральный ун-т. С. 135–139.

Мальчевский А.С., 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 281 с.

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

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

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

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

Морозов Н.С., 2021. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 2. Понижен или повышен прессинг хищников в урболандшафтах? // Зоологический журнал. В печати.

Морозов Н.С., 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – трудное препятствие для синурбизации видов-жертв? // Зоологический журнал. В печати.

Морозов Н.С., 2022а. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 4. "Парадокс хищничества" в городах и его вероятные причины // Зоологический журнал. В печати.

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

Мурашов А.М., 1989. О гнездовой численности и размещении гнезд серой вороны в естественных и антропогенных ландшафтах // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Мат. II Всесоюз. совещания. Ч. 2. Липецк: Липецкий гос. пед. ин-т. С. 24–25.

Новиков Г.А., 1964. Изменения видового стереотипа гнездования птиц в условиях культурного ландшафта // Зоологический журнал. Т. 43. № 8. С. 1193–1202.

Носков Г.А., 1981. Возможные пути возникновения и становления синантропного образа жизни // Полевой воробей *Passer montanus* L. (Характеристика вида на пространстве ареала). Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. С. 259–262.

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

Поповкина А.Б., Зарубина Т.А., 2007. Популяция огаря (*Tadorna ferruginea*) в Москве: роль Московского зоопарка в ее создании и поддержании // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып. 2. М.: Московский зоопарк. С. 31–38.

Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006. Гнездование врановых птиц (Passeriformes, Corvidae) на зданиях и на сооружениях человека: экологический и историко-географический анализ // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России. Казань: ЗАО "Новое знание". С. 94–111.

Родимцев А.С., 1997. Проявление внутривидового хищничества и каннибализма у врановых в гнездовой период // Русский орнитологический журнал. Т. 6. Экспресс-выпуск 14. С. 3–10.

Сахвон В.В., 2016. Плотность гнездования и особенности пространственного распределения сороки (*Pica pica*) в городе Минске // Труды БГУ. Т. 11. Часть 2. С. 286–290.

Сахвон В.В., 2017. История формирования и особенности пространственного распределения синурбизированной популяции серой вороны (*Corvus cornix*) в г. Минске (Беларусь) // Веснік ВДУ. № 1(98). С. 26–30.

Семаго Л.Л., 1977. Образование оседлой популяции большой синицы в Воронеже // Тезисы докл. VII Всесоюзной орнитол. конф. Ч. 1. Киев: Наукова Думка. С. 318–319.

Суров А.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., 2011. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде // Животные в городе: экология и эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 3–48.

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

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

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

Шутенко Е.В., 1983. Серая ворона – *Corvus cornix* L. // Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Том 2. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. С. 439–449.

Abbott I., 1980. Theories dealing with the ecology of landbirds on islands // Advances in Ecological Research. V. 11. P. 329–371.

Adams L.W., VanDruff L.W., Luniak M., 2005. Managing urban habitats and wildlife // C.E. Braun (ed.). Techniques for Wildlife Investigations and Management, 6th ed. Bethesda, MD: The Wildlife Society. P. 714–739.

Alberti M., Correa C., Marzluff J.M., Hendry A.P., Palkovacs A.P. et al., 2017. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations // Proceedings of the National Academy of Science of the USA. V. 114. № 34. P. 8951–8956.

Amrhein V., 2014. Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology // D. Gil, H. Brumm (eds). Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations. Oxford: Oxford University Press. P. 29–37.

Anderies J.M., Katti M., Shochat E., 2007. Living in the city: resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas // Journal of Theoretical Biology. V. 247. № 1. P. 36–49.

Anders A.D., Dearborn D.C., Faaborg J., Thompson III F.R., 1997. Juvenile survival in a population of Neotropical migrant birds // Conservation Biology. V. 11. № 3. P. 698–707.

Andrzejewski R., Babiñska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyñski J., 1978. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. Characteristics of population in urbanization gradient // Acta Theriologica. V. 23. № 20. P. 341–358.

Antonov A., Atanasova D., 2003. Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica* // Ornis Fennica. V. 80. № 1. P. 21–30.

Arcese P., Smith J.N.M., Hatch M. I., 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography // Proceedings of the National Academy of Science of the USA. V. 93. № 10. P. 4608–4611.

Ausprey I.J., Rodewald A.D., 2011. Postfledging survivorship and habitat selection across a rural-to-urban landscape gradient // Auk. V. 128. № 2. P. 293–302.

Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World, 2001 / J.M. Marzluff, *R. Bowman, R. Donnelly* (eds). Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. 585 p.

Babiñska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyñski J., 1979. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. Habitats of the Striped Field Mouse in town // Acta Theriologica. V. 26. № 30. P. 405–415.

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

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

Bateman P.W., Fleming P.A., 2012. Big city life: carnivores in urban environments // Journal of Zoology. V. 287. № 1. P. 1–23.

Bezzel E., 1985. Birdlife in intensively used rural and urban environments // Ornis Fennica. V. 62. № 2. P. 90–95.

Birnie-Gauvin K., Peiman K.S., Gallagher A.J., de Bruijn R., Cooke S.J., 2016. Sublethal consequences of urban life for wild vertebrates // Environmental Reviews. V. 24. № 4. P. 416–425.

Blair R.B., 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient // Ecological Applications. V. 6. № 2. P. 506–519.

Boal C.W., 2018. Urban raptor communities: why some raptors and not others occupy urban environments // C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 36–50.

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

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

Bonnington C., Gaston K.J., Evans K.L., 2015. Ecological traps and behavioural adjustments of urban songbirds to fine-scale spatial variation in predator activity // Animal Conservation. V. 18. № 6. P. 529–538.

Bókony V., Kulcsár A., Liker A., 2010. Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? // Oikos. V. 119. № 3. P. 437–444.

Bókony V., Seress G., Nagy S., Lendvai Á.Z., Liker A., 2012. Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows // Landscape and Urban Planning. V. 104. № 1. P. 75–84.

Cardoso G.C., 2014. Nesting and acoustic ecology, but not phylogeny, influence passerine urban tolerance // Global Change Biology. V. 20. № 3. P. 803–810.

Carrete M., Tella J.L., 2011. Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds // PLoS ONE. V. 6. № 4. P. e18859.

Castillo-Contreras R., Carvalho J., Serrano E., Mentaberre G., Fernández-Aguilar X. et al., 2018. Urban wild boars prefer fragmented areas with food resources near natural corridors // Science of The Total Environment. V. 615. P. 282–288.

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

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

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

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

Charter M., Izhaki I., Bouskila A., Leshem Y., 2007. Breeding success of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) nesting on buildings in Israel // Journal of Raptor Research. V. 41. № 2. P. 139–143.

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

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

Clucas B., Marzluff J.M., 2012. Attitudes and actions toward birds in urban areas: human cultural difference influence bird behavior // Auk. V. 129. № 1. P. 8–16.

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

Croci S., Butet A., Clergeau P., 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? // Condor. V. 110. № 2. P. 223–240.

Dale S., Lifjeld J.T., Rowe M., 2015. Commonness and ecology, but not bigger brains, predict urban living in birds // BMC Ecology. V. 15. Article number 12. P. 1–14. https://doi.org/10.1186/s12898-015-0044-x

de Andrade A.C., 2019. Metropolitan lizards? Urbanization gradient and the density of lagartixas (*Tropidurus hispidus*) in a tropical city // Ecology and Evolution. V. 10. № 4. P. 1740–1750.

DeGregorio B.A., Chiavacci S.J., Benson T.J., Sperry J.H., Weatherhead P.J., 2016. Nest predators of North American birds: continental patterns and implications // BioScience. V. 66. № 8. P. 655–665.

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

Ditchkoff S.S., Saalfeld S.T., Gibson C.J., 2006. Animal behavior in urban ecosystems: modifications due to human-induced stress // Urban Ecosystems. V. 9. № 1. P. 5–12.

Donovan T.M., Thompson F.R. III, Faaborg J., Probst J.R., 1995. Reproductive success of neotropical migrant birds in habitat sources and sinks // Conservation Biology. V. 9. № 6. P. 1380–1395.

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

Edelaar P., Roques S., Hobson E.A., Gonçalves da Silva A., Avery M.L. et al., 2015. Shared genetic diversity across the global invasive range of the Monk Parakeet suggests a common restricted geographic origin and the possibility of convergent selection // Molecular Ecology. V. 24. № 9. P. 2164–2176.

Elmqvist T., Redman C.L., Barthel S., Costanza R., 2013. History of urbanization and the missing ecology // T. Elmqvist, M. Fragkias, J. Goodness, B. Güneralp, P.J. Marcotullio et al. (eds). Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities. Dordrecht: Springer. P. 13–30.

Engel J., Keller M., Leszkiewicz J., Zawadzki J., 1988. Synurbization of the Mallard *Anas platyrhynchos* in Warsaw // Acta Ornithologica. V. 24. № 1. P. 9–28.

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

Errington P.L., 1946. Predation and vertebrate populations // Quarterly Review of Biology. V. 21. № 2. P. 144–177.

Errington P.L., 1946a. Predation and vertebrate populations (Concluded) // Quarterly Review of Biology. V. 21. № 3. P. 221–245.

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

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

Evans K.L., Gaston K.J., Frantz A.C., Simeoni M., Sharp S.P. et al., 2009. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 276. № 1666. P. 2403–2410.

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

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

Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M., Gaston K.J., 2010. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study // Biological Reviews. V. 85. № 3. P. 643–667.

Faeth S.H., 1984. Density compensation in vertebrates and invertebrates: a review and an experiment // D.R.Jr. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle (eds). Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. New Jersey, Princeton: Princeton University Press. P. 491–509.

Feoktistova N.Yu., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L. et al., 2013. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities // Zoologica Poloniae. V. 58. № 3–4. P. 113–126.

Fischer J.D., Cleeton S.H., Lyons T.P., Miller J.R., 2012. Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities // BioScience. V. 62. № 9. P. 809–818.

Fischer J.D., Schneider S.C., Ahlers A.A., Miller J.R., 2015. Categorizing wildlife responses to urbanization and conservation implications of terminology // Conservation Biology. V. 29. № 4. P. 1246–1248.

Flade M., 1994. Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands: Grundlagen für den Gebruach vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung. Eching: IHW-Verlag. 879 s.

Francis R.A., Chadwick M.A., 2011. What makes a species synurbic? // Applied Geography. V. 32. № 2. P. 514–521.

Frimer O., 1989. Breeding performance in a Danish suburban population of Sparrowhawks *Accipiter nisus* //

Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift. Å. 83. № 2. P. 151–156.

Gahbauer M.A., Bird D.M., Clark K.E., French T., Brauning D.W. et al., 2015. Productivity, mortality, and management of urban Peregrine Falcons in northeastern North America // Journal of Wildlife Management. V. 79. № 1. P. 10–19.

Galushin V.M., 1971. A huge urban population of birds of prey in Delhi, India (Preliminary note) // Ibis. V. 113. № 4. P. 522.

Gehlbach F.R., 1996. Eastern Screech Owls in suburbia: a model of raptor urbanization // D.M. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments. London: Academic Press. P. 69–74.

Gehrt S.D., 2004. Ecology and management of striped skunks, raccoons, and coyotes in urban landscapes // N. Fascione, A. Delach, M.E. Smith (eds). People and Predators: from Conflict to Coexistnce. Washington, DC: Island Press. P. 81–104.

Gering J.C., Blair R.B., 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? // Ecography. V. 22. № 5. P. 532–541.

Glądalski M., Bańbura M., Kaliński A., Markowski M., Skwarska J. et al., 2015. Inter-annual and inter-habitat variation in breeding performance of Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) in central Poland // Ornis Fennica. V. 92. № 2. P. 34–42.

Gliwicz J., Goszczyński J., Luniak M., 1994. Characteristic features of animal populations under synurbization – the case of the Blackbird and of the Striped Field Mouse // Memorabilia Zoologica. V. 49. P. 237–244.

Gloor S., Bontadina F., Hegglin D., Deplazes P., Breitenmoser U., 2001. The rise of urban fox populations in Switzerland // Mammalian Biology. V. 66. P. 155–164.

Guppy M., Guppy S., Marchant R., Priddel D., Carlile N. et al., 2017. Nest predation of woodland birds in south-east Australia: importance of unexpected predators // Emu. V. 117. № 1. P. 92–96.

Hager S.B., 2009. Human-related threats to urban raptors // Journal of Raptor Research. V. 43. № 3. P. 210–226.

Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 2. Hawks to Bustards, 1980 / S. Cramp, K.E.L. Simmons (eds). Oxford: Oxford University Press. 695 p.

Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 8. Crows to Finches, 1994. S. Cramp, C.M. Perrins, D.J. Brooks (eds). Oxford: Oxford University Press. 899 p.

Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4. Falconiformes, 1989. U.N. Glutz von Blotzheim, K.M. Bauer, E. Bezzel (Eds). Wiesbaden: AULA-Verlag. 943 s.

Hansson L., 1986. Breeding bird communities in relation to distance from winter food supply // Ornis Fennica. V. 63. № 2. P. 47–49.

Harris S., Baker P., 2001. Urban foxes. Suffolk: Whittet Books. 152 p.

Harris S., Rayner J.M.V., 1986. A discriminant analysis of the current distribution of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Britain // Journal of Animal Ecology. V. 55. № 2. P. 605–611.

Haskell D.G., Knupp A.M., Schneider M.C., 2001. Nest predator abundance and urbanization // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 243–259.

Hedblom M., Söderström B., 2010. Landscape effects on birds in urban woodlands: an analysis of 34 Swedish cities // Journal of Biogeography. V. 37. № 7. P. 1302–1316.

Hedblom M., Söderström B., 2012. Effects of urban matrix on reproductive performance of Great Tits (*Parus major*) in urban woodlands // Urban Ecosystems. V. 15. № 1. P. 167–180.

Hoover J.P., Robinson S.K., 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. V. 104. № 11. P. 4479–4483.

Hõrak P., 1993. Low fledging success of urban Great Tits // Ornis Fennica. V. 70. № 3. P. 168–172.

Hõrak P., Lebreton J.D., 1998. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat: a comparison of urban and rural populations // Ibis. V. 140. № 2. P. 205–209.

Hõrak P., Surai P.F., Møller A.P., 2002. Fat-soluble antioxidants in the eggs of Great Tits *Parus major* in relation to breeding habitat and laying sequence // Avian Science. V. 2. № 3. P. 123–130.

Hubert P., Julliard R., Biagianti S., Poulle M.-L., 2011. Ecological factors driving the higher hedgehog (*Erinaceus europeaus*) density in an urban area compared to the adjacent rural area // Landscape and Urban Planning. V. 103. № 1. P. 34–43.

Ibáñez-Álamo J.D., Soler M., 2010. Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? // Biological Journal of the Linnean Society. V. 101. № 4. P. 759–766.

Jerzak L., 2001. Synurbanization of the magpie in the Palearctic // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 403–425.

Jokimäki J., Huhta E., 2000. Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient // Condor. V. 102. № 4. P. 838–847.

Jokimäki J., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., Sorace A., Fernández-Juricic E., Rodriguez-Prieto I. et al., 2005. Evaluation of the "safe nesting zone" hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study // Ecography. V. 28. № 1. P. 59–70.

Jokimäki J., Suhonen J., Jokimäki-Kaisanlahti M.-L., Carbó-Ramírez P., 2016. Effects of urbanization on breeding birds in European towns: impacts of species traits // Urban Ecosystems. V. 19. № 4. P. 1565–1577.

Jokimäki J., Suhonen J., Vuorisalo T., Kövér L., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., 2017. Urbanization and nest-site selection of the Black-billed Magpie (*Pica pica*) populations in two Finnish cities: from a persecuted species to an urban exploiter // Landscape and Urban Planning. V. 157. P. 577–585.

Karels T.J., Byrom A.E., Boonstra R., Krebs C.J., 2000. The interactive effects of food and predators on reproduction and overwinter survival of Arctic Ground Squirrels // Journal of Animal Ecology. V. 69. № 2. P. 235–247.

Kark S., Iwaniuk A., Schalimtzek A., Banker E., 2007. Living in the city: can anyone become an "urban exploiter"? // Journal of Biogeography. V. 34. № 4. P. 638–651.

Källander H., 1981. The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *Parus caeruleus* // Ornis Scandinavica. V. 12. № 3. P. 244–248.

Kearns L.J., Rodewald A.D., 2017. Does nest predator activity predict the location and survival of songbird nests in urbanizing landscapes? // Condor. V. 119. № 4. P. 745–760.

Kettel E.F., Gentle L.K., Quinn J.L., Yarnel R.W., 2018. The breeding performance of raptors in urban landscapes: a review and meta-analysis // Journal of Ornithology. V. 159. № 1. P. 1–18.

Kettel E.F., Gentle L.K., Yarnel R.W., Quinn J.L., 2019. Breeding performance of an apex predator, the peregrine falcon, across urban and rural landscapes // Urban Ecosystems. V. 22. № 1. P. 117–125.

King D.I., DeGraaf R.M., Smith M.-L., Buonaccorsi J.P., 2006. Habitat selection and habitat-specific survival of fledgling Ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) // Journal of Zoology. V. 269. № 4. P. 414–421.

Klett A.T., Shaffer T.L., Johnson D.H., 1988. Duck nest success in the prairie pothole region // Journal of Wildlife Management. V. 52. № 3. P. 431–440.

Koenig J., Shine R., Shea G., 2002. The dangers of life in the city: patterns of activity, injury and mortality in suburban lizards (*Tiliqua scinoides*) // Journal of Herpetology. V. 36. № 1. P. 62–68.

Konstantinov V.M., 1996. Anthropogenic transformations of bird communities in the forest zone of the Russian Plain // Acta Ornithologica. V. 31. № 1. P. 53–58.

Kosiński Z., 2001. The breeding ecology of the Greenfinch *Carduelis chloris* in urban conditions (study in Krotoszyn, W Poland) // Acta Ornithologica. V. 36. № 2. P. 111–121.

Koskimies J., 1956. Zur Charakteristik und Geschichte der nistökologischen Divergenz beim Mauersegler, *Apus apus* (L.), in Nordeuropa // Ornis Fennica. V. 33. № 3–4. P. 77–96.

Kövér L., Gyüre P., Balogh P., Huettmann F., Lengyel S. et al., 2015. Recent colonization and nest site selection of the Hooded Crow (*Corvus corone cornix* L.) in an urban environment // Landscape and Urban Planning. V. 133. P. 78–86.

Krebs C.J., Boutin S., Boonstra R., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M. et al., 1995. Impact of food and predation on the Snowshoe Hare cycle // Science. V. 269. № 5227. P. 1112–1115.

Krone O., Altenkamp R., Kenntner N., 2005. Prevalence of *Trichomonas gallinae* in Northern Goshawks from the Berlin area of Northeastern Germany // Journal of Wildlife Diseases. V. 41. № 2. P. 304–309.

Kumar N., Mohan D., Jhala Y.V., Qureshi Q., Sergio F., 2014. Density, laying date, breeding success and diet of Black Kites *Milvus migrans govinda* in the city of Delhi (India) // Bird Study. V. 61. № 1. P. 1–8.

Kübler S., Kupko S., Zeller U., 2005. The kestrel (*Falco tinnunculus* L.) in Berlin: investigation of breeding biology and feeding ecology // Journal of Ornithology. V. 146. № 3. P. 271–278.

Lack D., 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford: Clarendon Press. 343 p.

Lancaster R.K., Rees W.E., 1979. Bird communities and the structure of urban habitats // Canadian Journal of Zoology. V. 57. № 12. P. 2358–2368.

Lehikoinen E., 1986: Dependence of winter survival on size in the Great Tit *Parus major* // Ornis Fennica. V. 63. № 1. P. 10–16.

Lesiński G., 2000. Location of bird nests in vertical metal pipes in suburban built-up area of Warsaw // Acta Ornithologica. V. 35. № 2. P. 211–214.

Lima S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Canadian Journal of Zoology. V. 68. № 4. P. 619–640.

Lin W.-L., Lin S.-M., Lin J.-W., Wang Y., Tseng H.-Y., 2015. Breeding performance of Crested Goshawk *Accipiter trivirgatus* in urban and rural environments of Taiwan // Bird Study. V. 62. № 2. P. 177–184.

Luniak M., 1995. Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in cities – the background for its planned reintroduction in Warsaw // Acta Ornithologica. V. 30. № 1. P. 53–62.

Luniak M., 2004. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // W.W. Shaw, L.K. Harris, L. Vandruff (eds). Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation. Tucson: Univ. of Arizona. P. 50–55.

Luniak M., 2009. Synurbization – a new phenomenon in animal wildlife // Ecologia Urbana. V. 21. № 1. P. 12–14.

Luniak M., Kozłowski P., Nowicki W., 1997. Magpie *Pica pica* in Warsaw – abundance, distribution and changes in its population // Acta Ornithologica. V. 32. № 1. P. 77–86.

Luniak M., Mulsow R., 1988. Ecological parameters in urbanization of the European Blackbird // H. Onellet (ed.). Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Ottawa, 22–29.VI.1986. V. 2. Ottawa: Univ. of Ottawa Press. P. 1787–1793.

Luniak M., Mulsow R., Walasz K., 1990. Urbanization of the European Blackbird – expansion and adaptations of urban population // M. Luniak (ed.). Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe. Wrocław: Ossolineum. P. 186–199.

MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R., 1972. Density compensation in island faunas // Ecology. V. 53. № 2. P. 330–342.

Maklakov A.A., Immler S., Gonzalez-Voyer A., Rönn J., Kolm N., 2011. Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments // Biology Letters. V. 7. № 5. P. 730–732.

Mannan R.W., Steidl R.J., 2018. Demography of raptor populations in urban environment // C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities. Washington: Island Press. P. 51–63.

Mannan R.W., Steidl R.J., Boal C.W., 2008. Identifying habitat sinks: a case study of Cooper's Hawks in an urban environment // Urban Ecosystems. V. 11. № 2. P. 141–148.

Martin T.E., 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? // J.M. Hagan III, D.W. Johnston (eds). Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 455–473.

Martin T.E., 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns // BioScience. V. 43. № 8. P. 523–532.

Martin T.E., 2011. The cost of fear // Science. V. 334. № 6061. P. 1353–1354.

Marzluff J.M., 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 19–47.

Marzluff J.M., McGowan K.J., Donnelly R., Knight R.L., 2001. Causes and consequences of expanding American Crow populations // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers. P. 331–363.

Mason C.F., 2000. Thrushes now largely restricted to the built environment in eastern England // Diversity and Distributions. V. 6. № 4. P. 189–194.

Mason C.F., 2003. Some correlates of density in an urban Blackbird *Turdus merula* population // Bird Study. V. 50. № 2. P. 185–188.

Máthé O., Batáry P., 2015. Insectivorous and open-cup nester bird species suffer the most from urbanization // Bird Study. V. 62. № 1. P. 78–86.

McCance E., Baydack R.K., 2018. Spatial and temporal use of an urban landscape by White-tailed Deer // Environmental Analysis & Ecology Studies. V. 3. № 1. EAES.000553.2018. https://doi.org/10.31031/EAES.2018.03.000553

McDonnell M.J., 2011. The history of urban ecology: an ecologist's perspective // J. Niemelä, J.H. Breuste, T. Elmqvist, G. Guntenspergen, P. James, N.E. McIntyre (eds). Urban Ecology: Patterns, Processes and Applications. Oxford: Oxford University Press. P. 5–13.

McGrady M.J., 1991. The ecology and breeding behaviours of urban Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in Edinburgh, Scotland. PhD thesis. Edinburgh: University of Edinburgh. 181 p.

McKinney M.L., 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation // BioScience. V. 52. № 10. P. 883–890.

Mebs T., Schmidt D., 2006. Die Greifvögel Europas, Nordafrikas und Vorderasiens. Stuttgart: Franckh-Kosmos Verlag. 496 s.

Meillère A., Brischoux F., Parenteau C., Angelier F., 2015. Influence of urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-component approach // PLoS ONE. V. 10. № 8. P. e0135685. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135685

Monaghan P., 1979. Aspects of the breeding biology of Herring Gulls *Larus argentatus* in urban colonies // Ibis. V. 121. № 4. P. 475–481.

Monaghan P., Coulson J. C., 1977. Status of large gulls nesting on buildings // Bird Study. V. 24. № 2. P. 89–104.

Morozov N.S., 2009. A city as an object for synecological studies: a search for density compensation among birds breeding in urban woodland // S.I. Golovatch, O.L. Makarova, A.B. Babenko, L.D. Penev (eds). Species and Communities in Extreme Environments. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press. P. 459–520.

Møller A.P., 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic // Oecologia. V. 159. № 4. P. 849–858.

Møller A.P., 2011. Song post height in relation to predator diversity and urbanization // Ethology. V. 117. № 6. P. 529–538.

Møller A.P., 2012. Urban areas as refuges from predators and flight distance of prey // Behavioral Ecology. V. 23. № 5. P. 1030–1035.

Møller A.P., 2014. Behavioural and ecological predictors of urbanization // D. Gil, H. Brumm (eds). Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations. Oxford: Oxford University Press. P. 54–68.

Møller A.P., Erritzøe J., 2015. Brain size and urbanization in birds // Avian Research. V. 6. № 8. P. 1–7.

Møller A.P., Díaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J.D. et al., 2012. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization // Oecologia. V. 170. № 3. P. 867–875.

Møller A.P., Jokimäki J., Skorka P., Tryjanowski P., 2014. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the Blackbird (*Turdus merula*) // Oecologia. V. 175. № 3. P. 1019–1027.

Mueller J.C., Carrete M., Boerno S., Kuhl H., Tella J.L. et al., 2020. Genes acting in synapses and neuron projections are early targets of selection during urban colonization // Molecular Ecology. V. 29. № 18. P. 3403–3412.

Mueller J.C., Kuhl H., Boerno S., Tella J.L., Carrete M. et al., 2018. Evolution of genomic variation in the burrowing owl in response to recent colonization of urban areas // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 285. № 1878. Article ID: 20180206.

Negro J.J., Prenda J., Ferrero J.J., Rodríguez A., Reig-Ferrer A., 2020. A timeline for the urbanization of wild birds: the case of the lesser kestrel // Quaternary Science Reviews. V. 249: 106638.

Newton I., 1993. Predation and limitation of bird numbers // D.M. Power (ed.). Current Ornithology. V. 11. New York–London: Plenum Press. P. 143–198.

Newton I., 1998. Population limitation in birds. London: Academic Press. 597 p.

Newton I., 2004. Population limitation in migrants // Ibis. V. 146. № 2. P. 197–226.

Nice M.M., 1957. Nesting success in altricial birds // Auk. V. 74. № 3. P. 305–321.

Nilsson S.G., 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // Ornis Scandinavica. V. 15. № 3. P. 167–175.

Orell M., 1989. Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter // Ibis. V. 131. № 1. P. 112–127.

Paclík M., Misík J., Weidinger K., 2009. Nest predation and nest defence in European and North American wood-

peckers: a review // Annales Zoologici Fennici. V. 46. № 5. P. 361–379.

Pagh S., 2008. The history of urban foxes in Aarhus and Copenhagen, Denmark // Lutra. V. 51. № 1. P. 51–55.

Palacio F.X., 2020. Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders // Ibis. V. 162. № 1. P. 42–49.

Papp S., 2011. Breeding of Eurasian Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in two Hungarian towns // Aquila. V. 118. P. 49–54.

Partecke J., Gwinner E., Bensch S., 2006. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? // Journal of Ornithology. V. 147. № 4. P. 549–552.

Pedersén O., Sinclair P.J.J., Hein I., Andersson J., 2010. Cities and urban landscapes in the ancient Near East and Egypt with special focus on the city of Babylon // P.J.J. Sinclair, G. Nordquist, F. Herschend, C. Isendahl (eds). The Urban Mind: Cultural and Environmental Dynamics. Uppsala: Uppsala University Press. P. 113–147.

Pieron M.R., Rohwer F.C., 2010. Effects of large-scale predator reduction on nest success of upland nesting ducks // Journal of Wildlife Management. V. 74. № 1. P. 124–132.

Plesník J., 1992. Početnost, hnízdní úspěšnost a potrava poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) v městských a přirozených stanovištích. PhD thesis. Praha: PřF UK.

Podgórski T., Baś G., Jędrzejewska B., Sönnichsen L., Śnieżko S. et al., 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area // Journal of Mammalogy. V. 94. № 1. P. 109–119.

Pollock C.J., Capilla-Lasheras P., McGill R.A.R., Helm B., Dominoni D.M., 2017. Integrated behavioural and stable isotope data reveal altered diet linked to low breeding success in urban-dwelling blue tits (*Cyanistes caeruleus*) // Scientific Reports. V. 7. Article number 5014. https://doi.org/10.1038/s41598-017-04575-y1

Quinn J.L., Ueta M., 2008. Protective nesting associations in birds // Ibis. V. 150. Suppl. 1. P. 146–167.

Raptors in Human Landscapes: Adaptations to Built and Cultivated Environments, 1996 / D. Bird, D. Varland, J.J. Negro (eds). London: Academic Press. 396 p.

Rebolo-Ifrán N., Tella J.L., Carrete M., 2017. Urban conservation hotspots: predation release allows the grassland-specialist burrowing owl to perform better in the city // Scientific Reports. V. 7. Article number 3527. https://doi.org/10.1038/s41598-017-03853-z

Rejt Ł., 2001. Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment – the case of Warsaw // E. Gottschalk, A. Barkow, M. Mühlenberg, J. Settele (eds). Naturschutz und Verhalten. UFZ-Bericht 2. Leipzig: UFZ Leipzig-Halle. P. 81–85.

Richner H., 1989. Habitat-specific growth and fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*) // Journal of Animal Ecology. V. 58. № 2. P. 427–440.

Ricklefs R.E., 1969. An analysis of nesting mortality in birds // Smithsonian Contributions to Zoology. № 9. P. 1–48.

Riegert J., Dufek A., Fainová D., Mikeš V., Fuchs R., 2007. Increased hunting effort buffers against vole scarcity in an urban kestrel *Falco tinnunculus* population // Bird Study. V. 54. № 3. P. 353–361.

Riegert J., Fainová D., Bystřická D., 2010. Genetic variability, body characteristics and reproductive parameters of neighbouring rural and urban common kestrel (*Falco tinnunculus*) populations // Population Ecology. V. 52. № 1. P. 73–79.

Robb G.N., McDonald R.A., Chamberlain D.E., Reynolds S.J., Harrison T.J.E. et al., 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season // Biology Letters. V. 4. № 2. P. 220–223.

Robinson S.K., Thompson F.R. III, Donovan T.M., Whitehead D.R., Faaborg J., 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds // Science. V. 267. № 5206. P. 1987–1990.

Rock P., 2005. Urban gulls: problems and solutions // British Birds. V. 98. P. 338–355.

Rodewald A.D., Arcese P., 2017. Reproductive contributions of cardinals are consistent with a hypothesis of relaxed selection in urban landscapes // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article 77. P. 1–7.

Rodewald A.D., Gehrt S.D., 2014. Wildlife population dynamics in urban landscapes // R.A. McCleery, C.E. Moorman, M.N. Peterson (eds). Urban Wildlife Conservation: Theory and Practice. Berlin: Springer. P. 117–147.

Rodewald A.D., Shustack D.P., 2008. Consumer resource matching in urbanizing landscapes: are synanthropic species over-matching? // Ecology. V. 89. № 2. P. 515–521.

Rodewald A.D., Kearns L.J., Shustack D.P., 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships // Ecological Applications. V. 21. № 3. P. 936–943.

Rosenfield R.N., Madden K.K., Bielefeldt J., Curtis O.E., 2019. Cooper's Hawk (*Accipiter cooperii*), version 3.0 // The Birds of North America Online.

Runge J.P., Runge M.C., Nichols J.D., 2006. The role of local populations within a landscape context: defining and classifying sources and sinks // American Naturalist. V. 167. № 6. P. 925–938.

Rutkowski R., Rejt Ł., Tereba A., Gryczyńska-Siemiątkowska A., Janic B., 2010. Population genetic structure of the European kestrel *Falco tinnunculus* in Central Poland // European Journal of Wildlife Research. V. 56. № 3. P. 297–305.

Rutz C., 2004. Breeding season diet of Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in the city of Hamburg, Germany // Corax. V. 19. № 3. P. 311–322.

Rutz C., 2006. Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding Northern Goshawks *Accipiter gentilis* // Ardea. V. 94. № 2. P. 185–202.

Rutz C., 2008. The establishment of an urban bird population // Journal of Animal Ecology. V. 77. № 5. P. 1008–1019.

Rutz C., Bijlsma R.G., Marquiss M., Kenward R.E., 2006. Population limitation in the Northern Goshawk in Europe: a review with case studies // Studies in Avian Biology. V. 31. P. 158–197.

Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E., 1999. Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in ur-

ban, suburban and rural areas in Central Italy // Acta Ornithologica. V. 34. № 1. P. 53–58.

Samoilov B.L., Morozova G.V., Galushin V.M., Voronina T.V., 1995. Raptor population in Moscow // Bird Monitoring for Conservation. International Conference and 13th Meeting of the European Bird Census Council. Abstracts. Bird Numbers 1995. 25–30 September 1995. Parnu, Estonia. P. 43.

Scott D.M., Berg M.J., Tolhurst B.A., Chauvenet A.L.M., Smith G.C. et al., 2014. Changes in the distribution of Red Foxes (*Vulpes vulpes*) in urban areas in Great Britain: findings and limitations of a media-driven nationwide survey // PLoS ONE. V. 9. № 6. P. e99059.

Seress G., Liker A., 2015. Habitat urbanization and its effects on birds // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 61. № 4. P. 373–408.

Seress G., Hammer T., Bókony V., Vincze E., Preiszner B. et al., 2018. Impact of urbanization on abundance and phenology of caterpillars and consequences for breeding in an insectivorous bird // Ecological Applications. V. 28. № 5. P. 1143–1156.

Shang G.-Z., Zhu Y.-H., Wu Y., Cao Y.-F., Bian J.-H., 2019. Synergistic efects of predation and parasites on the overwinter survival of root voles // Oecologia. V. 191. № 1. P. 83–96.

Shochat E., 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds // Oikos. V. 106. № 3. P. 622–626.

Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H., McIntyre N.E., Hope D., 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology // Trends in Ecology and Evolution. V. 21. № 4. P. 186–191.

Sodhi N.S., James P.C., Warkentin I.G., Oliphant L.W., 1992. Breeding ecology of urban Merlins (*Falco columbarius*) // Canadian Journal of Zoology. V. 70. № 8. P. 1477–1483.

Sol D., Duncan R.P., Blackburn T.M., Cassey P., Lefebvre L., 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. V. 102. № 15. P. 5460–5465.

Sol D., Lapiedra O., González-Lagos C., 2013. Behavioural adjustments for a life in the city // Animal Behaviour. V. 85. № 5. P. 1101–1112.

Sol D., González-Lagos C., Lapiedra O., Díaz M., 2017. Why are exotic birds so successful in urbanized environments? // E. Murgui, M. Hedblom (eds). Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. Cham, Switzerland: Springer. P. 75–89.

Solaro C., 2018. Costs and benefits of urban living in raptors // J.H. Sarasola, J.M. Grande, J.J. Negro (eds). Birds of Prey: Biology and Conservation in the XXI Century. Cham, Switzerland: Springer. P. 177–196.

Solonen T., 2001. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // Ornis Fennica. V. 78. № 2. P. 49–60.

Solonen T., 2008. Larger broods in the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* near urban areas in southern Finland // Ornis Fennica. V. 85. № 4. P. 118–125.

Solonen T., Lokki H., Sulkava S., 2019. Diet and brood size in rural and urban Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in southern Finland // Avian Biology Research. V. 12. № 1. P. 3–9.

Soulsbury C.D., Baker P.J., Iossa G., Harris S., 2010. Red foxes (*Vulpes vulpes)* // S.D. Gehrt, S.P.D. Riley, B.L. Cypher (eds). Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. P. 63–75.

Stankowich T., Blumstein B.T., 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 272. № 1581. P. 2627–2634.

Stephan B., 1999. Die Amsel. Hohenwarsleben, Westarp Wissenschaften: Neue Brehm-Bücherei Band 95. 258 s.

Stillfried M., Fickel J., Börner K., Wittstadt U., Heddergott M. et al., 2017. Do cities represent sources, sinks or isolated islands for urban wild boar population structure? // Journal of Applied Ecology. V. 54. № 1. P. 272–281.

Stout W.E., Rosenfield R.N., 2010. Colonization, growth, and density of a pioneer Cooper's hawk population in a large metropolitan environment // Journal of Raptor Research. V. 44. № 4. P. 255–267.

Stout W.E., Rosenfield R.N., Holton W.G., Bielefeldt J., 2007. Nesting biology of urban Cooper's Hawks in Milwaukee, Wisconsin // Journal of Wildlife Management. V. 71. № 2. P. 366–375.

Stout W.E., Temple S.A., Papp J.M., 2006. Landscape correlates of reproductive success for an urban–suburban Red-tailed Hawk population // Journal of Wildlife Management. V. 70. № 4. P. 989–997.

Stracey C.M., Robinson S.K., 2012. Does nest predation shape urban bird communities? // C.A. Lepczyk, P.S. Warren (eds). Urban Bird Ecology and Conservation. Studies in Avian Biology. No. 45. Berkeley: University of California Press. P. 49–70.

Streby H.M., Peterson S.M., Andersen D.E., 2016. Survival and habitat use of fledgling Golden-winged Warblers in the western Great Lakes region // H.M. Streby, D.E. Andersen, D.A. Buehler (eds). Golden-winged Warbler ecology, conservation, and habitat management. Studies in Avian Biology. № 49. Boca Raton: CRC Press. P. 127–140.

Sumasgutner P., Krenn H.W., Düesberg J., Gaspar T., Gamauf A., 2013. Diet specialisation and breeding success along an urban gradient: the kestrel (*Falco tinnunculus*) in Vienna, Austria // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung. B. 38. S. 385–397.

Sumasgutner P., Nemeth E., Tebb G., Krenn H.W., Gamauf A., 2014. Hard times in the city – attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproduction rates in a bird of prey // Frontiers in Zoology 11: 48. https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-48

Sumasgutner P., Schulze C.H., Krenn H.W., Gamauf A., 2014a. Conservation related conflicts in nest-site selection of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the distribution of its avian prey // Landscape and Urban Planning. V. 127. P. 94–103.

Suri J., Sumasgutner P., Hellard E., Koeslag A., Amar A., 2017. Stability in prey abundance may buffer Black Sparrowhawks from health impacts of urbanisation // Ibis. V. 159. № 1. P. 38–54.

Surov A.V., Poplavskaya N.S., Bogomolov P.L., Kropotkina M.V., Tovpinetz N.N. et al., 2016. Synurbanization of the Com-

mon hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 7. № 1. P. 69–76.

Swihart R.K., Picone P.M., DeNicola A.J., Cornicelli L., 1995. Ecology of urban and suburban White-tailed Deer // J.B. McAninch (ed.). Urban deer: a manageable resource? Proceedings of a Symposium held at the 55th Midwest Fish and Wildlife Conference, St. Louis, Missouri, December 12–14, 1993. P. 35–44.

Šálek M., Drahníková L., Tkadlec E., 2015. Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient // Mammal Review. V. 45. № 1. P. 1–14.

Šťastný K., Bejček V., Kelcey J.G., 2005. Prague // J.G. Kelcey, G. Rheinwald (eds). Birds in European Cities. St. Katharinen: Ginster Verlag. P. 215–241.

Tatner P., 1982. Factors influencing the distribution of Magpies *Pica pica* in an urban environment // Bird Study. V. 29. № 3. P. 227–234.

The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance, 1997. E.J.M. Hagemeijer, M.J. Blair (eds). London: T & A D Poyser. 903 p.

Thienemann A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Ökologie // Archiv Hydrobiologie. B. 35. H. 2. S. 267–285.

Thompson F.R. III, 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // Ibis. V. 149. Suppl. 2. P. 98–109.

Thornton M., Todd I., Roos S., 2017. Breeding success and productivity of urban and rural Eurasian sparrowhawks *Accipiter nisus* in Scotland // Écoscience. V. 24. № 3–4. P. 115–126.

Tomiałojć L., 1976. The urban population of Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe – its origin, increase and distribution // Acta Zoologica Cracoviensia. V. 21. № 18. P. 585–631.

Tomiałojć L., 1980. The impact of predation on urban and rural Woodpigeon [*Columba palumbus* (L.)] populations // Polish Ecological Studies. V. 5. № 4. P. 141–220.

Tomiałojć L., 1982. Synurbanization of birds and the prey-predator relations // M. Luniak, B. Pisarski (eds). Animals in Urban Environment. Wrocław: Zaklad Narodowy im. Ossolinskich–Wydawnictwo. P. 131–139.

Tomiałojć L., 1985. Urbanization as a test of adaptive potentials in birds // V.D. Ilyichev, V.M. Gavrilov (eds). Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici, Moscow, August 16–24, 1982. Vol. 2. Moscow: Nauka. P. 608–614.

Tomiałojć L., 1993. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 1. Breeding numbers, distribution and nest sites // Acta Ornithologica. V. 27. № 2. P. 131–157.

Tomiałojć L., 1994. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 2. Reproduction and mortality // Acta Ornithologica. V. 29. № 2. P. 101–121.

Tomiałojć L., 1998. Breeding bird densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case // Acta Ornithologica. V. 33. № 3–4. P. 159–171.

Tomiałojć L., 2017. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds // E. Murgui, M. Hedblom (eds). Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. Cham, Switzerland: Springer. P. 271–286.

Tomiałojć L., Profus P., 1977. Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wroclaw and in an adjacent Querco-Carpinetum forest // Acta Ornithologica. V. 16. № 4. P. 117–177.

Tomiałojc L., Stawarczyk T., 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, Liczebność i Zmiany. Wrocław: PTPP "pro Natura". 870 s.

Tomiałojć L., Wesołowski T., Walankiewicz W., 1984. Breeding bird communities of primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // Acta Ornithologica. V. 20. № 3. P. 241–310.

Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation, 2010. S.D. Gehrt, S.P.D. Riley, B.L. Cypher (eds). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 284 p.

Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities, 2018. C.W. Boal, C.R. Dykstra (eds). Washington: Island Press. 302 p.

van Balen J.H., 1980. Population fluctuations of the Great Tits and feeding conditions in winter // Ardea. V. 68. № 1–4. P. 143–164.

van Horne B., 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality // Journal of Wildlife Management. V. 47. № 4. P. 893–901.

Vincze E., Seress G., Lagisz M., Nakagawa S., Dingemanse N.J. et al., 2017. Does urbanization affect predation of bird nests? A meta-analysis // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article number 29. P. 1–12. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00029

Vuorisalo T., Andersson H., Hugg T., Lahtinen R., Laaksonen H. et al., 2003. Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two Finnish cities // Landscape and Urban Planning. V. 62. № 2. P. 69–87.

Wandeler P., Funk S.M., Largiadèr C.R., Gloor S., Breitenmoser U., 2003. The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat // Molecular Ecology. V. 12. № 3. P. 647–656.

Watson H., Videvall E., Andersson M.N., Isaksson C., 2017. Transcriptome analysis of a wild bird reveals physiological responses to the urban environment // Scientific Reports 7. Article number 44180. https://doi.org/10.1038/srep44180

Wendland V., 1980. Der Waldkauz (*Strix aluco*) im bebauten Stadtgebiet von Berlin (West) // Beiträge zur Vogelkunde. B. 26. H. 3/4. S. 157–171.

Wesołowski T., 2007. Primeval conditions – what can we learn from them? // Ibis. V. 149. Suppl. 2. P. 64–77.

Wesołowski T., Tomiałojć L., 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? // Journal of Avian Biology. V. 36. № 5. P. 361–367.

Węgrzynowicz A., 2017. Breeding parameter changes in two syntopic urban Sparrow species with contrasting population trends // Ornis Fennica. V. 94. № 3. P. 113–124.

Wiens J.A., 1989. The Ecology of Bird Communities. Vol. 1. Foundations and Patterns. Cambridge: Cambridge University Press. 539 p.

Wiens J.A., 1989a. The Ecology of Bird Communities. Vol. 2. Processes and Variations. Cambridge: Cambridge University Press. 316 p.

Zanette L., Smith J.N.M., van Oort H., Clinchy M., 2003. Synergistic effects of food and predators on annual reproductive success in song sparrows // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. V. 270. № 1517. P. 799–803.

Zanette L.Y., White A.F., Allen M.C., Clinchy M., 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year // Science. V. 334. № 6061. P. 1398–1401.

Ziege M., Babitsch D., Brix M., Kriesten S., Straskraba S. et al., 2016. Extended diurnal activity patterns of European rabbits along a rural-to-urban gradient // Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 81. № 5. P. 534–541.

Ziege M., Brix M., Schulze M., Seidemann A., Straskraba S. et al., 2015. From multifamily residences to studio apartments: shifts in burrow structures of European rabbits along a rural-to-urban gradient // Journal of Zoology. V. 295. № 4. P. 286–293.

THE ROLE OF PREDATORS IN SHAPING URBAN BIRD POPULATIONS. 1. WHO SUCCEEDS IN URBAN LANDSCAPES?

N. S. Morozov*

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

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

To date, urbanization resulted in the development of peculiar, often extremely dense, urban populations in some wild bird and mammal species. However, until the beginning of the 20th century, the number of species with such populations was very small. Some of the few fully synanthropic and the very few of partially synanthropic species were the only ones to achieve high breeding densities in urban areas at the time. But later during the same century urban populations began to develop in an increasing number of species which formerly inhabited rural or natural areas and seemed to avoid urban landscapes at least in the breeding season. The roles of different types of species interactions in this proccess known currently as synurbization are still poorly understood. The present review is composed of four papers and it aims at summarizing information regarding the role of predators in the emergence of peculiar bird populations in urban environments. The first paper provides introductory information on the terminology used, it categorizes species based on their relationship to urbanization, and it points at some sources of uncertainty concerning criteria a species should meet to be considered synurbic. Then it mentions some of the attempts in the literature at identifying species' traits that can provide their success in colonizing urban landsapes. At last, ecological mechanisms by which extra-high breeding densities could be achieved in synurbic bird species are discussed. Among birds and mammals, morphologically and ecologically very different species from distant taxa occupying different positions in food webs succeed in urban environments. In particular, a number of predatory birds and mammals have formed synurbic populations, especially so in the last 4–5 decades. Some of them, especially specialist bird predators among birds of prey, show high breeding performance in urban/urbanizing landscapes. However, it does not mean that predation pressure on prey species has increased in cities. High densities in fully synanthropic species in cities can probably be accounted for by the availability of anthropogenic resources, combined with a competitive release in species-poor built-up patches that they prefer to inhabit. In contrast, with regard to the majority of synurbic species this explanation is inconclusive. The highest local breeding densities in synurbic populations are usually recorded in human-made, semi-natural, or natural green spaces in urban landscapes, e.g. in preserved forest fragments. Such urban green areas not infrequently support high species diversity and densities of breeding birds including many potential competitors. So there is no reason to believe that a competitive release could play an important role in the rise of synurbic birds inside these areas. Moreover, at a local scale not infrequently some congeners and ecologically similar bird species became synurbic during the same or widely overlapping periods of time. It remains unclear why the increase of their breeding densities in urban green spaces was not limited at lower levels by the same factors, especially species interactions, that seem to operate in similar habitats in more natural landscapes. A number of experts believe that, at least initially, comparatively low predation pressure in cities was one of the major factors which provided the "excess" population growth in avian prey. However, this point of view is controversial.

Keywords: birds, urbanization, synurbization, synurbic species, species interactions, predation pressure, predation paradox, ecological release

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1262–1275

УДК 591.556+598.243.5

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗАКРЫТОГНЕЗДЯЩИХСЯ ЧИСТИКОВЫХ ПТИЦ (ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) КОЛОНИИ ОСТРОВА ТАЛАН (ОХОТСКОЕ МОРЕ): ИЗМЕНЕНИЯ ЗА 20 ЛЕТ

© 2021 г. Д. С. Водолазова[a, *], А. В. Клёнова[a, **], В. А. Зубакин[b, c], Е. В. Зубакина[c]

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

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

[c] Союз охраны птиц России, Москва, 111123 Россия

*e-mail: aethia@yandex.ru

**e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Поступила в редакцию 06.08.2020 г.
После доработки 29.10.2020 г.
Принята к публикации 31.10.2020 г.

Сбор сведений о биологии морских птиц обычно происходит в локальных гнездовых поселениях в течение относительно небольших промежутков времени. Однако меняющиеся условия среды или текущее демографическое состояние конкретной популяции могут оказывать существенное влияние на поведение особей тех или иных видов, что становится заметным при долговременных исследованиях. В настоящем исследовании мы оценили возврат взрослых особей в места размножения, частоту смены партнера и гнездовых камер, а также встречаемость клубных пар у четырех видов чистиковых – большой конюги (*Aethia cristatella*), белобрюшки (*A. psittacula*), ипатки (*Fratercula corniculata*) и топорка (*F. cirrhata*), гнездившихся на о-ве Талан (Охотское море) в 2008–2015 гг., и сравнили результаты с аналогичными показателями для данной колонии, полученными в 1989–1991 гг. Успех размножения в 1989-1991 гг. у всех видов был высоким, в период 2008–2015 гг. у большой конюги и белобрюшки – наоборот, крайне низким. Кроме того, за время между этими периодами численность большой конюги и белобрюшки на острове снизилась в несколько раз, у топорка уменьшилась не столь существенно, а численность ипатки, наоборот, возросла. В 2008–2015 гг. были индивидуально помечены цветными кольцами 339 больших конюг, 57 белобрюшек, 38 ипаток и 44 топорка. Средняя доля возврата в колонию на следующий год в этот период составила 77, 82, 66 и 85% для большой конюги, белобрюшки, ипатки и топорка соответственно. 62% пар больших конюг и 46% пар белобрюшек распадались на следующий сезон, при этом распад пар по причине вероятной гибели одного из партнеров у обоих видов происходил лишь в половине случаев; в остальных 50% случаев распад пар происходил при жизни обоих партнеров – каждый из них продолжал появляться в колонии и формировал новую пару. Гнездовую камеру меняли на следующий год 16% больших конюг, 12% белобрюшек и 22% топорков. От 13 до 18% больших конюг, белобрюшек и ипаток формировали клубные пары помимо основных (брачных) пар; клубные пары мы зафиксировали и у топорка. Для него, а также белобрюшки и ипатки клубные пары описаны впервые. Наша работа показала, что, несмотря на произошедшие за 20 лет падение численности трех видов и увеличение численности четвертого, доля возврата особей всех видов в колонию на следующий год сохранилась примерно на прежнем уровне. Однако при низкой и продолжающей снижаться численности и стабильно низком успехе размножения у большой конюги и белобрюшки несколько увеличилась частота распада пар. С другой стороны, вероятность смены гнездовой камеры для большой конюги, наоборот, понизилась. Это может говорить о снижении конкуренции за места гнездования в результате падения численности, вследствие чего большинство птиц заняли теперь оптимальные для вида гнездовые камеры.

Ключевые слова: процент возврата, смена партнера, гнездовой консерватизм, продолжительность жизни, морские колониальные птицы, чистиковые

DOI: 10.31857/S0044513421090129

Общепризнано, что морские колониальные птицы служат хорошими индикаторами состояния морских экосистем (Frederiksen et al., 2007; Piatt et al., 2007; Parsons et al., 2008; Durant et al.,

2009 и др.), поскольку они на протяжении всего года в значительной степени зависят от ресурсов очень изменчивой морской среды. Размножение на суше только усиливает эту зависимость, накладывая существенные ограничения. Так, например, предсказуемость расположения кормовых объектов и расстояние, которое необходимо преодолевать от мест кормежки до места гнездования, может во многом определять успех размножения птиц в колонии (Weimerskirch, 2007; Harding et al., 2013 и др.). Зависимость морских птиц не только от морских экосистем, но и от местоположения удобных для размножения участков суши, влияет на многие характеристики их биологии, не только физиологические и анатомические, но и экологические, поведенческие и демографические (Ballance, 2007). Исследования разных популяций некоторых видов чайковых (Laridae, Charadriiformes) и трубконосых (Procellariiformes) показали чрезвычайную пластичность демографических и этологических характеристик этих видов под влиянием условий среды (Hatch et al., 1993; Golet et al., 1998; Weimerskirch, 2001 и др.). Однако в какой степени среда может влиять на данные характеристики других групп морских птиц, до сих пор до конца не ясно (Evans, Nettleship, 1985; Cooch, Ricklefs, 1994).

Семейство чистиковые (Alcidae, Charadriiformes) – систематическая группа небольших и средних по размеру морских птиц, большая часть которых в сезон размножения ведет колониальный образ жизни. Чистиковые считаются группой с не слишком выраженной пластичностью демографических и этологических характеристик, по сравнению, например, с чайковыми, известными своими широкими адаптивными свойствами (Weimerskirch, 2001). Однако данные по многим важным характеристикам популяций чистиковых попросту отсутствуют в литературе, что затрудняет понимание истинной картины. Так, о продолжительности жизни, постоянстве пар и гнездовых камер, уровню филопатрии и другим параметрам для многих видов представлены только общие сведения по той или иной колонии или же они отсутствуют вовсе. Изменчивость этих параметров и зависимость от факторов среды тем более остаются неизвестными (Ballance, 2007).

Объекты данного исследования – большая конюга (*Aethia cristatella*), белобрюшка (*A. psittacula*), ипатка (*Fratercula corniculata*) и топорок (*F. cirrhata*) – относятся к двум близкородственным трибам: конюг Aethini и тупиков Fraterculini. Конюги – мелкие планктоноядные птицы, тупики – средние по размеру и преимущественно рыбоядные. И те, и другие размножаются в смешанных колониях на склонах островов и скалистых берегов северной части Тихого океана. Гнездятся в норах, расщелинах и нишах между камнями, социально моногамны, откладывают единственное яйцо, при этом родители вносят примерно равный вклад в заботу о потомстве. На поверхности колонии на камнях птицы формируют клубы, где отдыхают и проявляют социальную активность. Эти виды практически не территориальны, охраняют только свою гнездовую камеру и, вероятно, небольшой участок перед ней. Белобрюшки и ипатки кормятся в море у берега, топорки – дальше, на расстоянии до 20 км от колонии, тогда как большие конюги могут кормиться на расстоянии более 100 км от колонии (Харитонов, 1980, 1990, 1990а, 2011; Зубакин, 1990, 2007; Конюхов, 1990, 1990а; Jones, 1993; Gaston, Jones, 1998; Jones et al., 2001; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a).

Остров Талан – хорошее место для изучения изменчивости этологических и демографических характеристик выбранных видов. В конце 1980-х–начале 1990-х гг. на этом небольшом скалистом останце площадью всего около 2.5 км^2, расположенном в прибрежной части Охотского моря, гнездились более 1.3 млн морских птиц 12 видов (Кондратьев и др., 1992). Такое обилие объяснялось удачным сочетанием топографических и гидрологических условий, благодаря которым сформировались стационарные круговые течения и холодные фронты, обеспечивавшие изобилие планктона (Андреев и др., 2010). Однако с тех пор численность морских птиц о-ва Талан претерпела колоссальные изменения. В частности, к 2017 г. численность большой конюги и белобрюшки сократилась в несколько раз, численность топорка также сократилась, но не столь значительно, а численность ипатки, наоборот, выросла. Особенно показательно изменение состояния популяции большой конюги: если в начале 1990-х гг. большая конюга была самым многочисленным видом, насчитывающим более 1 млн особей, то к 2007–2008 гг. ее численность сократилась более чем в три раза, а к 2017 г. уменьшилась до всего лишь 35–37 тыс. особей (Кондратьев и др., 1992; Андреев и др., 2010; Андреев, Голубова, 2019). У всех перечисленных видов в 2000-е гг. начал снижаться успех размножения, особенно сильно – у большой конюги, у которой на протяжении ряда лет этот показатель держался на нулевой отметке (Голубова, 2010, 2015; Андреев, Голубова, 2019). Причина таких изменений кроется, вероятно, в перестройке экосистемы шельфовой зоны Тауйской губы Охотского моря со сменой преобладания различных групп планктона и мелких рыб, являющихся кормом для чистиковых птиц (Андреев, Голубова, 2019). Все это делает популяции четырех видов чистиковых на о-ве Талан уникальным объектом для изучения изменения демографических и этологических характеристик морских птиц под влиянием ухудшающихся условий внешней среды.

В 1988–1991 гг. В.А. и Е.В. Зубакины с помощью мечения индивидуальными наборами цвет-

ных колец на о-ве Талан исследовали возврат особей в колонию на следующий сезон, а также частоту сохранения брачных пар и гнездовых камер у большой конюги, белобрюшки, ипатки и топорка (Zubakin, Zubakina, 1993). В данной работе мы в течение семи полевых сезонов в период с 2008 по 2015 гг. в том же месте аналогичными методами оценили те же характеристики, а также частоту встречаемости у каждого из четырех видов чистиковых клубных пар (пар, формируемых в клубах на камнях птицами, уже имеющими как брачного партнера, так и, часто, гнездовую камеру с яйцом) (Зубакин и др., 2010). В обсуждении представлено подробное сравнение всех исследуемых характеристик четырех видов в периоды 1988–1991 гг. и 2008–2015 гг.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили на о-ве Талан (59°18′ с.ш., 149°04′ в.д.), расположенном в Тауйской губе Охотского моря примерно в 100 км от г. Магадан, в 2008–2011 гг. и в 2013–2015 гг. в период с конца мая до середины августа. Отлов и наблюдения за мечеными птицами проводили на двух экспериментальных участках. Один из них, площадью 120 м^2, располагался на склоне северной экспозиции на высоте около 25 м над ур. м. В годы наблюдений здесь гнездились около 80 пар больших конюг, 10 пар белобрюшек, 10 пар ипаток и 13 пар топорков. Второй участок (82 м^2), был расположен на склоне западной экспозиции на высоте 15 м над ур. м. На этом участке находились гнездовые камеры около 50 пар больших конюг, 8 пар белобрюшек, 6 пар ипаток и 4 пар топорков. На обоих участках на поверхности камней располагались клубы, где в дневное время птицы исследуемых видов отдыхали и проявляли социальную активность.

Для индивидуального мечения птиц отлавливали 1 раз в 2–4 дня с помощью небольших сеточек с петлями из лески, которые размещали на поверхности “посадочных” и клубных камней, и рыболовных сетей, закрывающих вход в гнездовые камеры. Каждую пойманную птицу снабжали металлическим кольцом с уникальным номером и индивидуальным набором цветных пластиковых колец. У каждой птицы измеряли основные линейные параметры, определяли вес, наличие наседного пятна, а у части особей также брали по 5–7 контурных перьев для определения пола методом ПЦР-амплификации ДНК (Griffiths et al., 1998; Cerit, Avanus, 2007). Все отловленные птицы были во взрослом наряде, т.е. не младше трех лет, достигшие половозрелости (Jones, 1993a; Jones et al., 2001; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a).

Наблюдения за мечеными птицами проводили ежедневно из стационарных засидок, расположенных в нескольких метрах от границ участков. В начале сезона наблюдения осуществляли примерно с 5:00–7:00 до 11:00–13:00, по ходу сезона размножения они постепенно были перенесены на более позднее время в связи со сдвигом времени активности исследуемых видов. С конца июля наблюдения иногда проводили и днем, с 14:00 до 17:00, поскольку во второй половине сезона ипатки и топорки массово присутствовали на клубных камнях и в дневное время. Кроме фиксации присутствия на участке окольцованных особей, по заходам и выходам птиц в свои гнездовые камеры отмечали месторасположение последних, регистрировали наличие или отсутствие у птиц корма для птенца, а также отмечали партнеров меченых особей во время исполнения брачных демонстраций (биллингов или дуэтов, терминология взята из Manuwal, Manuwal, 1979; Jones, 1993; Бахтурина, Клёнова, 2015; Водолазова, Клёнова, 2019). Всего в 2008–2011 гг. и 2013–2015 гг. были помечены 339 больших конюг, 57 белобрюшек, 38 ипаток и 44 топорка. У 185, 41, 27 и 10 особей каждого вида соответственно определили пол методом ПЦР-амплификации ДНК.

При оценке среднего уровня выживаемости птиц от года к году мы исходили из предположения, что вероятность эмиграции у взрослых особей всех исследуемых видов пренебрежимо мала, и частота встреч окольцованных птиц в следующем году близка к реальной выживаемости особей данных видов. Действительно, высокий уровень гнездового консерватизма был показан ранее для многих видов чистиковых, в том числе и для объектов исследования (Sealy, Bedard, 1973; Конюхов, 1990; Zubakin, Zubakina, 1993; Jones, 1993; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Sandvik et al., 2008; Helgason, 2012). Регулярные осмотры других частей колонии о-ва Талан не выявили там меченых птиц, которые одновременно не были встречены в тот же год в районе места отлова.

При оценке уровня выживаемости мы брали в расчет только предположительных особей-резидентов, т.е. особей, хотя бы раз встреченных после того, как они были отловлены в год кольцевания. Доля возврата между каждой парой лет, или годовая выживаемость особей, была рассчитана как доля особей-резидентов, встреченных на следующий год, из количества особей-резидентов, окольцованных в предшествующий год. К примеру, доля возврата между 2009 и 2010 гг. была рассчитана как доля птиц, встреченных в 2010 г., от окольцованных в 2009 г. особей-резидентов.

Для оценки постоянства гнездовых камер учитывали только особей, для которых было точно известно местоположение гнездовой камеры на протяжении не менее двух лет. Если особь использовала одну и ту же гнездовую камеру в течение двух лет, отмечали факт сохранения гнездо-

вой камеры, если особь на второй год перемещалась в другую, – отмечали факт смены гнездовой камеры. При этом партнеров учитывали независимо друг от друга, поскольку у данных видов ранее были отмечены случаи распада пар на следующий сезон с сохранением гнездовой камеры за тем или иным партнером (Jones, 1993; Zubakin, Zubakina, 1993). Так, если пара сохраняла гнездовую камеру на следующий год, такое событие отмечали как два факта сохранения гнездовой камеры, если же один из партнеров менял гнездовую камеру, а второй сохранял ее – отмечали один факт сохранения и один факт смены. Если особь использовала одну и ту же гнездовую камеру три/четыре года подряд, отмечали два/три факта сохранения гнездовой камеры. Т.е. в данном случае объем выборки включал в себя не количество особей, для которых камера была известна на протяжении того или иного периода, а количество двухлетних промежутков для индивидуально опознаваемых особей каждого вида, во время которых было точно известно месторасположение гнездовой камеры данной особи. Для оценки постоянства гнездовых камер рассчитывали процент сохранения гнездовой камеры как отношение количества отмеченных фактов сохранения гнездовой камеры к суммарному количеству отмеченных фактов сохранения и смены гнездовой камеры. Для больших конюг и белобрюшек подсчитывали как общий процент сохранения гнездовой камеры для вида, так и отдельно проценты сохранения гнездовой камеры у самцов и самок.

Оценивая постоянство пар на протяжении двух и более сезонов размножения, партнерами мы считали особей, исполняющих брачную демонстрацию (биллинг) и/или регулярно заходящих в одну и ту же гнездовую камеру. Если особь на протяжении сезона размножения исполняла брачную демонстрацию с единственным партнером, его считали брачным партнером. Если партнеров по брачной демонстрации было два и более, то брачным партнером считался тот, с кем особь исполняла брачные демонстрации наиболее часто и/или с которым регулярно заходила в одну и ту же гнездовую камеру. Остальных партнеров, с которыми особь исполняла брачные демонстрации редко или однократно, считали клубными партнерами. Для оценки постоянства брачных пар использовали данные только о брачных партнерах и только о парах, где оба партнера были индивидуально опознаваемы. Если брачная пара сохранялась на следующий сезон, отмечали факт сохранения пары, если хотя бы одного партнера отмечали на следующий сезон с другим брачным партнером, – отмечали распад. Если пара сохранялась на протяжении двух/трех сезонов размножения, такое событие отмечали как один/два факта сохранения пары. Таким образом, объем выборки в данном случае включал в себя не количество особей, для которых партнер был известен на протяжении того или иного периода, а количество двухлетних промежутков для индивидуально опознаваемых пар, во время которых была точно известна судьба обоих партнеров. Также мы попытались оценить причины распада пар. Для этого в случае распада пары мы учитывали судьбу каждого партнера. Если один из партнеров не появлялся более в колонии, считали, что распад пары произошло по причине гибели одного из партнеров. Если же оба партнера продолжали появляться в колонии, и хотя бы один из них имел нового брачного партнера, считали, что имел место случай “развода” (divorce, по: Jones, Montgomerie, 1991; Jones, 1993). Для оценки постоянства брачных пар рассчитывали процент сохранения брачных пар как отношение количества отмеченных фактов сохранения пар к суммарному количеству отмеченных фактов сохранения и распада пар.

Для оценки частоты встречаемости у всех четырех видов клубных партнеров мы подсчитывали процент особей, имевших двух и более партнеров, от общего количества особей, чьи партнер/партнеры были точно известны. При этом если у особи были известны партнеры в течение двух и более лет, мы учитывали эту особь для каждого года независимо. В данном разделе исследования, кроме пар, в которых и брачные и клубные партнеры были окольцованы, мы использовали также пары, в которых у меченого партнера кроме окольцованного брачного партнера присутствовал также немеченый клубный партнер. В таком случае мы не могли точно сказать, сколько клубных партнеров было у такой птицы, но отмечали факт наличия как минимум одного клубного партнера помимо точно известного брачного. Для большой конюги и белобрюшки подсчитывали как общий показатель встречаемости клубных партнеров для вида, так и отдельно этот показатель для самцов и самок.

Статистическую обработку данных проводили в программах OpenOffice 4.1.4.Calc (The Apache Software Foundation) и Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.). Для оценки межвидовых и межполовых различий в демографических и этологических показателях использовали критерий χ^2 с поправкой Йетса (Yates corrected Chi-square).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение самцов и самок среди отловленных особей, у которых пол был определен генетически, несколько различалось у разных видов. Так, у трех видов из четырех незначительно преобладали самки. У большой конюги они составляли 58%, у ипатки – 52%, у топорка – 60% от окольцованных птиц, чей пол был определен ге-

Таблица 1. Встречаемость окольцованных особей четырех видов чистиковых на двух участках наблюдения на о-ве Талан в 2008–2015 гг.

	Показатель	2008	2009	2010	2011	2013	2014	2015	Всего
Большая конюга	Окольцовано особей,	75	37	115	6	34	44	28	339
	в том числе особей-резидентов из окольцованных в этот же год	67	26	97	5	22	28	13	258
	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	–	68.7	80.8	87.6	–	77.3	71.4	77.2*
Белобрюшка	Окольцовано особей,	12	12	12	3	8	3	7	57
	в том числе особей-резидентов из окольцованных в этот же год	9	6	11	2	5	1	3	37
	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	–	55.6	83.3	90.9	–	80.0	100	82.0*
Ипатка	Окольцовано особей,	9	0	2	1	13	4	9	38
	в том числе особей-резидентов из окольцованных в этот же год	8	0	2	1	8	2	9	30
	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	–	100	–	0.0	–	62.5	100	65.6*
Топорок	Окольцовано особей,	2	0	10	1	5	9	17	44
	в том числе особей-резидентов из окольцованных в этот же год	2	0	10	0	4	7	10	33
	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	–	100	–	80.0	–	75.0	85.7	85.2*

Примечания. Выживаемость особей, окольцованных в 2011 г., не была рассчитана по причине отсутствия наблюдений в 2012 г. Прочерк – нет данных.
* Средняя доля особей, встреченных на следующий год повторно, из окольцованных в прошлый год особей-резидентов.

нетически (n = 185, 27 и 10 соответственно). У белобрюшки преобладали самцы – они составляли 63% (n = 41). Различия достоверны только между соотношениями полов большой конюги и белобрюшки (χ^2 с поправкой Йетса, $p < 0.05$).

Среди отловленных птиц большинство особей (80% больших конюг, 75% белобрюшек, 73% ипаток, 96% топорков) были определены нами как размножающиеся, поскольку имели явно выраженное наседное пятно.

Окольцованные птицы в большинстве случаев были резидентами и продолжали появляться в колонии после отлова на протяжении всего сезона размножения: в среднем 71.7% (46.4–89.3%) больших конюг, 60.3% (33.3–91.7%) белобрюшек, 80.1% (50–100%) ипаток и 83.3% (58.8–100%) топорков встречались в колонии в год отлова повторно.

Процент возврата на следующий год варьировал от 68.7 до 87.6% для большой конюги, от 55.6 до 100% для белобрюшки, от 0 до 100% для ипатки и от 75 до 100% для топорка, составляя в среднем за период исследования 77, 82, 66 и 85% соответственно (табл. 1). Из 75 больших конюг, 12 белобрюшек, 9 ипаток и 2 топорков, окольцованных взрослыми и размножающимися (т.е. в возрасте не менее 3 лет) в 2008 г. на участке западного склона, 7 (9.3%) больших конюг, 3 (25%) белобрюшки, 2 (22.2%) ипатки и 2 (100%) топорка были встречены повторно в 2015 г., т.е. в возрасте не менее 10 лет. Из 104 больших конюг, 2 белобрюшек и 10 топорков, окольцованных взрослыми и размножающимися (т.е. в возрасте не менее 3 лет) в 2010 г. на участке северного склона, 40 (38.5%) больших конюг, 1 (50%) белобрюшка и 5 (50%) топорков были встречены повторно в 2015 г., т.е. в возрасте не менее 8 лет.

Все исследованные виды чистиковых продемонстрировали высокий уровень сохранения гнездовой камеры на следующий сезон размножения: 86.2% больших конюг (86.4% самцов и 85.7% самок), 88.2% белобрюшек (86.4% самцов и 91.7% самок), 75% ипаток и 77.8% топорков продолжали заселять ту же гнездовую камеру на следующий сезон (различия недостоверны, χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$ для всех сравнений между видами, табл. 2). Максимальная отмеченная нами длительность сохранения гнездовой камеры для топорков и ипаток составила два года, а для больших конюг и белобрюшек – шесть лет. Частота сохранения гнездовых камер не различалась достоверно между самцами и самками большой ко-

Таблица 2. Частота сохранения гнездовых камер на следующий сезон особями четырех видов чистиковых

Показатель		Большая конюга	Белобрюшка	Ипатка	Топорок
Доля особей, сохранивших гнездовые камеры на следующий сезон, %	Всего	86.2 $n = 65$	88.2 $n = 34$	75.0 $n = 4$	77.8 $n = 9$
	Самцы	86.4 $n = 44$	86.4 $n = 22$	–	–
	Самки	85.7 $n = 21$	91.7 $n = 12$	–	–
Максимальная зафиксированная продолжительность сохранения камеры, лет	Самцы	6	6	2	2
	Самки	5	5	–	2

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество зафиксированных фактов сохранения или смены гнездовой камеры на следующий сезон окольцованными особями каждого вида.

нюги и белобрюшки (χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$ для обоих видов). Самки этих видов, вместе с гнездовой камерой, как правило, сохраняли и партнера. Редко самки сохраняли за собой камеру, меняя при этом партнера; обычно такое случалось по причине вероятной гибели прежнего самца. Например, одна самка белобрюшки, на протяжении четырех лет занимавшая гнездовую камеру вместе с одним и тем же партнером, на пятый год вновь поселилась в той же камере уже с новым партнером. Ее прежний партнер в колонии больше не появлялся. Однако были и исключения. Так, одна самка большой конюги занимала одну и ту же камеру на протяжении пяти лет, при этом в течение двух лет индивидуальность ее брачных партнеров была неизвестна, в другие три года она каждый раз меняла партнера, причем ее прежние партнеры продолжали появляться на участке, находившемся под наблюдением.

61.9% пар больших конюг и 46.2% пар белобрюшек распались на следующий сезон (табл. 3). Для ипатки и топорка данных недостаточно: за весь период наблюдений удалось отследить лишь по одной паре каждого вида, в которой оба партнера были окольцованы и появились на следующий сезон на участках колонии. При этом пара ипатки распалась, а пара топорка сохранилась на следующий сезон, а далее – распалась после вероятной гибели самки, с появлением у самца нового партнера. Распад пар по причине гибели одного из партнеров у больших конюг и белобрюшек происходил лишь в половине случаев. Так, из всех отслеженных пар, 33.3% пар больших конюг и 23.1% пар белобрюшек распадались при наличии в колонии обоих прежних партнеров, при этом у одного или обоих из них на следующий год фиксировали нового партнера (табл. 3). У нескольких особей (двух самцов и трех самок большой конюги и одного самца и одной самки белобрюшки) мы зафиксировали смену партнеров каждый год на протяжении как минимум трех лет подряд. Максимально зафиксированная нами продолжительность существования пары у данных видов – 3 года для большой конюги и 4 года для белобрюшки; причем позднее такие пары вероятнее всего распадались по причине гибели (исчезновения) одного из партнеров. Для одной самки большой конюги, партнеров которой удалось отследить на протяжении максимального периода времени, было отмечено сначала три факта смены брачного партнера на следующий сезон, а затем – три факта сохранения брачной связи с одним и тем же партнером. Данное наблюдение, возможно, свидетельствует о влиянии возраста на формирование брачных связей: молодые особи могут быть более пластичны и формировать год от года пару с разными партнерами, тогда как более взрослые склонны предпочитать проверенного партнера.

Наличие клубных партнеров отмечено у 18% больших конюг (у 11.6% самцов и 23.9% самок), 12.5% белобрюшек (у 6.3% самцов и 18.8% самок) и 14.3% ипаток. Из этих цифр видно, что у самок большой конюги и белобрюшки наблюдается чуть более частое присутствие клубных партнеров, по сравнению с самцами (различия, однако, недостоверны, χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$; табл. 4). Для ипатки мы отметили только одну самку, у которой был как минимум один клубный партнер. Нам не удалось зафиксировать меченых топорков с клубными партнерами, но нам приходилось наблюдать брачные демонстрации немеченой особи топорка с двумя партнерами, произошедшие последовательно в течение нескольких минут, что указывает на существование клубных партнеров и у этого вида. Максимальное количество зафиксированных клубных партнеров у большой конюги и белобрюшки оказалось равно двум (т.е. особи этих видов на протяжении одного сезона размножения могли исполнять брачные демонстрации еще с двумя клубными партнерами помимо брачного). Однако подобное за весь период наблюдений достоверно было от-

Таблица 3. Частота распада пар на следующий сезон у двух видов чистиковых

Показатель		Большая конюга (n = 21)	Белобрюшка (n = 13)
Доля пар, распавшихся в следующем сезоне, %	Всего	61.9 n = 13	46.2 n = 6
	Распад при исчезновении из колонии одного из партнеров	28.6 n = 6	23.1 n = 3
	Распад при наличии в колонии обоих партнеров (“развод”)	33.3 n = 7	23.1 n = 3
Максимальная зафиксированная продолжительность сохранения пары, лет		3	4

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество двухлетних промежутков для индивидуально опознаваемых пар, во время которых была точно известна судьба обоих партнеров.

Таблица 4. Частота встречаемости клубных партнеров у окольцованных особей четырех видов чистиковых

Показатель		Большая конюга	Белобрюшка	Ипатка	Топорок
Доля особей, имеющих одного и более клубных партнеров, %	Всего	18 n = 89	12.5 n = 32	14.3 n = 7	0* n = 7
	Самцы	11.6 n = 43	6.3 n = 16	–	–
	Самки	23.9 n = 46	18.8 n = 16	–	–
Максимально зафиксированное количество клубных партнеров (число особей) у одной особи	Самцы	2	2	0	0
	Самки	1	1	1	0

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество особей с как минимум одним окольцованным партнером.
* Нам не удалось зафиксировать меченых топорков с клубными партнерами, но нам приходилось наблюдать брачные демонстрации немеченой особи топорка с двумя партнерами, произошедшие последовательно в течение нескольких минут, что указывает на существование клубных партнеров и у этого вида.

мечено лишь для одного самца большой конюги и одного самца белобрюшки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты семилетних наблюдений за мечеными особями четырех видов чистиковых на о-ве Талан в период 2008–2015 гг. показали, что в это время в исследуемой колонии для всех видов была характерна достаточно высокая (66–85%) выживаемость особей от года к году, высокая доля сохранения гнездовой камеры (75–88%), а также частый распад пар у больших конюг и белобрюшек на следующий сезон (46–62%). Обнаружено также, что все исследуемые виды обладают достаточно высокой продолжительностью жизни и могут формировать клубные пары, отмеченные ранее только для большой конюги. При этом у других видов частота формирования таких пар может быть сравнимой с таковой у большой конюги (например, 18% у большой конюги и 13% у белобрюшки).

Из окольцованных за семь лет исследований птиц большая часть была встречена повторно на месте отлова в тот же год и/или последующие годы. Т.е. отловленные птицы были не случайными посетителями колонии, а в большинстве своем – резидентными размножающимися особями. Средняя доля возврата особей-резидентов на колонию на следующий год за этот семилетний промежуток составила 66% для ипатки, 77% для большой конюги, 82% для белобрюшки и 85% для топорка. Если сравнить эти значения с полученными для данных видов в период с 1988 по 1991 гг., можно заметить, что у всех видов процент возврата в колонию на следующий год достоверно не изменился (табл. 5). Полученный нами процент возврата большой конюги не отличается существенно и от выявленного по той же методике в результате учетов на о-ве Талан в 1993–1994 гг. (75.7%; Леухина, Нос, 1999). Выживаемость особей большой конюги в 2008–2015 гг. по сравнению с 1988–1991 гг. снизилась только на 3% (различия недостоверны, односторонний критерий

Таблица 5. Сравнение демографических и этологических характеристик закрытогнездящихся чистиковых птиц на колонии о-ва Талан в различные периоды существования колонии

Вид	Численность на колонии о-ва Талан, тыс. особей		Выживаемость на следующий год, %		Сохранение гнездовой камеры на следующий год, %		Сохранение партнера на следующий год, %	
	1988–1991	2008–2015	1988–1991[4)]	2008–2015[5)]	1988–1991[4)]	2008–2015[5)]	1988–1991[4)]	2008–2015[5)]
Большая конюга	1000[1)]	300[2)] (2008), 35[3)] (2017) ↓	80 (n = 98)	77 (n = 258)	67 (n = 67)	86 ↑* (n = 65)	46 (n = 44)	38 (n = 21)
Белобрюшка	24–30[1)]	3–4[2)] ↓	93 (n = 14)	82 (n = 37)	93 (n = 14)	88 (n = 34)	83 (n = 6)	54 (n = 13)
Ипатка	55[2)]	75–112[2)] ↑	63 (n = 12)	66 (n = 30)	–	75 (n = 4)	–	–
Топорок	140[1)]	103[2)] ↓	100 (n = 13)	85 (n = 33)	83 (n = 12)	78 (n = 9)	–	50 (n = 2)

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество индивидуально опознаваемых особей (для первых двух параметров) или пар (для третьего параметра).
[1)] данные взяты из Кондратьев и др., 1992; [2)] данные взяты из Андреев и др., 2010; [3)] данные взяты из Андреев, Голубова, 2019; [4)] данные взяты из Zubakin, Zubakina, 1993; [5)] результаты данной работы.
Знаками ↓ и ↑ показана динамика изменения параметров за промежуток между исследованиями 1988–1991 гг. и 2008–2015 гг.
* – Различия по данным одностороннего критерия двух пропорций (Difference test) достоверны.

двух пропорций, p = = 0.220), несмотря на снижение численности вида на о-ве Талан более чем в 10 раз (табл. 5). Падение численности белобрюшки на о-ве Талан в 6–10 раз хоть и сопровождалось снижением выживаемости на 11%, однако обнаруженные различия также оказались недостоверны (односторонний критерий двух пропорций, p = 0.115, табл. 5). Численность топорка сократилась в колонии о-ва Талан на 30–40%, при этом выживаемость уменьшилась на 15% (различия вновь были недостоверны, односторонний критерий двух пропорций, p = 0.045, табл. 5). Только численность ипатки за 20 лет возросла в 1.5–2 раза, при этом выживаемость увеличилась только на 3% (различия недостоверны, односторонний критерий двух пропорций, p = 0.428, табл. 5). В отличие от выживаемости взрослых птиц, успех размножения у этих видов в целом имел негативную динамику. В 1987–2006 гг. средний успех размножения большой конюги составлял 53% (Андреев, Голубова, 2018, 2019), тогда как в 2007–2013 гг. – лишь 17%, а с 2007 г. стали нередки сезоны с нулевым успехом размножения. У белобрюшки средний успех размножения также снизился, хотя и не столь значительно: с 47% в 1987–2006 гг. до 36% в 2007–2013 гг. (Голубова, 2015). Успех размножения ипатки и топорка был подвержен значительным колебаниям по годам и демонстрировал лишь слабую тенденцию к снижению во второй период исследований по сравнению с первым (Голубова, 2010; Клёнова, Бахтурина, 2014). Кроме того, с 2008 г. заметно снизилась встречаемость неполовозрелых особей большой конюги (Андреев и др., 2010; наши наблюдения). Можно предположить поэтому, что снижение численности большой конюги, белобрюшки и топорка в колонии о-ва Талан обусловлено в основном низким успехом размножения и недостаточным пополнением размножающейся части популяции молодыми особями, а не уменьшением количества взрослых птиц, возвращающихся весной в колонию.

Интересно отметить, что в других колониях исследуемых видов, находящихся в более благополучном состоянии, т.е. с высокой численностью и успехом размножения, средняя годовая выживаемость стабильно достигала больших значений, чем на о-ве Талан – даже если сравнивать с благополучными 1988–1991 гг. Так, на о-ве Булдырь (Алеутские о-ва) в 1991–1995 гг. среди больших конюг, окольцованных в предыдущем году, в среднем 89% были отмечены там же в следующем году (Gaston, Jones, 1998). На о-ве Триангл (Британская Колумбия) средняя годовая выживаемость взрослых топорков составила 96% для самок и 91% для самцов (Morrison et al., 2011). В настоящий момент сложно сказать, что является причиной несколько более низкой доли возвратов в колонию на о-ве Талан у большой конюги и топорка по сравнению с опубликованными данными по этим видам с других колоний. Это может быть как несколько более высокая смертность взрослых в зимний период, так и, все-таки, переселение небольшого числа птиц в другие колонии; возможно, действуют и обе причины одновременно. Хотя, как уже упоминалось, традиционно считается, что исследуемые виды чистиковых, как и многие другие виды морских птиц, характе-

ризуются большой степенью гнездового консерватизма и продолжают возвращаться в выбранную для размножения колонию в течение всей последующей жизни. При этом результаты молекулярных исследований (например, Pshenichnikova et al., 2015) свидетельствуют, что некоторый уровень обмена генами между колониями все же возможен. Правда, определить, происходит ли это за счет миграции взрослых или, что кажется более вероятным, молодых птиц, генетическими методами не представляется возможным. Наше исследование свидетельствует скорее о том, что миграция присуща именно молодым особям – сохранение уровня возврата в колонию у большой конюги, белобрюшки и топорка на о-ве Талан в 2008–2015 годах в сравнении с 1988–1991 годами, несмотря на резкое снижение их численности в колонии и успеха размножения, говорит об отсутствии увеличения уровня миграции в этот период. Т.е. взрослые особи данных видов, однажды выбравшие колонию о-ва Талан для размножения, продолжают прилетать сюда из года в год, несмотря на регулярные неудачи в размножении. В то же время, наши результаты свидетельствуют и об отсутствии увеличения смертности взрослых особей, размножающихся на о-ве Талан, в зимний период. Т.е. снижение численности трех исследуемых видов в колонии, вероятно, связано именно с недостаточным ее пополнением за счет молодых особей, происходящим вследствие регулярно низкого успеха размножения этих видов. При этом для ипатки такие показатели как сохранение уровня выживаемости и рост численности в 1.5–2 раза указывают на то, что популяция вида на о-ве Талан находится в более благополучном состоянии в сравнении с другими тремя видами. Можно предположить, что кормовые и климатические условия на острове для этого вида улучшаются, за счет чего может происходить небольшой приток особей из других мест.

В 2008–2015 гг. 62% пар больших конюг и 46% пар белобрюшек распадались на следующий сезон, в то время как в 1988–1991 гг. у больших конюг распалось 54% прошлогодних пар, а у белобрюшек – 17% (табл. 5; Zubakin, Zubakina, 1993). Таким образом, при снижении численности и успеха размножения несколько увеличился процент больших конюг и белобрюшек, сменивших партнера на следующий сезон, однако различия были недостоверны (односторонний критерий двух пропорций).

В случае с белобрюшкой увеличение доли особей, образовавших пару с новым партнером, можно отчасти объяснить бóльшим количеством пар, находившихся под наблюдением в 2008–2015 гг. (в 1988–1991 гг. выводы были сделаны на основании наблюдения лишь за шестью парами). Основной же причиной, объясняющей увеличение частоты смен партнера у двух перечисленных видов, служит, по-видимому, увеличение воздействия негативных факторов внешней среды (пресс хищников, погодные условия, доступность и количество пищи и др.), как это показано для ряда прочих видов (Cuthbert, 1982; Bried, Jouventin, 1999; Ludwig, Becker, 2008). У некоторых видов морских птиц вероятность распада пар может коррелировать с годовой смертностью взрослых птиц (Moody et al., 2005). По-видимому, особи могут менять партнера для увеличения своего успеха размножения (Choudhury, 1995). Действительно, для ряда чистиковых, таких как конюга-крошка (*Aethia pusilla*), алеутский пыжик (*Ptychoramphus aleuticus*) и тонкоклювая кайра (*Uria aalge*), было показано, что пары, которым не удалось вывести потомство, на следующий сезон распадались с большей вероятностью, чем успешные пары (Jones, Montgomerie, 1991; Sydeman et al., 1996; Moody et al., 2005). Однако для большой конюги зависимость вероятности распада пары от успеха размножения не была подтверждена (Fraser et al., 2004); правда, при этом судьба большей части пар в этом исследовании была прослежена в течение всего лишь двух лет, а само исследование проведено в благополучной колонии с очень высоким успехом размножения в целом. В связи с этим интересно сравнить наши данные по двум периодам в отношении птиц, образовавших пару с новым партнером в ситуации, когда оба партнера на следующий сезон присутствовали в колонии, но образовывали новые пары. У большой конюги в 1988–1991 гг. в 11 случаев из 24 (45.8%), а в 2008–2015 гг. в 7 случаях из 13 (53.8%) распад пары происходил при жизни обоих партнеров; различия недостоверны (односторонний критерий двух пропорций). У белобрюшки в 1988–1991 гг. таких случаев зафиксировано и вовсе не было (0 случаев из одного факта распада пар), в то время как в 2008–2015 гг. в 3 случаях из 6 (50%) распад пары происходил при жизни обоих партнеров. Таким образом, процент “разводов” также несколько увеличился у обоих видов.

У других изученных в этом отношении видов чистиковых – атлантического тупика (*Fratercula arctica*), обыкновенного чистика (*Cepphus grylle*) и кайр *Uria* spp. – на следующий сезон отмечали распад всего 5–8% пар либо пары не распадались вовсе, за исключением ситуаций, связанных с гибелью партнера (Birkhead et al., 1985; Petersen, 1981; Gaston, Jones, 1998). Только у конюги-крошки на о-ве Святого Павла (Аляска) в 1987–1989 гг. распадались 54% пар, при этом в 49% случаев распад происходил при жизни обоих партнеров (Jones, Montgomerie, 1991). И если данные по тупику, чистику и кайрам согласуются с общепринятыми представлениями о постоянстве пар долгоживущих моногамных морских колониальных птиц, то столь высокий уровень распада пар у изученных представителей трибы конюг выбива-

ется из общих тенденций и вызывает удивление. Стоит отметить, что успех размножения конюг-крошек на о-ве Святого Павла в 80-е годы был довольно низок (Jones, Montgomerie, 1991). Вероятно, столь высокий уровень распада пар в этой колонии объясняется причинами, перечисленными выше, – птицы меняют партнера после неудачи в размножении, рассчитывая найти партнера, обладающего лучшими родительскими качествами, и таким образом увеличить в будущем сезоне вероятность успешного выведения птенца. Но при этом частота распада пар, в том числе при живых обоих партнерах, у больших конюг на о-ве Талан в благополучные для вида 1988–1991 гг. практически совпадает с таковой для конюг-крошек на о-ве Святого Павла в годы с низким успехом размножения. Т.е. можно предположить, что высокий уровень распада пар при жизни обоих партнеров у больших конюг и конюг-крошек зависит не только (и, может быть, даже не столько) от неудачи размножения в предшествующий сезон, но и от иных причин. Возможно, высокий уровень распада пар – специфический признак данных видов конюг, связанный с их поселениями в очень крупных колониях, с исключительно плотным гнездованием и с явным холерическим темпераментом этих птиц. Неудачи в размножении, видимо, вносят свой вклад в повышение процента распада пар, но этот вклад не очень велик. Подтверждение этому мы видим в незначительном росте случаев распада пар при жизни обоих партнеров у больших конюг на о-ве Талан в 2008–2015 гг. по сравнению с 1988–1991 гг. Однако для подтверждения или опровержения этой гипотезы необходимы дополнительные сведения по сохранению пар больших конюг, конюг-крошек и других видов чистиковых в стабильных и деградирующих колониях. Что касается белобрюшки, то этот вид, с его относительно невысокой, по сравнению с большой конюгой и конюгой-крошкой, плотностью гнездования и численностью колоний, по-видимому, в отношении частоты распада пар в целом подчиняется закономерностям, выявленным у большинства других видов чистиковых.

Частота смены гнездовой камеры у больших конюг показала динамику, обратную частоте смены партнера: если в 1988–1991 гг. 33% особей этого вида поселялись на следующий сезон в новой гнездовой камере, то в 2008–2015 гг. новую гнездовую камеру выбирали уже только 14% больших конюг (различия достоверны). Результат, на первый взгляд, неожиданный, поскольку известно, что неудача в размножении нередко приводит к смене не только партнера, но и места гнездования (Schmidt, 2001, 2004). Однако это, видимо, применимо только к колониям, находящимся в стабильном состоянии. Можно предположить, что при уменьшении численности вида в колонии уменьшилась и конкуренция за места гнездования и большая часть птиц уже в первый свой сезон размножения заняла максимально удобные, оптимальные для вида гнездовые камеры. У белобрюшки и топорка доля птиц, сохранивших гнездовую камеру, слегка уменьшилась по сравнению с 1988–1991 гг., хотя различия и недостоверны (табл. 5). По-видимому, несмотря на падение численности за 20-летний период у этих видов, конкуренция за гнездовые камеры снизилась не столь значительно, и частота смены гнездовой камеры осталась примерно на том же уровне. Частота сохранения гнездовых камер у ипатки оказалась примерно такой же, как у топорка (табл. 5).

Интересным результатом исследований стало обнаружение примерно равной частоты сохранения гнездовых камер у самцов и самок большой конюги, а у белобрюшки самки сохраняли гнездовую камеру даже несколько чаще самцов – ранее было показано, что самки данных видов меняют гнездовые камеры чаще, и в случае распада пары камера обычно остается за самцом (Jones, 1993; Zubakin, Zubakina, 1993). Согласно данным наших исследований, самки больших конюг могут сохранять за собой гнездовую камеру даже в случае распада пары без гибели прежнего партнера, хотя это и происходит очень редко. Сведения о максимальной длительности сохранения гнездовой камеры одной и той же птицей у изученных нами видов в литературе не приводятся (Gaston, Jones, 1998), в нашем случае этот показатель составил 6 лет и для большой конюги, и для белобрюшки, причем этот срок был ограничен длительностью исследования. Ранее было показано, что постоянство в выборе гнезда и партнера для размножения часто взаимосвязаны (Setiawan et al., 2005; Naves et al., 2007), и наше исследование отчасти подтверждает этот факт: партнеры, сохранявшие пару, всегда оставались в той же гнездовой камере, а смена камеры обычно происходила только вместе со сменой партнера, при этом обратное не было обязательным.

В ходе исследования у белобрюшки, ипатки и, по всей видимости, топорка впервые удалось выявить наличие клубных партнеров, с которыми особи исполняют брачные демонстрации (табл. 4). Ранее наличие клубных партнеров описывали только у большой конюги, и это трактовалось как характерная особенность данного вида (Зубакин, 1990, 2007; Зубакин и др., 2010). Клубных партнеров у перечисленных видов, как и у большой конюги, наблюдали у особей, уже имеющих пару и размножающихся в текущем сезоне. Вслед за Я. Джонсом (Jones, 1993) мы предполагаем, что исполнение половозрелой птицей брачных демонстраций с клубными партнерами может способствовать выбору альтернативного партнера на следующий сезон. Возможно, даже при успешном размножении особь ищет более качественно-

го партнера, чем ее текущий брачный партнер, или присматривает возможную замену на случай его гибели или проявления неподобающих родительских качеств.

В нашем исследовании мы уточнили также естественную потенциальную продолжительность жизни (natural potential longevity, Farner, 1945) изученных видов – она составила 10 лет. Ранее по трем из четырех видов существовали только единичные работы по оценке выживаемости или фиксации отдельных случаев долгоживущих особей. Так, ожидаемая продолжительность жизни (estimated life span) для большой конюги была оценена в 9.6 лет (Gaston, Jones, 1998), для топорка – 10.6–29.5 лет (Morrison, 2009). При этом наибольшая зафиксированная продолжительность жизни топорка составляла только шесть лет (Bird Banding..., 2019). В случае с ипаткой известен рекорд продолжительности жизни в 20 лет (Gaston, Jones, 1998). Для большой конюги нам удалось зафиксировать наибольшую продолжительность жизни как минимум в 20 лет. 16 июня 2008 г. на западном склоне о-ве Талан на находящемся под наблюдением участке была отловлена самка, окольцованная здесь же 31 мая 1990 г. Как в 1990 г., так и в 2008 г. птица размножалась, у нее было хорошо развито наседное пятно. В последующие годы (2009–2015 гг.) эта птица встречена не была; по-видимому, она погибла. 30 июня 2010 г. на участке северного склона была поймана большая конюга с остатками алюминиевого кольца на левой цевке. Кольцо было сильно стерто, и определить его номер не представлялось возможным. Такими кольцами на о-ве Талан метили больших конюг в 1987–1991 гг., что предполагает возраст пойманной птицы тоже не менее 20 лет. В ходе дополнительных учетов меченых больших конюг на о-ве Талан в 2019 г. удалось выявить несколько особей, которые были окольцованы взрослыми в 2010 г. (5.1% от всех меченых в том году) и которые прожили не менее 12 лет (Е.Ю. Голубова, неопубликованные данные). Таким образом, особи исследованных видов не только нередко доживают до 10-летнего возраста, но даже могут прожить как минимум вдвое дольше, причем в условиях неблагополучной популяции. Скорее всего, и эта оценка ограничена продолжительностью исследования, и часть особей живет дольше. Это не удивительно, поскольку среди хорошо изученных представителей семейства чистиковых прослеживается тенденция к высокой продолжительности жизни. Так, среди трибы тупиков известны особи тупиков-носорогов (*Cerorhinca monocerata*), дожившие до 31 года (Hipfner et al., 2019), и особи атлантических тупиков, дожившие до 40 лет (Fransson et al., 2017). Среди еще более крупных кайр и гагарок (*Alca torda*) также есть находки птиц, доживших до 42 лет (Fransson et al., 2017; Bird Banding..., 2019). Для менее крупных чистиковых – конюг и стариков – зафиксированная максимальная продолжительность жизни несколько меньше и составляет 9–22 года (для конюги-крошки – 9 лет, малой конюги *Aethia pygmaea* – 15 лет, большой конюги – 18 лет, алеутского пыжика и обыкновенного старика (*Synthliboramphus antiquus*) – 22 года (Shoji, Gaston, 2008; Johns et al., 2018; Bird Banding..., 2019).

Результаты нашего исследования показывают, что у изученных видов закрытогнездящихся чистиковых птиц состояние колонии (оцененное, например, через динамику численности, плотность гнездования и успех размножения) может оказывать принципиальное влияние на некоторые этологические характеристики гнездящихся в ней особей, и колония, находящаяся в состоянии депрессии, по ряду таких характеристик не равнозначна колонии в благополучном состоянии. В частности, с ухудшением успеха размножения птицы стремятся чаще менять партнеров, но при сопутствующем понижении плотности гнездования могут реже менять гнездовые камеры. У изученных видов эти тенденции проявляются с разной степенью четкости, наиболее ярко выражены они у большой конюги и белобрюшки (что, впрочем, может быть следствием большего количества меченых птиц этих видов, находившихся под наблюдением). В то же время, большая доля распада пар, не связанная с гибелью (исчезновением) брачного партнера, у большой конюги по сравнению с другими видами, – по-видимому, специфический видовой признак, возможно, связанный с биологическими особенностями этих птиц и их гнездованием в очень крупных плотных колониях. Вопреки первоначальным предположениям, депрессивное состояние колонии, по крайней мере, у изученных видов чистиковых, вероятно, не является следствием повышенной гибели взрослых птиц, и может не приводить к заметному оттоку размножающихся особей в другие колонии.

Полученные данные важны не только для понимания биологии данных видов в целом, но могут прояснить также степень экологической пластичности видов и локальные процессы, происходящие в популяциях данных видов под влиянием благоприятных или неблагоприятных условий для размножения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность всем сотрудникам лаборатории орнитологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН за предоставленную возможность проведения полевых исследований на о-ве Талан. Особую благодарность авторы выражают А.В. Андрееву, Е.Ю. Голубовой и Ю.А. Слепцову за помощь в проведении экспедиций и сборе данных. Авторы очень признательны Ю.А. Ко-

лесниковой и В.А. Комаровой за помощь в сборе материала, а М.В. Холодовой, П.А. Сорокину и О.С. Пшеничниковой – за помощь в генетическом определении пола отловленных птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А.В., Голубова Е.Ю., 2018. Многолетняя динамика численности и успех размножения большой конюги на острове Талан (Охотское море) // Первый Всерос. орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января–4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. С. 7–8.

Андреев А.В., Голубова Е.Ю., 2019. Многолетняя динамика численности и успеха размножения большой конюги *Aethia cristatella* Pallas, 1769 на острове Талан (Охотское море) // Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". № 1. № 53. С. 15–30.

Андреев А.В., Голубова Е.В., Зубакин В.А., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 2. С. 30–42.

Бахтурина Д.С., Клёнова А.К., 2015. Сравнительный анализ поведения трех видов чистиковых птиц (Charadriiformes, Alcidae) (большой конюги (*Aethia cristatella*), белобрюшки (*Cyclorrhynchus psittacula*) и ипатки (*Fratercula corniculata*)) на поверхности колонии // Зоологический журнал. Т. 94. № 9. С. 1084–1100.

Водолазова Д.С., Клёнова А.В., 2019. Поведение топорка (*Lunda cirrhata*, Alcidae, Charadriiformes) на поверхности колонии // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 56–71.

Голубова Е.Ю., 2010. Особенности сезона размножения морских птиц на о. Талан (Тауйская губа Охотского моря) в 2009 г. на фоне многолетних исследований // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XI международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: "Камчатпресс". С. 319–322.

Голубова Е.Ю., 2015. Биология размножения белобрюшки (*Cyclorrhynchus psittacula*) на острове Талан (северная часть Охотского моря) // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 832–847.

Зубакин В.А., 1990. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги (*Aethia cristatella*) // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВО РАН СССР. С. 9–13.

Зубакин В.А., 2007. О социальной организации морских птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. С. 180–202.

Зубакин В.А., Володин И.А., Клёнова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапшина Е.Н., 2010. Поведение большой конюги (*Aethia cristatella*) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 331–345.

Клёнова А.В., Бахтурина Д.С., 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колониальных чистиковых птиц на острове Талан в 2013 году (Охотское море) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 3. С. 83–87.

Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан. СВНЦ ДВО РАН. С. 72–108.

Конюхов Н.Б., 1990. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 112–121.

Конюхов Н.Б., 1990а. Белобрюшка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 131–139.

Леухина В.А., Нос О.В., 1999. Выживаемость большой конюги на о. Талан // Морские птицы Берингии, информационный бюллетень. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. Вып. 4. С. 13–14.

Харитонов С.П., 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10–15.

Харитонов С.П., 1990. Топорок // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 173–182.

Харитонов С.П., 1990а. Ипатка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 164–173.

Харитонов С.П., 2011. Пространственно-этологическая структура колоний околоводных птиц // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 846–860.

Ballance L.T., 2007. Understanding seabirds at sea: why and how? // Mar. Ornithol. V. 35. P. 127–135.

Bird Banding Laboratory. Longevity Records of North American Birds. Patuxent Wildlife Research Center. US Geological Survey. Laurel, MD. [Electronic resource]. Available online at https://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/Longevity_main.cfm. Version 2019.2

Birkhead T.R., Kay R., Nettleship D.N., 1985. A new method for estimating the survival rates of the common murre // J. Wildl. Manage. V. 49. № 2. P. 496–502.

Bried J., Jouventin P., 1999. Influence of Breeding Success on Fidelity in Long-Lived Birds: An Experimental Study Source // J. Avian. Biol. V. 30. № 4. P. 392–398.

Cerit H., Avanus K., 2007. Sex identification in avian speciesmusing DNA typing methods // World Poultry Sci. J. V. 63. № 1. P. 91–100.

Choudhury S., 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses // Anim. Behav. V. 50. № 2. P. 413–429.

Cooch E.G., Ricklefs R.E., 1994. Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? // Oikos. V. 69. № 3. P. 447–459.

Cuthbert F.J., 1982. Caspian Tern colonies in the Great Lakes: responses to an unpredictable environment // Condor. V. 87. № 1. P. 74–78.

Durant J.M., Hjermann D.Ø., Frederiksen M., Charrassin J.B., Le Maho Y., et al., 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators // Clim. Res. V. 39. № 2. P. 115–129.

Evans P.G., Nettleship D.N., 1985. Conservation of the Atlantic Alcidae // The Atlantis Alcidae. Eds Nettleship D.N., Birkhead T.N. Orlando: Academic Press. P. 427–488.

Farner D.S., 1945. Age groups and longevity in the American Robin // Wilson Bull. V. 57. № 1. P. 56–74.

Fraser G.S., Jones I.L., Hunter F.M., Cowen L., 2004. Mate switching patterns in crested auklets (*Aethia cristatella*): the role of breeding success and ornamentation // Bird Behav. V. 16. № 1. P. 7–12.

Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L., Wenninger T., 2017. EURING list of longevity records for

European birds // Stockholm, Sweden: Swedish Museum of Natural History, EURING. [Electronic resource]. Available online at https://euring.org/, accessed on 10 April 2019

Frederiksen M., Mavor R.A., Wanless S., 2007. Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 352. P. 205–211.

Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The Auks. Oxford: Oxford University Press. 349 p.

Golet G.H., Irons D.B., Estes J.A., 1998. Survival costs of chick rearing in black legged kittiwakes // J. Anim. Ecol. V. 67. № 5. P. 827–841.

Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R.J., 1998. A DNA test to sex most birds // Mol. Ecol. V. 7. № 8. P. 1071–1075.

Harding A., Paredes R., Suryan R., Roby D., Irons D., et al., 2013. Does location really matter? An inter-colony comparison of seabirds breeding at varying distances from productive oceanographic features in the Bering Sea // Deep Sea Res. Part II. V. 94. P. 178–191.

Hatch S.A., Roberts B.D., Fadely B.S., 1993. Adult survival of Black legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony // Ibis. V. 135. № 3. P. 247–254.

Helgason H.H., 2012. Survival of Atlantic Puffins (*Fratercula arctica*) in Vestmannaeyjar, Iceland during different life stages (Doctoral dissertation). 77 p.

Hipfner J.M., Shervill D., Domalik A.D., Bertram D.F., Lemon M.J.F., et al., 2019. Longevity in the Rhinoceros Auklet *Cerorhinca monocerata* and a comparison with other species of Alcidae // Mar. Ornithol. V. 47. P. 225–227.

Johns M.E., Warzybok P., Bradley R.W., Jahncke J., Lindberg M., Breed G.A., 2018. Increased reproductive investment associated with greater survival and longevity in Cassin's auklets // Proc. R. Soc. B. V. 285. P. 1–9.

Jones I.L., 1993. Crested auklet (*Aethia cristatella*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 70. 16 p.

Jones I.L., 1993a. Sexual differences in bill shape and external measurements of crested auklets // Wilson Bull. V. 105. № 3. P. 525–529.

Jones I.L., Konyukhov N.B., Williams J.C., Byrd G.V., 2001. Parakeet auklet (*Aethia psittacula*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 594. 20 p.

Jones I.L., Montgomerie R., 1991. Mating and remating of least auklets (*Aethia pusilla*) relative to ornamental traits // Behav. Ecol. V. 2. № 3. P. 249–257.

Ludwig S.C., Becker P.H., 2008. Within-season divorce in Common Terns *Sterna hirundo* in a year of heavy predation // J. Ornithol. V. 149. № 4. P. 655–658.

Manuwal D.A., Manuwal N.J., 1979. Habitat specific behavior of the Parakeet Auklet in the Barren Islands, Alaska // Western Birds. V. 10. P. 189–200.

Moody A.T., Wilhelm S.I., Cameron-MacMillan M.L., Walsh C.J., Storey A.E., 2005. Divorce in common murres (*Uria aalge*): relationship to parental quality // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 57. № 3. P. 224–230.

Morrison K.W., 2009. Demographic consequences of early development and extreme climate events for alcids on Triangle Island, British Columbia. Doctoral dissertation. Dept. of Biological Sciences – Simon Fraser University. 110 p.

Morrison K.W., Hipfner J.M., Blackburn G.S., Green D.J., 2011. Effects of extreme climate events on adult survival of three Pacific auks // Auk. V. 128. № 4. P. 707–715.

Naves L.C., Cam E., Monnat J.Y., 2007. Pair duration, breeding success and divorce in a long-lived seabird: benefits of mate familiarity? // Anim. Behav. V. 73. № 3. P. 433–444.

Parsons M., Mitchell I., Butler A., Ratcliffe N., Frederiksen M., et al., 2008. Seabirds as indicators of the marine environment // ICES J. Mar. Sci. V. 65. № 8. P. 1520–1526.

Petersen A., 1981. Breeding biology and feeding ecology of Black Guillemots. Doctoral dissertation. University of Oxford. 359 p.

Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 603. 28 p.

Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002a. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 708. 32 p.

Piatt J.F., Sydeman W.J., Wiese F., 2007. Introduction: a modern role for seabirds as indicators // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 352. P. 199–204.

Pshenichnikova O.S., Klenova A.V., Sorokin P.A., Zubakin V.A., Konyukhov N.B., Kharitonov S.P., Artukhin Y.B., 2015. The Crested Auklet, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes), does not vary geographically in genetics, morphology or vocalizations // Mar. Biol. V. 162. № 6. P. 1329–1342.

Sandvik H., Erikstad K.E., Fauchald P., Tveraa T., 2008. High survival of immatures in a long-lived seabird: insights from a long-term study of the Atlantic puffin (*Fratercula arctica*) // Auk. V. 125. № 3. P. 723–730.

Schmidt K.A., 2001. Site fidelity in habitats with contrasting levels of nest predation and brood parasitism // Evol. Ecol. Res. V. 3. P. 633–648.

Schmidt K.A., 2004. Site fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence // Ecol. Lett. V. 7. № 3. P. 176–184.

Sealy S.G., Bedard J., 1973. Breeding biology of the Parakeet Auklet (*Cyclorrhynchus psittacula*) on St. Lawrence Island, Alaska // Astarte. V. 2. P. 59–68.

Setiawan A.N., Massaro M., Darby J.T., Davis L.S., 2005. Mate and territory retention in yellow-eyed penguins // Condor. V. 107. № 3. P. 703–709.

Shoji A., Gaston A.J., 2008. A new longevity record for the Ancient Murrelet *Synthliboramphus antiquus* // Mar. Ornithol. V. 36. P. 197–198.

Sydeman W.J., Pyle P., Emslie S.D., McLaren E.B., 1996. Causes and consequences of long-term partnerships in Cassin's auklets // Oxford Ornithology Series. V. 6. № 1. P. 211–222.

Weimerskirch H., 2001. Seabird demography and its relationship with the marine environment // Biology of marine birds. Eds Schreiber E.A., Burger J. P. 115–136.

Weimerskirch H., 2007.Are seabirds foraging for unpredictable resources? // Deep-Sea Res. Part II. V. 54. P. 211–223.

Zubakin V.A., Zubakina E.V., 1993. Observations of color-banded Alcidae at Talan Island, Okhotsk Sea // Beringian Seabird Bulletin. V. 1. P. 43–44.

DEMOGRAPHIC AND ETHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF CREVICE-NESTING AUKS (ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE COLONY ON TALAN ISLAND, SEA OF OKHOTSK: CHANGES OVER 20 YEARS

D. S. Vodolazova[1, *], A. V. Klenova[1, **], V. A. Zubakin[2, 3], E. V. Zubakina[3]

[1]*Biology Department, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

[2]*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

[3]*Russian Bird Conservation Union, Moscow, 111123 Russia*

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

***e-mail: anna.v.klenova@gmail.com*

Studies on seabird biology are usually conducted using local nesting colonies over relatively short periods of time. However, changes in environmental conditions or the current demographic state of a particular population can have a significant impact on the behaviour of individuals of certain species, becoming noticeable in long-term research. In the present study, we evaluated the return rate of adults to their breeding sites, the frequency of mate and nesting chamber change, as well as the occurrence of club pairs in four auk species, namely, the Crested Auklet (*Aethia cristatella*), the Parakeet Auklet (*A. psittacula*), the Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), and the Tufted Puffin (*F. cirrhata*), nesting on Talan Island, Sea of Okhotsk, in 2008–2015. We compared our results to those obtained for the same colony in 1989–1991 using similar study methods. The breeding success in 1989–1991 was high in all species, while in 2008–2015 it was extremely low both in Crested and Parakeet auklets. Moreover, between these periods, the abundance of Crested and Parakeet auklets on the island decreased several times, in Tufted puffins it dropped not so significantly, whereas the numbers of Horned puffins slightly increased. In 2008–2015, 339 Crested auklets, 57 Parakeet auklets, 38 Horned puffins and 44 Tufted puffins were marked individually with coloured rings. The average return rate to the colony for the next year during this period were 77, 82, 66 and 85% for these species, respectively. 62% pairs of the Crested Auklet and 46% pairs of the Parakeet Auklet broke up the next season, but only half of those pairs of both species broke up probably because of the death of one of the mates. In other cases, both mates continued to appear in the colony and formed new pairs. The nesting chamber was changed next year in 16% Crested auklets, 12% Parakeet auklets, and 22% Tufted puffins. From 13 to 18% Crested auklets, Parakeet auklets and Horned puffins formed club pairs in addition to the main (breeding) pairs. We also recorded club pairs in the Tufted Puffin, as well as those in the Parakeet Auklet and the Horned Puffin, describing them for the first time. Our study showed that, despite the decline in the numbers of three species and the increased numbers of the fourth one that occurred over 20 years, the percentage of individual returns of all species to the colony next year remained approximately the same. However, with a low and progressively declining abundance and a consistently low breeding success in Crested and Parakeet auklets, the frequency of their pair breakup slightly increased. On the other hand, the probability of nesting chamber change for the Crested Auklet decreased. This may indicate a decreased competition for nesting sites after the numbers decline, resulting in the occupation of the most optimal nesting chambers by the majority of birds.

Keywords: return rate, pair-mate change, nest-site fidelity, longevity, colonial seabirds

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1276–1287

УДК 598.296.4

СОСТАВ ПАР, БИОТОПИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ПТИЦ В ГИБРИДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*EMBERIZA CITRINELLA*) И БЕЛОШАПОЧНОЙ (*EMBERIZA LEUCOCEPHALOS*) ОВСЯНОК (PASSERIFORMES, EMBERIZIDAE) НА АЛТАЕ

© 2021 г. А. С. Рубцов*

Государственный Дарвиновский музей, Москва, 117292 Россия

**e-mail: alexrub@darwinmuseum.ru*

Поступила в редакцию 27.07.2020 г.
После доработки 28.10.2020 г.
Принята к публикации 29.10.2020 г.

Взаимоотношения обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephalos*) овсянок представляют собой достаточно редкий случай массовой гибридизации в широкой зоне симпатрии. С целью выявления возможных механизмов пре- и посткопуляционной изоляции у этих видов с 2008 по 2019 гг. проводили мониторинг гибридной популяции на модельной территории в горном Алтае. Популяция, выбранная в качестве модельной, – единственное место в обширной зоне вторичного контакта двух видов овсянок, где наблюдается максимальный уровень гибридизации при сохранении высокой доли птиц с фенотипами обоих родительских видов в примерно равных пропорциях. За период наблюдений доля фенотипических гибридов увеличилась с 32 до 58%. При этом в популяции сохраняются механизмы прекопуляционной изоляции, что выражается в положительной ассортативности спаривания и частичной биотопической сегрегации. Гибриды наравне с особями родительских фенотипов участвуют в размножении и успешно выводят птенцов: фенотипический состав птиц, встреченных с кормом, не отличается от фенотипического состава популяции в целом. У гибридов снижена продолжительность жизни, причем это характерно также для птиц с фенотипами родительских видов со слабовыраженными признаками, указывающими на их гибридное происхождение.

Ключевые слова: гибридные зоны, птицы, изолирующие механизмы, приспособленность гибридов, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513421090075

Гибридные зоны нередко называют ”природными лабораториями эволюции“ (Hewitt, 1988): их исследование позволяет тестировать различные гипотезы, касающиеся путей и механизмов образования новых видов. Ключевым моментом процесса видообразования является отказ индивидуумов от гетероспецифического спаривания (Coine, Orr, 2004). Поэтому изучение причин гибридизации, будь то нарушение привычных местообитаний, сокращение численности или неверное запечатление облика полового партнера, помогает понять природу репродуктивной изоляции между близкими видами (Grant, Grant, 1997).

Одним из центральных постулатов биологической концепции вида является утверждение о пониженной жизнеспособности гибридов между формами околовидового ранга. Утверждение это неизбежно возникает вследствие того, что у гибридов разрушаются коадаптированные генные комплексы родительских форм (Майр, 1968). В качестве логического обоснования тому приводится модель Добржанского-Меллера, согласно которой в изолированных популяциях накапливаются аллели, не прошедшие тест на совместимость друг с другом (более подробное описание модели см.: Рубцов, 2015), и вероятность снижения приспособленности у потенциальных гибридов растет пропорционально квадрату времени, прошедшего с момента географической изоляции популяций (Orr, 1995). Сама модель Добржанского-Меллера проста и логична, и современные исследователи нередко приводят ее в качестве *доказательства* пониженной жизнеспособности гибридов, несмотря на то, что сами создатели модели говорили не более чем о гипотезе (Добжанский, 2010), требующей, как и любая гипотеза, эмпирической проверки. Проверка утверждения о пониженной приспособленности гибридов,

а также оценка эффективности прекопуляционных механизмов изоляции (биотопических и этологических) являются целями данного исследования.

Среди разнообразных случаев природной гибридизации у птиц (обзоры см.: Панов, 1989; McCarthy, 2006; Price, 2008) наиболее часто встречаются два крайних варианта: 1) случайная гибридизация между существенно дивергировавшими видами в широкой зоне симпатрии и 2) массовая гибридизация между сестринскими формами в узкой зоне вторичного контакта. Промежуточный тип – более или менее регулярная гибридизация в широкой зоне контакта – встречается гораздо реже. Описываемый в данной работе случай природной гибридизации относится как раз к этому, редкому, типу. Вероятно, такие случаи являют собой примеры молодых гибридных зон, ситуация в которых нестабильна и динамично развивается в направлении одного из двух выше обозначенных вариантов, чем и объясняется их относительная редкость (Price, 2008). Наши многолетние исследования фенотипического состава популяций в зоне вторичного контакта двух видов овсянок подтверждают эту точку зрения.

Зона вторичного контакта и гибридизации обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок простирается на 2.5 тысячи километров – от Уральских гор до оз. Байкал и продолжает расширяться за счет экспансии обыкновенной овсянки на восток, в Забайкалье (Панов и др., 2003), а белошапочной овсянки – на запад, в Прикамье (Рубцов, Тарасов, 2017). Анализ литературных источников позволяет заключить, что взаимная экспансия двух видов продолжалась на протяжении всего XX столетия. В конце XIX века западная граница ареала белошапочной овсянки проходила восточнее Омска, а зона вторичного контакта двух видов была локализована, предположительно, между северо-западными предгорьями Алтая и Кузнецким Алатау (Рубцов, Тарасов, 2017). В Иркутской обл. обыкновенная овсянка была впервые зарегистрирована в 1920-х годах и стала обычным гнездящимся видом в середине XX века (Панов и др., 2003).

В пределах современных границ зоны симпатрии можно выделить несколько частей, различающихся по характеру фенотипического состава популяций. Близ западной (восточная часть Курганской обл.) и восточной (Иркутская обл., Прибайкалье) границ зоны симпатрии оба родительских вида обычны и образуют смешанные поселения, где представлены примерно в равных пропорциях; доля фенотипических гибридов составляет 25–30% (Панов и др., 2003; Рубцов, Тарасов, 2017). В центральной части (Новосибирская и Кемеровская области, Алтайский край, Хакасия) белошапочная овсянка редка или полностью отсутствует, а доля фенотипических гибридов колеблется от 30 до 60% (Панов и др., 2003; 2007). Вероятно, подобная ситуация сформировалась в этом регионе относительно недавно. В 1967 г. в смешанной популяции овсянок Новосибирского академгородка преобладала белошапочная овсянка, а доля фенотипических гибридов не превышала 10%. Через 30 лет, в 1997 г., белошапочная овсянка здесь полностью отсутствовала, а доля фенотипических гибридов достигла 60% (Панов и др., 2003). И, наконец, на юге зоны симпатрии, в горных районах Алтая локализована “классическая” узкая гибридная зона, шириной около 150 км. “Чистые” популяции обыкновенной овсянки локализованы на северо-западе, до Семинского перевала: хотя они и находятся в пределах зоны симпатрии, доля фенотипических гибридов здесь не превышает 10–15%. На юго-востоке (Тыва и Монголия) располагается аллопатрическая часть ареала белошапочной овсянки, а ближайшая к алтайской гибридной зоне фенотипически чистая популяция находится в Чуйской степи. В центральной части этой гибридной зоны (Онгудайский р-н) оба родительских вида представлены в равных соотношениях, а доля фенотипических гибридов составляет около 50% (Панов и др., 2007).

Даже в тех районах, где доля фенотипических гибридов между двумя видами овсянок максимальна, в популяциях сохраняется довольно высокий процент особей родительских видов, не имеющих фенотипических признаков, которые бы указывали на их гибридное происхождение. Это говорит о существовании механизмов прекопуляционной изоляции, сдерживающих гибридизацию. Одним из таких механизмов является частичная биотопическая сегрегация. В горной местности белошапочная овсянка более охотно селится по разреженным лиственничникам на склонах и вершинах холмов, а обыкновенная овсянка – по пойменным лесам и террасам речных долин (Панов и др., 2003). На равнине обыкновенная овсянка охотнее заселяет березово-осиновые колки и опушки леса, а белошапочная – зарастающие вырубки и гари с обилием валежника и слабым травянистым покровом (Рубцов, Тарасов, 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью оценки приспособленности гибридов и эффективности механизмов прекопуляционной изоляции между обыкновенной и белошапочной овсянками мною была заложена модельная территория, расположенная в Онгудайском р-не Республики Алтай недалеко от села Хабаровка (50.73° N, 86.32° E). Эта территория находится в центре алтайской гибридной зоны, где, как уже отмечалось выше, наблюдается максимальная до-

ля фенотипических гибридов при сохранении достаточно высокой численности обоих родительских видов. Такая ситуация не наблюдается более нигде на всей обширной территории зоны симпатрии двух видов овсянок. Наблюдения проводили ежегодно в период с 20 мая по 20 июня с 2008 по 2019 год. В разные годы на модельной территории, общей площадью около 0.5 км^2, регистрировали от 40 до 60 поющих самцов овсянок (рис. 1). Ежегодно на модельной территории при помощи GPS картировали индивидуальные участки поющих самцов, описывали их фенотип, записывали песню при помощи направленного микрофона Sennheizer K6/ME67 ("длинная пушка") с ветрозащитой "цеппелин" и цифрового рекордера Marantz PMD661 (параметры записи 16 бит, 44.1 кГц). При помощи построения сонограмм ежегодно для каждого самца на модельной территории определяли его репертуар (совокупность индивидуальных песенных вариантов; см. ниже). Для построения сонограмм использовали программу SpectraLAB V4.32 с разрешением по частоте 43.066 Гц и по времени 5.8 мс. Часть птиц отлавливали паутинными сетями фирмы Ecotone высотой 2.5 м и длиной 3 м с размером ячеи 16 мм, подманивая их на запись песни (метод звуковой ловушки). Пойманных птиц метили стандартными алюминиевыми кольцами, фотографировали, подробно описывали признаки окраски, проводили стандартные морфометрические измерения, брали кровь для генетического анализа. За период наблюдений на модельной территории было зарегистрировано 277 самцов, из них отловлено 124. В анализ по продолжительности жизни было включено 109 самцов: были отобраны только те птицы, которые были пойманы, при этом самцы, зарегистрированные на модельной территории лишь единожды в первый или последний годы наблюдений, исключены из анализа. Этот способ приводит к несколько завышенной оценке продолжительности жизни (часть птиц, которые реально прожили один год, намеренно исключались из анализа), но не должен сказываться на оценке *относительной* продолжительности жизни птиц разных фенотипов в гибридной популяции.

Обыкновенная и белошапочная овсянки сходны по размерам и пропорциям тела, но имеют резко выраженные различия в брачной окраске самцов (Панов и др., 2003). Для самцов белошапочной овсянки характерно отсутствие желтых тонов в оперении тела и наличие каштанового цвета в оперении головы (горло и бровь), у обыкновенной, наоборот, каштановый цвет отсутствует, а желтый хорошо развит. У гибридов эти признаки сочетаются независимо друг от друга, и каждый из них имеет количественную изменчивость. Для описания фенотипа у пойманных самцов использовали 3 признака окраски, каждый из которых ранжировали по 8-балльной шкале (табл. 1), после чего каждого самца относили к одной из 8 категорий (табл. 2). Фенотипические классы "pure *citrinella*" и "semi-*citrinella*", "pure *leucocephalos*" и "semi-*leucocephalos*" можно было различить только для пойманных птиц, поэтому при наблюдении в бинокль они были объединены в фенотипические классы *citrinella* и *leucocephalos* соответственно. Для самок овсянок характерны те же различия, что и для самцов, но выраженные в меньшей степени. При этом наличие каштанового цвета в оперении головы не является надежным признаком, поскольку не у всех самок белошапочной овсянки он присутствует. Поэтому для определения видовой принадлежности самок использовали только один признак, степень развития желтого цвета в оперении: ярко-желтый – обыкновенная овсянка, бледно-желтый – гибрид, белый – белошапочная овсянка.

Песня обыкновенной и белошапочной овсянок представляет собой короткую трель продолжительностью 2–3 с, состоящую из серии гомотипических сигналов и одной-двух концевых нот. Гомотопическую серию составляют от 6 до 15 сигналов, состоящих, в свою очередь, из одной, двух либо трех нот. В репертуаре одного самца обычно присутствуют два-три варианта песни, различающихся по форме и взаимному расположению нот в сигналах гомотипической серии. Разнообразие песенных вариантов очень велико (рис. 2), но у разных самцов нередко наблюдаются сходные, в некоторых случаях практически идентичные варианты песни (Рубцов, 2007). При этом, как показали наши исследования в модельной популяции, песенный репертуар данного конкретного самца не меняется на протяжении его жизни, а вероятность совпадения у разных самцов сразу двух и тем более трех песенных вариантов крайне мала. Совокупность индивидуальных вариантов песни в сочетании с фенотипом и наличием/отсутствием кольца позволяли безошибочно определять индивидуальную принадлежность каждого самца на модельной территории в разные годы, как для фенотипических гибридов, так и для птиц с фенотипами родительских видов.

Статистическую обработку материала проводили в программе "Statistica 10", для сравнения выборок использовали критерии χ^2. При оценке достоверности статистических гипотез принят уровень значимости 5%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение фенотипического состава популяции с 2010 по 2019 гг.

За 10 лет наблюдений фенотипический состав птиц, гнездящихся на модельной территории, существенным образом изменился (рис. 3): доля

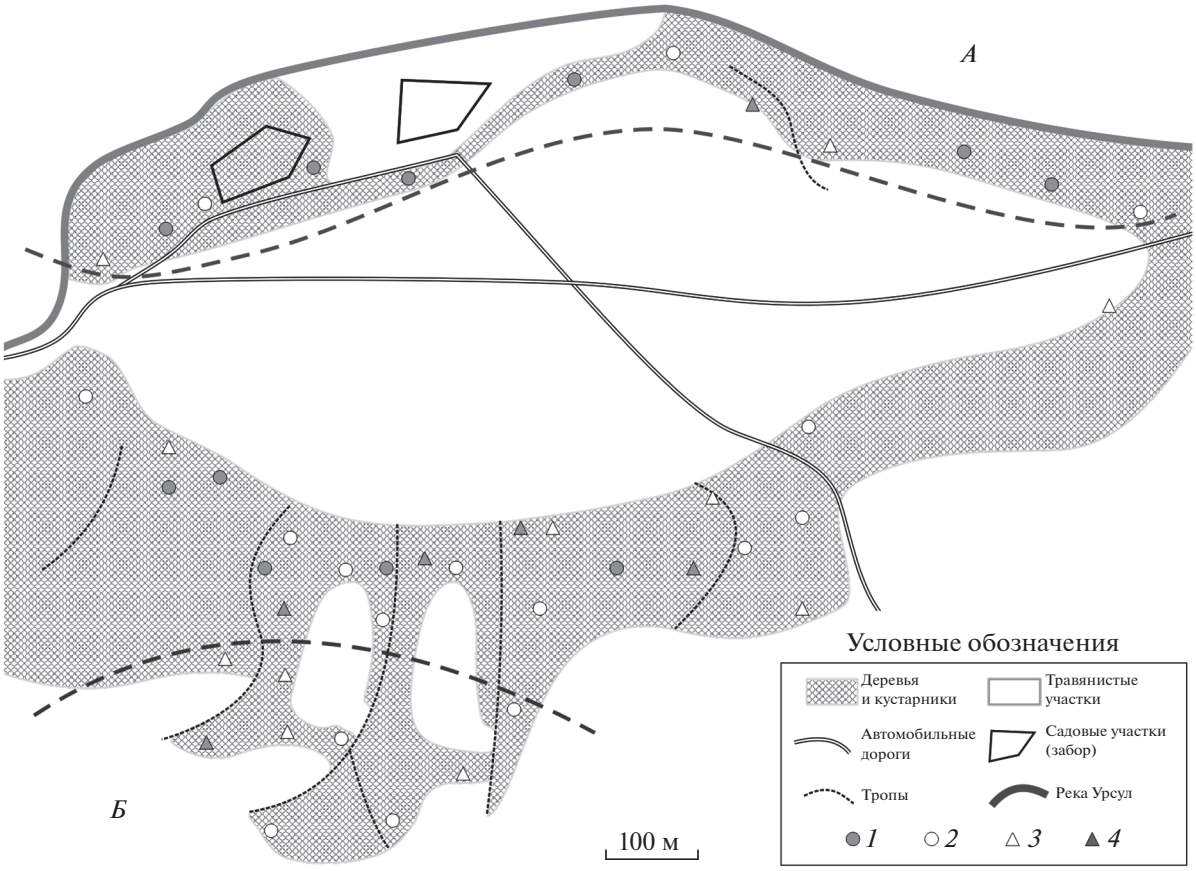

Рис. 1. Размещение поющих самцов овсянок на модельной территории в 2015 г.: *1* – обыкновенная овсянка, *2* – белошапочная овсянка, *3* – белые гибриды (white hybrid + *leucocephalos* hybrid), *4* – желтые гибриды (yellow hybrid + *citrinella* hybrid). Пунктиром обозначены зоны, выделенные для выявления биотопических предпочтений двух видов овсянок: *А* – пойменные леса и терраса р. Урсул, *Б* – лиственничники на вершинах холмов.

фенотипических гибридов увеличилась почти в 2 раза – с 32 до 58%, а доля родительских фенотипов, соответственно, сократилась; при этом соотношение обыкновенных и белошапочных овсянок осталось примерно равным (сравнение выборок 2010, 2015 и 2019 гг., фенотипические классы обыкновенная овсянка – гибриды – белошапочная овсянка: $\chi^2 = 10.6$, df = 4, $p = 0.03$). В фенотипическом составе самих гибридов тоже произошли существенные изменения: доля белых гибридов увеличилась с 4 до 30% (сравнение выборок 2010, 2015 и 2019 гг., фенотипические классы белые гибриды – остальные гибриды: $\chi^2 = 6.6$, df = 2, $p = 0.04$), в то время как соотношение остальных трех фенотипических классов гибридов существенно не изменилось. Таким образом, увеличение доли фенотипических гибридов с 30 до 60% произошло исключительно за счет увеличения числа белых гибридов.

Оценка продолжительности жизни фенотипически чистых особей и гибридов

Для выборки в целом распределение числа встреч птиц в разные годы соответствует геометрическому распределению (рис. 4). Для построения распределения из выборки были исключены птицы, встреченные в первый и последний годы наблюдений (непонятно, сколько они фактически прожили). Геометрическое распределение показывает количество совершенных попыток до наступления определенного события, происходящего с заданной вероятностью: число выстрелов до первого попадания, число подбрасываний монеты до первого выпадения “решки” и т.д. (Боровиков, Боровиков, 1998). В нашем случае “попыткой” является поиск данного самца на модельной территории в каждый последующий год наблюдений, а “событием” – его исчезновение вследствие гибели или выбора нового гнездового участка за пределами модельной территории.

Таблица 1. Описание фенотипической изменчивости гибридов обыкновенной и белошапочной овсянок: ранжирование признаков окраски (по: Рубцов, Тарасов, 2017)

Балл	Признак окраски		
	Бурый цвет на горле	Бурый цвет на брови	Желтый цвет в оперении
0	Отсутствует	Отсутствует	Ярко-желтый
1	Тонкие пятнистые усы или бурые пятна по бокам горла	Около половины перьев окологлазничного кольца бурые	Лимонно-желтый, отдельные участки (уши, лоб) светлее других
2	Тонкие, но четкие короткие усы	Окологлазничное кольцо бурое, остальное оперение брови светлое	Светло-желтый, отдельные участки (уши, лоб) практически белые
3	Тонкие длинные или короткие широкие усы	Небольшой участок оперения вокруг глаза бурый	Желтый оттенок на значительной части оперения головы
4	Широкие бурые усы смыкаются тонкой полоской на подбородке	Примерно 30–40% оперения брови бурого цвета (обычно нижняя часть рядом с глазом)	Желтый оттенок на отдельных участках головы (горло, темя)
5	Широкие бурые усы и полоса на подбородке, горло светлое	Около половины оперения брови бурого цвета	Сгиб крыла и/или каемки маховых желтые, остальное оперение белое
6	Короткое бурое горло (бурый цвет не заходит за кроющие уха)	Незначительная часть оперения брови остается светлой (обычно около лба и темени)	Желтый оттенок на сгибе крыла или на каемках маховых
7	Как у белошапочной овсянки	Бровь полностью бурая, как у белошапочной овсянки	Чисто белый, желтого цвета нигде нет

Таблица 2. Описание фенотипической изменчивости гибридов обыкновенной и белошапочной овсянок: фенотипические классы (по: Рубцов, Тарасов, 2017)

Название (обозначение) фенотипического класса		Признак окраски (баллы)		
		Бурый цвет на горле	Бурый цвет на брови	Желтый цвет в оперении
Pure *citrinella*	(CP)	0	0	0
Semi-*citrinella*	(CS)	1–2	0–2	0–2
Citrinella	(CT)	0–2	0–2	0–2
Citrinella-hybrid	(CH)	3–4	0–3	0–2
Yellow hybrid	(YH)	5–7	4–7	0–3
White hybrid	(WH)	0–3	0–3	3–7
Leucocephalos-hybrid	(LH)	4–5	4–5	4–7
Semi-*leucocephalos*	(LS)	6–7	6–7	4–7
Pure *leucocephalos*	(LP)	7	7	7
Leucocephalos	(LC)	6–7	6–7	4–7

Для анализа относительной продолжительности жизни выборку по числу встреч меченых самцов в разные годы разбили на 4 класса: 1, 2, 3 и 4 и более лет. По фенотипам самцов выборка была разбита на 5 классов: фенотипически чистые *citrinella* и *leucocephalos*, semi-*citrinella*, semi-*leucocephalos* и гибриды. После проверки на отсутствие значимых статистических различий выборки *citrinella* и *leucocephalos* были объединены в одну – “фенотипически чистые особи”, а semi-*citrinella* и semi-*leucocephalos* – в выборку “почти чистые”. При оценке статистической значимости для увеличения мощности критерия произвели уменьшение количества степеней свободы путем объединения выборок по числу встреч птиц в разные годы. Обозначенные выше 4 класса объединены в два: 1) птицы, встреченные 1 или 2 раза и 2) птицы, встреченные 3 и более раз. Полученные результаты представлены в табл. 3. Проверка статистической значимости различий между выборками: 1) *citrinella* – *leucocephalos*: $\chi^2 = 0.21$ (df = 1), $p = 0.89$;

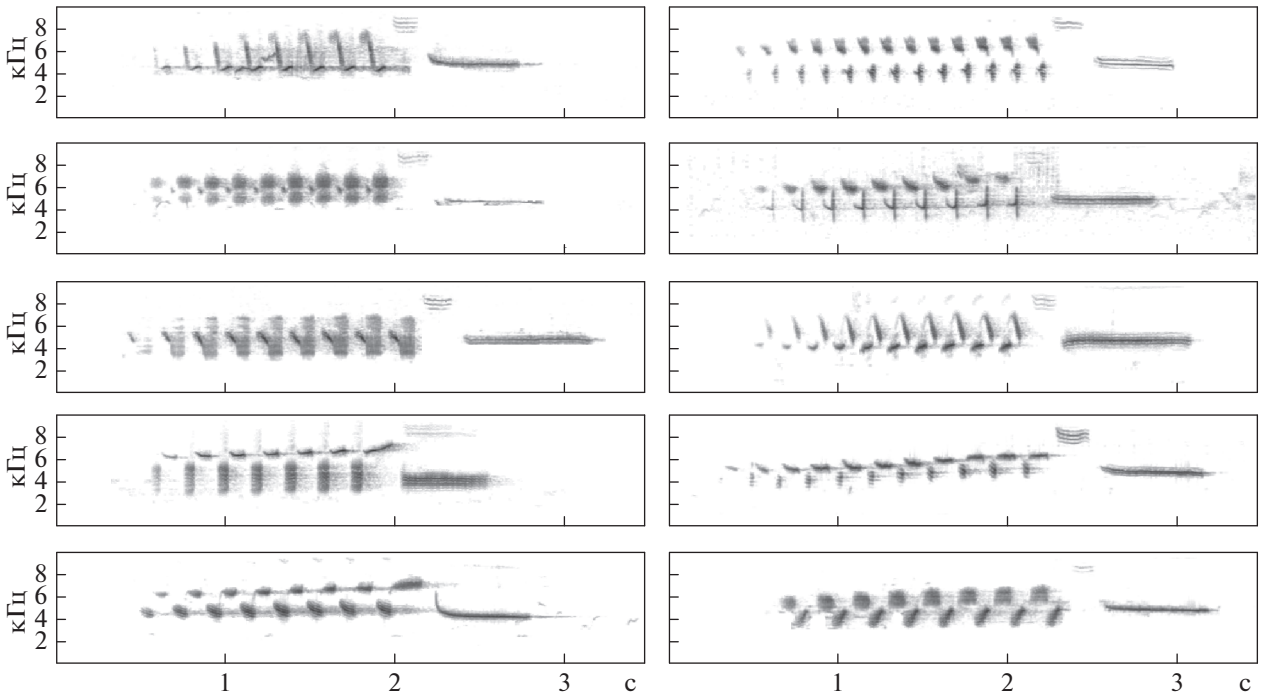

Рис. 2. Примеры индивидуальных вариантов песни из модельной гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок.

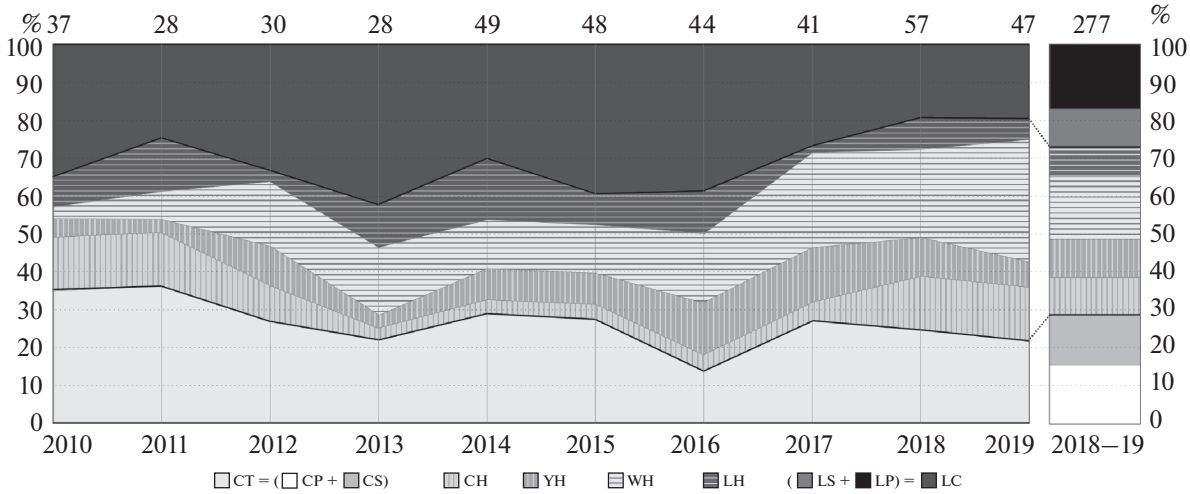

Рис. 3. Изменение фенотипического состава гнездящихся овсянок на модельной территории по годам. Числа под графиками – годы, над графиками – объем выборки по годам. Название фенотипических классов (описание см. табл. 2): CT – *citrinella*, CP – "pure *citrinella*" (обыкновенная овсянка без фенотипических признаков гибридизации), CS – "semi-*citrinella*" (обыкновенная овсянка с признаками, указывающими на гибридное происхождение), CH – *citrinella* hybrid, YH – yellow hybrid, WH – white hybrid, LH – *leucocephalos* hybrid, LC – *leucocephalos*, LP – "pure *leucocephalos*" (белошапочная овсянка без фенотипических признаков гибридизации), LS – "semi-*leucocephalos*" (белошапочная овсянка с признаками, указывающими на гибридное происхождение).

2) "чистые" – гибриды: $\chi^2 = 5.48$ (df = 1), $p = 0.02$; 3) "чистые" – "почти чистые": $\chi^2 = 6.64$ (df = 1), $p = 0.01$; 4) "почти чистые" – гибриды: $\chi^2 = 1.01$ (df = 1), $p = 0.32$. Таким образом, доля птиц, регистрировавшихся более двух лет подряд, достоверно выше у фенотипически чистых, чем у гибридов, а продолжительность пребывания на модельной территории "почти чистых" меньше, чем у

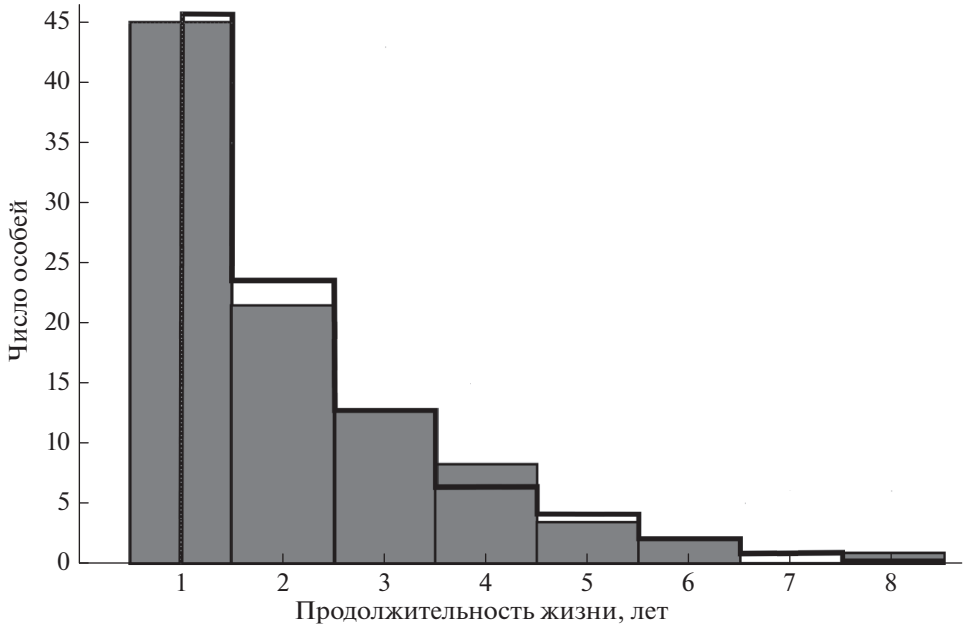

Рис. 4. Геометрическое распределение числа встреч самцов овсянок в разные годы на модельной территории. Столбцы – наблюдаемое распределение, черная линия – теоретическое распределение; параметр геометрического распределения: *s* (выживаемость: вероятность встречи самца на модельной территории в следующий год) = 0.534. Соответствие наблюдаемого распределения теоретическому: $\chi^2 = 0.809$, df = 3, $p = 0.847$ ($n = 96$).

чистых, и не отличается от гибридов. Для всех трех выборок распределение соответствует геометрическому, параметры распределений следующие: 1) "чистые": $s = 63\%$, $x = 2.73$, $\sigma = 3.15$; 2) "почти чистые": $s = 36\%$, $x = 1.56$, $\sigma = 0.37$; 3) гибриды: $s = 45\%$, $x = 1.83$, $\sigma = 1.60$; где s – выживаемость: вероятность возврата птицы на место гнездования в следующем году, x – средняя продолжительность жизни, σ – среднеквадратичное отклонение.

Используемый метод оценки относительной продолжительности жизни гибридов дает адекватные результаты при условии стабильности фенотипического состава популяции в разные годы. В нашем же случае доля гибридов существенно выросла в течение периода наблюдений (см. выше), и это может привести к искажению результатов: значительная часть фенотипических гибридов была зарегистрирована в конце периода наблюдений, и эти птицы не имели возможности прожить долго. Проверим, не приводит ли изменение фенотипического состава популяции к искажению оценки относительной продолжительности жизни птиц разных фенотипических классов, воспользовавшись тем фактом, что увеличение доли гибридов произошло исключительно за счет фенотипического класса "белых гибридов". По числу встреч самцов на модельной территории выборки "белые гибриды" ($n = 17$) и "остальные гибриды" ($n = 35$) не различаются: $\chi^2 = 0.09$

Таблица 3. Продолжительность жизни на модельной территории самцов разных фенотипических классов

Фенотипический класс	Число встреч (годы)				Всего
	1	2	3	больше 3	
Чистые	10 (27.0%)	11 (29.7%)	7 (18.9%)	9 (24.3%)	37
citrinella	5 (27.8%)	5 (27.8%)	5 (27.8%)	3 (16.7%)	18
leucocephalos	5 (26.3%)	6 (31.6%)	2 (10.5%)	6 (31.6%)	19
Почти чистые	11 (55.0%)	7 (35.0%)	1 (5.0%)	1 (5.0%)	20
semi-citrinella	6 (54.6%)	4 (36.4%)	1 (9.1%)	0	11
semi-leucocephalos	5 (55.4%)	3 (33.3%)	0	1 (11.1%)	9
Гибриды	23 (44.2%)	18 (34.6%)	6 (11.5%)	5 (9.6%)	52
Всего	44	36	14	15	109

Таблица 4. Состав пар в модельной гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок

Самец	Самка			Всего
	Желтая	Гибрид	Белая	
Citrinella	10 (5)	0 (2)	5 (8)	15
Гибрид	7 (9)	7 (3)	15 (16)	29
Leucocephalos	5 (8)	1 (3)	18 (13)	24
Всего	22	8	38	68

Примечания. Данные 2008–2019 гг. В скобках – число встреч, ожидаемых при случайном формировании пар.

(df = 1), $p = 0.77$. Таким образом, изменение фенотипического состава популяции по годам не оказывает существенного влияния на оценку относительной продолжительности жизни.

Исчезновение птицы с модельной территории может быть вызвано не только ее гибелью, но и сменой гнездового участка за пределами модельной территории, что неизбежно приводит к заниженной оценке продолжительности жизни. Логично предположить, что птицы меняют свой гнездовой участок после неудачного опыта гнездования, и, вероятно, чаще это должны делать молодые птицы, гнездящиеся впервые. Попробуем оценить вероятность смены участка на основе наших наблюдений на модельной территории. Из 277 самцов, зарегистрированных за все годы наблюдений, 111 птиц были встречены два или более года подряд. Большинство из них возвращались на свои прежние гнездовые участки; только 8 птиц (7.2%) выбрали новый гнездовой участок вдали от прошлогоднего, оставаясь при этом в пределах модельной территории. Из этих 8 птиц 5 встречались более двух лет подряд, из них 3 сменили свои гнездовые участки на 2-й год после появления на модельной территории, а две другие птицы меняли гнездовые участки несколько раз. Эти данные согласуются с нашим предположением: во-первых, доля птиц, меняющих свои гнездовые участки, относительно невелика (менее 10%), во-вторых, те птицы, которые меняли свои гнездовые участки, делали это либо после первого опыта гнездования, либо несколько раз в течение своей жизни.

Биотопическая сегрегация

Модельная территория расположена среди лесостепного ландшафта, на пологом холмистом склоне горы северной экспозиции. Склоны холмов южной экспозиции представляют собой участки степи, покрытые низкорослой травянистой растительностью суккулентного типа. На склонах северной экспозиции произрастают светлые разреженные леса, образованные лиственницей и густым подлеском из кустарников караганы (акации). У подножий холмов опушки лиственничников образованы высокими (более 2.5 м) кустами караганы, черемухой и густой травянистой растительностью лугового типа. На вершинах холмов кустарники ниже, до 1.5 м высотой, помимо караганы встречаются спирея и кизильник. В пойме р. Урсул произрастают береза, черемуха, отдельные лиственницы, склоны террасы покрыты высокими кустами караганы и травянистой растительностью лугового типа (преимущественно злаки).

Для выявления биотопических предпочтений овсянок в пределах модельной территории были выбраны наиболее различающиеся местообитания: пойма р. Урсул и вершины холмов (рис. 1). Объединенные данные за все годы наблюдений убедительно показывают, что обыкновенная овсянка для гнездования выбирает более увлажненные участки с высокими кустарниками и густым травянистым покровом, а белошапочная овсянка более ксерофильна. Относительно же гибридов, существенных различий между двумя биотопами, как в их общей доле, так и в соотношении фенотипических классов гибридов, не наблюдается (рис. 5). Сравнение выборок: 1) все фенотипы: $\chi^2 = 19.6$, df = 5, $p = 0.0015$; 2) родительские фенотипы – гибриды: $\chi^2 = 1.37$, df = 1, $p = 0.24$.

Состав пар

За все годы наблюдений (2008–2019) удалось определить фенотипический состав 68 пар (табл. 4). Как уже отмечалось выше, самок обыкновенной и белошапочной овсянок определяли по наличию или отсутствию желтого цвета в оперении, этот признак надежно диагностируется при наблюдениях с помощью бинокля. Самки, у которых в оперении присутствует лишь желтый оттенок, считались гибридными. Согласно приведенным в табл. 4 данным определение видовой принадлежности по фенотипу для самок менее надежно, чем для самцов: доля птиц с гибридным фенотипом среди самок гораздо меньше. Поэтому фенотипы самок приведены в кавычках: “желтая”, “белая” и “гибрид”. Тем не менее наблюдается четкая тенденция к положительной ассортативности спаривания: доля конспецифических пар и пар “гибрид–гибрид” существенно больше значений, ожидаемых при случайном формировании пар (в скобках). Различия статистически достоверны: $\chi^2 = 16.8$, df = 4. $p = 0.002$.

Участие гибридов в размножении

Овсянки гнездятся на земле и очень осторожны во время выкармливания птенцов. Большинство гнезд, которые были обнаружены при спугивании насиживающей самки, впоследствии были

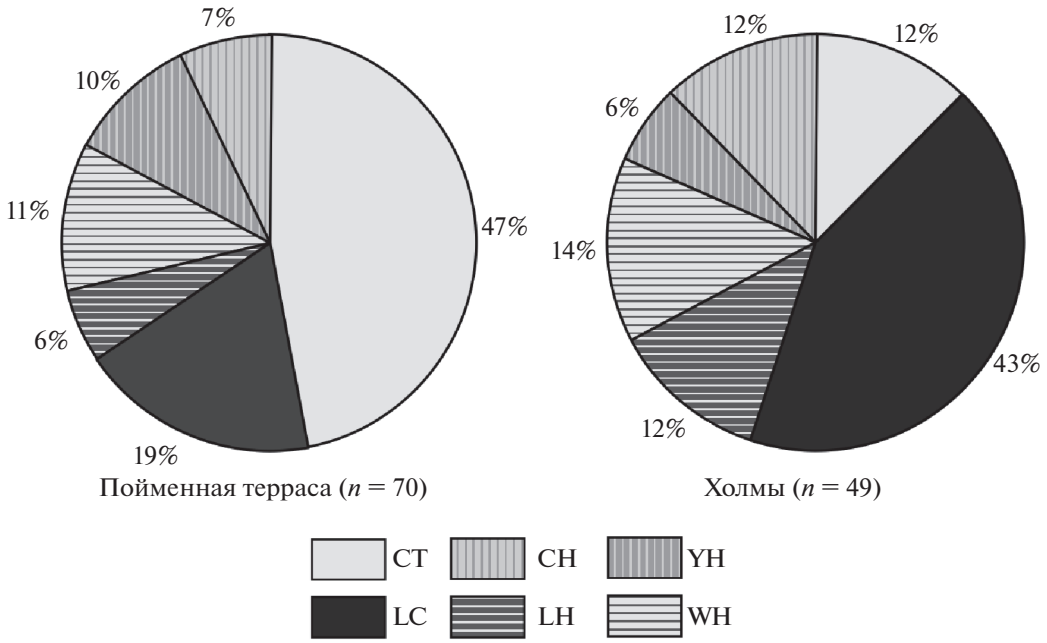

Рис. 5. Фенотипический состав гнездящихся самцов овсянок в различных местообитаниях на модельной территории в 2010–2019 гг. CT, LC, CH, YH, WH, LH – фенотипические классы (табл. 2).

разорены хищниками. Поэтому нам не удалось собрать достаточно данных, чтобы оценить репродуктивный успех гнездящихся пар. О том, что гибриды фертильны и успешны в выборе полового партнера и выведении птенцов, говорит тот факт, что мы неоднократно встречали их с кормом в клюве и со слетками. Чтобы оценить, влияет ли фенотип самца на успешность выведения им птенцов, мы сравнили фенотипический состав кормящих самцов с составом птиц в модельной популяции за все годы наблюдений. Данные приведены в табл. 5, различия недостоверны: $\chi^2 = 4.1$, df = 5, $p = 0.53$.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Как уже отмечалось выше, выбор модельной территории для изучения механизмов репродуктивной изоляции между двумя видами овсянок был сделан не случайно: Онгудайский р-н республики Алтай – единственное место на обширной территории зоны симпатрии этих двух видов, где доля фенотипических гибридов максимальна, а родительские виды представлены в равных пропорциях. Результаты данного исследования показали, что и здесь механизмы прекопуляционной изоляции частично сохраняются, причем изоля-

Таблица 5. Участие самцов различных фенотипических классов в размножении

Фенотип самца	Всего в популяции		С кормом	
	Число	Доля	встречены	ожидаемо*)
Citrinella	78	0.28	12	17
Citrinella-hybrid	28	0.10	4	6
Yellow hybrid	28	0.10	8	6
White hybrid	45	0.16	10	10
Leucocephalos-hybrid	23	0.08	7	5
Leucocephalos	75	0.27	20	17
Всего	277		61	

Примечание. * Число ожидаемых встреч рассчитано исходя из доли данного фенотипического класса в популяции и общего числа встреч птиц с кормом.

ции как экологической (биотопическая сегрегация), так и поведенческой (положительная ассортативность спаривания). В то же время гибриды, по всей видимости, полностью фертильны: фенотипический состав птиц, успешно выведших птенцов, не отличается от фенотипического состава популяции в целом. И это приводит к постепенному нарастанию уровня гибридизации: за 10 лет наблюдений доля фенотипических гибридов выросла с 30 до 60%. К сожалению, на основе имеющихся данных мы не можем однозначно сказать, имеем ли мы дело с направленными изменениями или же со случайными флуктуациями фенотипического состава. Но, согласно нашим предыдущим исследованиям, в центральной части зоны симпатрии уровень гибридизации постепенно нарастал, что привело к снижению численности белошапочной овсянки вплоть до ее полного исчезновения в некоторых популяциях (Панов и др., 2003). Поэтому логично сделать выбор в пользу первого предположения.

Тем не менее посткопуляционные механизмы репродуктивной изоляции тоже существуют, что выражается в более низкой продолжительности жизни гибридов по сравнению с особями родительских фенотипов. Этот вывод, однако, сталкивается с некоторыми сложностями методологического характера, которые стоит подробно обсудить. Как уже отмечалось, исчезновение птицы с модельной территории может быть вызвано как ее гибелью, так и сменой гнездового участка после неудачного опыта гнездования. Причем, вероятно, чаще это должны делать молодые птицы, гнездящиеся впервые. Но если таких случаев было бы много, то наблюдаемое распределение отличалось бы от теоретически ожидаемого с преобладанием особей, встреченных только в первый год наблюдений. Соответствие реального распределения ожидаемому, говорит о том, что в большинстве случаев птицы не появлялись на модельной территории в последующий год вследствие своей гибели, а не смены гнездового участка. Анализ литературы также подтверждает наше предположение: на разных видах воробьиных показано, что птицы чаще меняют гнездовой участок после неудачного опыта гнездования в предыдущем году (Haas, 1998; Hoover, 2003; Shitikov et al., 2012; Шитиков и др., 2017). Причем верность птиц своей территории возрастает с увеличением количества успешных выводков, произведенных на этой территории (Hoover, 2003). Однако следует признать, что приведенные здесь доводы весьма ненадежны и основаны на умозрительных допущениях. Очевидно, что в нашей выборке есть птицы, которые не умерли, но сменили гнездовой участок за пределами модельной территории, причем мы не можем оценить долю таких особей даже приблизительно. Ситуацию спасает тот факт, что в рамках данного исследования нам не важна продолжительность жизни птиц как таковая: нам нужно оценить *относительную* продолжительность жизни гибридов в сравнении с родительскими видами. Сравнительный анализ продолжительности жизни правомерен только в том случае, если степень филопатрии птиц из разных фенотипических классов в гибридной популяции одинакова. Рассмотрим возможную причину, почему степень филопатрии гибридных самцов может быть ниже, чем у птиц родительских видов.

Можно предположить, что гибридные самцы, обладая “нормальной” по сравнению с особями родительских видов жизнеспособностью, имеют сложности с формированием брачных пар в силу редкости и необычности своего фенотипа. Чаще оставаясь холостыми, они могут иметь склонность к более частой смене гнездового участка. Но на основе полученных данных мы можем с уверенностью отвергнуть это предположение, поскольку пониженной продолжительностью жизни обладают также те особи родительских фенотипов, которые имеют слабо выраженные признаки, указывающие на их гибридное происхождение (“почти чистые”). Речь идет о наличии желтого цвета на сгибе крыла у самцов белошапочной овсянки и бурых пятнах или тонких “усиках” по бокам горла у обыкновенной овсянки. Нет оснований полагать, что эти признаки существенно снижали бы их привлекательность в гибридной популяции, в результате чего они не могли сформировать пару и поменяли гнездовой участок.

Таким образом, полученные нами данные согласуются с моделью Добржанского-Меллера: в гибридной зоне аллели генов, по которым различаются особи родительских видов, смешиваются и проходят проверку на совместимость; некоторые сочетания аллелей могут отрицательно сказываться на приспособленности особей гибридного происхождения.

Попытка оценить уровень дивергенции между обыкновенной и белошапочной овсянками столкнулась с серьезными сложностями: по митохондриальной ДНК, которая часто используется для построения филогении, аллопатрические популяции этих видов практически не различаются. Это либо может означать их чрезвычайно близкое эволюционной родство, либо может быть следствием заимствования мтДНК вследствие длительной гибридизации (Irwin et al., 2009). Реконструкция филогении изучаемых видов по песне и морфологическим признакам с помощью кладистических методов (Павлинов, 2005) пока-

зала, что они, возможно, не являются сестринскими (Рубцов, Опаев, 2012): обыкновенная овсянка эволюционно более близка к огородной овсянке (*Emberiza cirlus*), а белошапочная – к овсянке Стюарта (*E. stewarti*). Это позволяет сделать выбор в пользу второй гипотезы, из чего неизбежно следует вывод, что гибридизация между обыкновенной и белошапочной овсянками имеет давнюю историю, которая, по всей видимости, включала несколько циклов с географической изоляцией, установлением симпатрии и постепенным нарастанием гибридизации (Рубцов, 2010). Однако при этом, несмотря на интенсивную гибридизацию в широкой зоне симпатрии, приведшую к значительному слиянию геномов двух видов овсянок, они сохранили свою морфологическую индивидуальность. Это предполагает наличие некоего механизма, обеспечивающего стабильность видоспецифичного фенотипа. Пониженная жизнеспособность гибридов, показанная в данной работе, как раз может выступать в роли такого механизма.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (14-04-01259, 17-04-00903, 18-04-00770).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боровиков В.П., Боровиков И.П., 1998. STATISTICA – статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Информационно-издательский дом “Филинъ”. 608 с.

Добжанский Ф.Г., 2010. Генетика и происхождение видов. М. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”. 384 с.

Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Павлинов И.Я., 2005. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Товарищество научных изданий КМК. 391 с.

Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512 с.

Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г., 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 470–484.

Панов Е.Н., Рубцов А.С., Мордкович М.В., 2007. Новые данные о взаимоотношении двух видов овсянок (*Emberiza citrinella, E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоологический журнал. Т. 86. № 11. С. 1362–1378.

Рубцов А.С., 2007. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephala*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // Зоологический журнал. Т. 86. № 7. С. 863–876.

Рубцов А.С., 2010. Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephalos*) овсянок // Чарльз Дарвин и современная биология. Труды междунар. науч. конф. “Чарльз Дарвин и современная биология” (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История. С. 260–271.

Рубцов А.С., 2015. Репродуктивная изоляция и понятие вида у птиц // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 816–831.

Рубцов А.С., Опаев А.С., 2012. Реконструкция филогении обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucocephala*) овсянок по песне и морфологическим признакам // Зоологический журнал. Т. 91. № 5. С. 577–591.

Рубцов А.С., Тарасов В.В., 2017. О характере взаимоотношений обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucocephalos*) овсянок в лесостепном Зауралье // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 522–536.

Шитиков Д.А., Вайтина Т.М., Макарова Т.В., Федотова С.Е., Красных Н.А., Юрченко Ю.Ю., 2017. Влияние успешности размножения на видимую выживаемость луговых воробьиных птиц // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 827–837.

Coyne J.A., Orr H.A., 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 545 p.

Grant P.R., Grant B.R., 1997. Hybridization, Sexual Imprinting, and Mate Choice // American Naturalist V. 149. № 1. P. 1–28.

Haas C.A., 1998. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach // Auk. V. 115. № 4. P. 929–936.

Hewitt G.M., 1988. Hybrid zones - natural laboratories for evolutionary studies // Trends in Ecology & Evolution. V. 3. № 7. P. 158–167.

Hoover J.P., 2003: Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler // Ecology. V. 84. № 2. P. 416–430.

Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N., 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 98. № 2. P. 422–438.

McCarthy E.M., 2006. Handbook of avian hybrids of the world. Oxford: Oxford University Press. 583 p.

Orr H.A., 1995. The population genetics of speciation: the evolution of hybrid incompatibilities // Genetics. V. 139. № 4. P. 1805–1813.

Price T.D., 2008. Speciation in birds. Greenwood Village, CO: Roberts and Company. 470 p.

Shitikov D., Fedotova S., Gagieva V., Fedchuk D., Dubkova E., Vaytina T., 2012. Breeding-site fidelity and dispersal in isolated populations of three migratory passerines // Ornis Fennica. V. 89. № 1. P. 53–62.

PAIR COMPOSITION, HABITAT PREFERENCES AND COMPARATIVE LIFE DURATIONS OF BIRDS IN A HYBRID POPULATION OF THE YELLOWHAMMER (*EMBERIZA CITRINELLA*) AND THE PINE BUNTING (*E. LEUCOCEPHALOS*) (PASSERIFORMES, EMBERIZIDAE) IN THE ALTAIS

A. S. Rubtsov*

State Darwin Museum, Moscow, 117292 Russia

**e-mail: alexrub@darwinmuseum.ru*

The relationship between the Yellowhammer and the Pine Bunting represents quite a rare case of mass hybridization in a broad zone of sympatry. In order to detect the possible pre- and post-isolation mechanisms between these species, we conducted observations of a hybrid population within a model territory in the Altai Mountains, Russia from 2008 to 2019. The model population is unique across the vast territory of their secondary contact zone, with the maximum level of hybridization and equal proportions of birds showing parental species phenotypes. During the period of investigation, the proportion of phenotypic hybrids rose from 32 to 58%. At the same time, precopulation isolation mechanisms still existed, as there were both positive assortative mating and partial habitat segregation between the species. Hybrids along with individuals of the parental species participated in breeding and successfully reared their nestlings: the phenotypic composition of feeding birds did not differ from that of the population as a whole. At the same time, hybrids had shorter life durations, this also being true for birds with parental phenotypes showing slightly expressed hybrid characters.

Keywords: hybrid zone, isolating mechanisms, hybrid fitness, Siberia

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1288–1304

УДК 591.477+591.478+599.322.2

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОЖИ И ЕЕ ДЕРИВАТОВ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА CRICETINAE (CRICETIDAE, RODENTIA): ПОЧЕМУ ЭТО ВАЖНО ЗНАТЬ

© 2021 г. О. Ф. Чернова[a], *, В. П. Куприянов[a], **, Н. Ю. Феоктистова[a], *, А. В. Суров[a], ****

[a] *Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия*

**e-mail: chernova@sevin.ru*

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

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

*****e-mail: surov@sevin.ru*

Поступила в редакцию 15.03.2021 г.
После доработки 16.06.2021 г.
Принята к публикации 20.06.2021 г.

Подсемейство Cricetinae включает широкий спектр видов, различающихся по размеру, социальной организации, экологии. Морфофункциональные адаптации в значительной степени определяются особенностями кожных покровов. Исследовали кожно-волосяной покров и специфические кожные железы четырех представителей подсемейства, относящихся к двум родам, – *Allocricetulus curtatus*, *A. eversmanni*, *Cricetulus griseus* и *C. sokolovi*. Показано, что у всех исследованных видов шерсть довольно однородная, не имеет длинного ворса, слабо разделяется на ярусы, пуховые волосы не обнаружены. Вибриссы имеют специализированную архитектонику. Выявлены три морфотипа среднебрюшной железы: железа-сумка без специализированных волос (у *Allocricetulus*), железа-сумка со специализированными волосами (у *Phodopus*) и железа-поле со специализированными волосами (у *Cricetulus*). Впервые у взрослых особей *A. curtatus* и *A. eversmanni* описаны специфические боковые сальные железы, располагающиеся билатерально в виде железистых полей на уровне косто-вертебрального угла. Обсуждается необходимость исследования морфологии специфических желез Cricetinae для адекватной оценки их роли в ольфакторной коммуникации.

Ключевые слова: хомячки, *Allocricetulus*, *Cricetulus*, кожа, волосы, железы, морфология, гистология, маркировочное поведение

DOI: 10.31857/S0044513421110039

Несмотря на многолетние планомерные исследования, накопленный большой фактический материал и разработку целого ряда теоретических обобщений (Wyatt, 2014) химическая коммуникация млекопитающих остается актуальным направлением исследований. Тем не менее многие виды млекопитающих не охвачены такими исследованиями, и зачастую получение этологических данных опережает морфологическое описание органов-источников обонятельных сигналов, что иногда приводит к парадоксальной ситуации – тестируется, описывается и обсуждается поведение реципиентов в ответ на запах секрета отсутствующих у них желез. Вот почему важно, чтобы этологические заключения опирались на морфологические и гистологические исследования источников пахучих сигналов. В этологических экспериментах по ольфакторной коммуникации и комфортному поведению хомячков подсемейства Cricetinae при интерпретации полученных данных мы столкнулись с проблемой слабой изученности их кожно-волосяного покрова и специфических кожных желез (СКЖ) – источников пахучих сигналов. Эта проблема и определила необходимость проведения данного исследования.

Рецентные хомяки подсемейства Cricetinae представляют собой отдельную филетическую линию. Это в основном обитатели открытых пространств, от уровня моря до высокогорий (4500 м) палеарктической части Евразии. Наибольшая длина тела (240–320 мм) характерна для обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*), наименьшая (75–92 мм) – для хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) (Павлинов, 2006).

По последним молекулярно-генетическим и морфологическим данным подсемейство Criceti-

nae включает 18 видов, относящихся к девяти родам: *Cricetus*, *Cricetulus*, *Allocricetulus*, *Mesocricetus*, *Tscherskia*, *Cansumys*, *Phodopus*, *Urocricetus и Nothocricetulus* (Lebedev et al., 2018). Род хомяки обыкновенные (*Cricetus* Leske 1779) монотипичный, состоит из одного вида – обыкновенного хомяка (*C. cricetus* Linnaeus 1758). Род хомячки серые (*Cricetulus* Milne-Edwards 1867) включает, по современным понятиям, видовой комплекс *C. barabensis* sensu lato (= *C. barabensis* Pallas 1973) с тремя хромосомными формами – "barabensis" (2*n* = 20), "griseus" (2*n* = 22) и "pseudogriseus" (2*n* = 24), различающимися одной или двумя "робертсоновскими перестройками" (Kral et al., 1984; Romanenko et al., 2007; Малыгин и др., 1992), и два хорошо обособленных вида – хомячка Соколова (*C. sokolovi* Orlov et Malygin 1988) и длиннохвостого хомячка (*C. longicaudatus* Milne-Edwards 1867) (Lebedev et al., 2018). Род эверсманновы хомячки (*Allocricetulus* Argyropulo 1932) объединяет два вида – хомячка Эверсманна (*A. eversmanni* Brandt 1859) и монгольского хомячка (*A. curtatus* Allen 1925). Род средние хомяки (*Mesocricetus* Nehring1898) в классических системах включает четыре вида: золотистого (или сирийского, или переднеазиатского) хомяка (*M. auratus* Waterhouse 1839), хомяка Брандта (*M. brandti* Nehring 1898), хомяка Радде (*M. raddei* Nehring 1894) и хомяка Ньютона (*M. newtoni* Nehring 1898). Род хомячки крысовидные (*Tscherskia* Ognev 1914) монотипичный, представлен крысовидным хомячком (*T. triton* Winton 1899). Род хомяки канские (*Cansumys* Allen 1928) включает один вид – хомяка канского (*C. canus* Allen 1928) (Павлинов, 2006). Род *Nothocricetulus* (не имеет русского названия) – монотипичный, ранее был представлен одним видом – *Cricetulus migratorius* Pallas 1773 (в настоящее время *Nothocricetulus migratorius* Pallas 1773*)*, возможно с несколькими полувидами или подвидами (Lebedev et al., 2018). Род *Urocricetus* Satunin 1902 (также не имеет русского названия) объединяет два вида: короткохвостого хомячка (*U. alticola* Thomas 1917) и тибетского хомячка (*U. kamensis* Satunin 1903). Систематика *Urocricetus* пока остается дискуссионной (Lebedev et al., 2018). Относительно близки к этому роду мохноногие хомячки (*Phodopus* Miller 1910), с тремя видами: хомячком Роборовского (*P. roborovskii* Satunin 1903), хомячком Кэмпбелла (*P. campbelli* Thomas 1905) и джунгарским (*P. sungorus* Pallas 1771).

По цвету шерсти палеарктические хомяки разделяются на две группы – с "предупреждающим" и криптическим окрасом (Воронцов, 1982). К первой относят представителей *Cricetus* и *Mesocricetus* – с ярко окрашенной шерстью спины и черным брюхом (либо черным горловым пятном), которое они демонстрируют при оборонительном поведении. Ко второй – более мелкие виды других родов. Особенно выражен криптический окрас у обитателя пустынь – *P. roborovskii*. Для всех представителей Cricetinae характерен мягкий, пушистый волосяной покров.

Достаточно детально кожно-волосяной покров исследован лишь у *C.* (*N.*) *migratorius* (Соколов, 1973) и *Phodopus* (Феоктистова, 2008; Феоктистова и др., 2012). Что касается других представителей подсемейства, то сведения о строении их кожно-волосяного покрова весьма ограничены.

Известно, что у многих видов млекопитающих хорошо развиты СКЖ, секрет которых зверьки оставляют на субстрате в качестве пахучих меток, играющих важную роль в ориентации как самих хозяев, так и при передаче информации другим особям, например, о занятости территории и нор (Рожнов, 2011). Очевидно, что маркирование особенно важно для территориальных и агрессивных видов. Для СКЖ характерен половой диморфизм, сезонность функционирования и возрастная изменчивость (см. Соколов, Чернова, 2001). У представителей Cricetinae имеются СКЖ разных типов, но описано лишь небольшое их число.

О функционировании СКЖ хомяков мы судим, как правило, только по косвенным данным (маркировочному поведению), так как специальных исследований, включающих, например, гландэктомию, гормонотерапию и т.д., проводилось немного. Лучше других исследованы функции СКЖ у *Phodopus* (Феоктистова, 2008). Показано, например, что запах секрета среднебрюшной железы (СБЖ) участвует в распознавание пола как у самцов (Васильева, 1990; Lai et al., 1996), так и у самок (Кропоткина и др., 2012), причем роль запаха этого секрета меняется в зависимости от сезона года. По нему самцы могут распознавать физиологическое состояние самок и индивидуальные особенности особей. У *P. campbelli* и *P. sungorus* в распознавании пола участвует также запах секрета желез, расположенных в углах рта. Известна уникальная роль этого секрета в регуляции пищеварения, поддержании иммунитета детенышей и скорости их развития (Феоктистова и др., 2004; Хрущова, 2007). Известно, что секрет СБЖ самок *C. griseus* влияет на изменение уровня тестостерона у самцов, повышая его в зимне-весенний период (Поташникова, Феоктистова, 2014).

Общее для 12 видов Cricetinae описание топографии, конфигурации (на примере *P. sungorus*) и микроструктуры СБЖ (на примере *A. eversmanni*) выполнено Воронцовым и Гуртовым (1959). Авторы указывают, что СБЖ присутствует у всех палеарктических видов хомяков, объединяемых в подтрибу Cricetini[1]. Эта железа расположена на осевой линии тела впереди гениталий и имеет вид небольшого щелевидного углубления, окружен-

[1] Наши данные не подтверждают этого – ни у одного представителя *Mesocricetus* СБЖ не была найдена.

ного подковообразным валиком. Густой жироподобный секрет может почти полностью заполнять щель. Латеральные стороны валика покрыты шерстью, неотличимой от волосяного покрова тела. Медиальные стороны и дно щели покрывают особые короткие волоски. СБЖ состоит из большого числа полиальвеолярных голокриновых желез. Секрет выводится через протоки, открывающиеся в волосяные луковицы (на дне мешка) или непосредственно в волосяную сумку). Вся железа окружена крупным слоем соединительной ткани с мускульными волокнами. Авторы предполагают, что СБЖ настоящих хомяков произошла путем развития сальных желез на данном участке тела. Активизация функционирования СБЖ происходит в период размножения. С окончанием этого периода она уменьшается в размерах в 2–4 раза и становится практически незаметной при наружном осмотре. Из чего делается вывод о том, что СБЖ каким-то образом связана с размножением, а ее секрет может быть важен для маркирования границ индивидуального участка. Развитие СБЖ идет быстрее у детенышей из весенних выводков, приступающих к размножению в том же году, нежели у перезимовавших зверьков, у которых развитие СБЖ задерживается до периода весеннего размножения. Несмотря на довольно детальное описание "типичной" микроструктуры СБЖ, проведенное на отдельных примерах, авторы не обсуждают возможную видо- или родоспецифичность этого органа, проявление полового диморфизма. Они указывают лишь на тот факт, что наличие СБЖ, наряду с рядом других морфологических особенностей, позволяет четко очертить границы палеарктической трибы Cricetini (Воронцов, Гуртовой, 1959).

Описаны строение Гардеровых желез млекопитающих (Бодяк, 1994) и их роль в стимулировании полового поведения самцов и процептивного поведения самок *Mesocricetus auratus* (Соколов и др., 1994).

На наличие боковых желез (БЖ) у *C. cricetus* обратил внимание еще Паллас (Pallas, 1778), а Вртиш описал их гистологию (Vrtiš, 1930). БЖ формируют крупные железистые плакоды, расположенные по бокам тела. У *M. auratus* они представляют собой отдельные ароматические железки, происходящие от сальных желез волосяных луковиц с голокриновым типом секреции. Для этих желез характерен половой диморфизм, и они участвуют в маркировке территории (Lipkow, 1954). У самок *T. triton* экспериментально доказано ингибирующее влияние эстрадиола на размеры, секреторную активность и химический состав секрета БЖ (Zhang et al., 1999). Скирроу и Ризан (Skirrow, Rysan, 1976), наблюдая за поведением *C. griseus*, отметили, что при социальных контактах хомячки расчесывают бока задними лапами, а затем проволакивают ано-генитальную область по субстрату. Они предположили, что таким образом секрет БЖ наносится на поверхность лап, а затем распространяется при движении. Однако никаких сведений даже о наличии этого типа желез у китайского хомячка, а также о возможной роли СБЖ, секрет которой также мог переноситься на субстрат при проволакивании брюшной поверхности тела, они не приводят. По нашим собственным наблюдениям, *A. curtatus* и *A. eversmanni* демонстрируют сходные паттерны маркировочного поведения, что предполагает наличие и у них не только СБЖ, но и БЖ. Однако эти предположения основаны лишь на поведенческих наблюдениях и не могут служить доказательством участия тех или иных желез в маркировочном поведении. Необходимы комплексные исследования, включающие как макро-морфологическое, так и гистологическое описание кожно-волосяного покрова, топографии и строения СКЖ у различных видов подсемейства Cricetinae.

Цель настоящего исследования – восполнить пробел в знаниях о коже и ее производных, провести сравнительно-морфологический анализ, детально изучив кожно-волосяной покров и СКЖ четырех видов, принадлежащих к двум родам подсемейства – *Cricetulus* (*C. griseus*, *C. sokolovi*) и *Allocricetulus* (*A. curtatus* и *A. eversmanni*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все исследованные виды включены в Центр коллективного пользования "Живая коллекция диких видов млекопитающих" Института проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН). Кроме китайского хомячка они принадлежат ко второму–четвертому поколениям лабораторного разведения от пар, отловленных в природе (Саратовская обл., Тыва и Монголия). Китайский хомячок относится к лабораторной линии и получен из зоопитомника г. Халле (Германия).

Морфологические исследования проводили в Центре коллективного пользования "Инструментальные методы в экологии" ИПЭЭ РАН с применением морфометрии, световой и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и гистологии. Измерения массы тела и СКЖ проводили на отдельных выборках живых особей (табл. 1). Часть животных была подвергнута эвтаназии на аппарате Плинаркон-5 (ООО "ПрофМТ", Санкт-Петербург), у них взяты пробы кожного покрова с холки, крестца, бока, брюха, углов рта и подошв задних лап для исследования микроструктуры кожи, волос, вибрисс и СКЖ. Материал получен от половозрелых животных: хомячка Эверсманна (3 самца и 2 самки), монгольского хомячка (2 самца и 2 самки), хомячка Соколова (2 самца) и китайского хомячка (3 самца и 6 самок). Образцы фиксировали в 10% нейтральном формалине.

Таблица 1. Средние значения массы тела и размеров специфических кожных желез (по внешним измерениям) исследованных хомячков (по 5 особей каждого вида и пола)

Вид, пол		Масса тела ($X \pm Sx$)	Длина среднебрюшной железы ($X \pm Sx$)	Длина боковой железы ($X \pm Sx$)
A. curtatus	Самка	67.6 ± 2.14	12.2 ± 0.76	3.8 ± 0.59
	Самка	53.0 ± 4.59	6.7 ± 0.17	2.25 ± 0.18
A. eversmanni	Самец	74.7 ± 1.11	10.7 ± 0.92	*
	Самка	56.0 ± 3.39	6.5 ± 1.02	*
C. sokolovi	Самец	39.4 ± 2.01	7.8 ± 1.07	3.6 ± 0.22
	Самка	32.9 ± 2.15	4.0 ± 0.25	*
C. griseus	Самец	37.7 ± 1.38	6.33 ± 0.21	*
	Самка	33.4 ± 1.3	2.75 ± 0.19	*

Примечание. * На живом объекте железа визуально не идентифицируется, но выражена со стороны мездры.

Подготовку гистологических препаратов осуществляли по стандартным методикам (Соколов и др., 1988) с использованием полуавтоматического специализированного гистологического оборудования фирмы “Medite” (Германия) – гистопроцессора TPC-15, заливочной станции TES-99, микротома Meditome M530. Срезы толщиной 6–8 мкм последовательно окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином, заливали жидким стеклом LEICA CV MOUNT. Микрофотографии препаратов изготовляли с помощью моторизованного микроскопа Keyence Biorevo BZ-9000 (“Keyence”, Япония). Образцы волос разбирали на категории и порядки под бинокулярной лупой. Остевые волосы первого порядка (ость I), вибриссы и волосы из области СБЖ исследовали с использованием СЭМ JSM 840A (“Jeol”, Япония) и TESCAN (Чехия). Для этого волосы очищали в шампуне, промывали в воде, проводили через спирты возрастающей концентрации и ацетон, высушивали в критической точке на установке Hitachi Critical Point Dryer HCP-1 (“Hitachi”, Япония), наклеивали на предметные столики. Для обеспечения электропроводимости исследуемых образцов их напыляли золотом на оборудовании S150A Sputter Coater (“Edwards”, Великобритания). Электронограммы получали с поверхности волос и с трансверсальных и сагиттальных срезов стержня. Все рисунки были масштабированы, скомпонованы и отредактированы в программе Adobe Photoshop 11 (“Adobe”, США), но изменения касались лишь масштаба, контрастности и резкости изображений.

Морфологическое описание волос и их структур соответствует общепринятой терминологии (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988, рис. 83; Чернова, Целикова, 2004). Выделенные категории волос включают направляющие (самые длинные и толстые, цилиндрические, образующие ворс шерсти), остевые (как правило, имеющие расширение стержня – “гранну” в верхней половине или трети стержня) и пуховые волосы нескольких размерных порядков в зависимости от размеров и конфигурации стержня. Термин “дифференциация волосяного покрова” обозначает подразделение массы шерсти на несколько ярусов и наличие в ней волос разных категорий и порядков. Кольцевидная кутикула — одна чешуйка полностью оборачивает стержень. Лентовидная кутикула лежит поперек стержня в виде узкой ленты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Строение кожи. Кожа холки и крестца изученных представителей *Allocricetulus* и *Cricetulus* устроена сходно — непигментированная, тонкая (не более 226 ± 23 мкм) складчатая с тонким эпидермисом (до 23 ± 1 мкм), больше половины толщины которого составляет роговой слой (рис. 1*A*). Слои эпидермиса выражены слабо. Клетки росткового слоя крупные и светлые, с крупными светлыми овальными ядрами, лежащими на разных уровнях и не образующими сплошного базального ряда. Слой шиповатых клеток однорядный, клетки отличаются уплощенным ядром. Зернистый слой прерывистый, ядра его клеток темные, сморщенные, продолговатые. Дермальный слой, образующий основу кожи, состоит из сосочкового слоя, в котором залегают волосяные фолликулы и продольно вытянутые сильно извитые тонкие пучки коллагеновых волокон. Сетчатый слой не развит, сосочковый слой подстилается утолщенной (до 113 ± 45 мкм) подкожной клетчаткой. Граница между этими слоями нечеткая. Клетки подкожной клетчатки крупные — до 23 ± 1 × 34 ± ± 2 мкм. Под слоем подкожной клетчатки располагается мощный мышечный пласт толщиной до 339 ± 56 мкм. Луковицы крупных волос залегают в подкожной жировой клетчатке. Волосы располагаются пучками, а пучки собраны в группы по три–четыре в каждой. Фолликулы волос тянутся

в подкожной жировой клетчатке и дермальном слое разрозненно, но в верхней трети они объединяются в одной расширенной (до 91 ± 9 мкм) волосяной сумке и выходят на поверхность кожи пучком (рис. 1*A*). На холке в состав пучка входят до четырех–пяти некрупных непигментированных волосков сходной толщины (11–13 мкм), с хорошо различимой пигментированной однорядной лестничной сердцевиной. Сердцевина занимает до 80% толщины стержня. На крестце в одном пучке собраны два–три крупных пигментированных волоса (диаметром до 17 ± 3 мкм) и до восьми мелких непигментированных волосков (до 11 мкм). Сальные железы развиты умеренно, они почти полностью окружают волосяной фолликул. Например, вдоль крупного волосяного фолликула длиной 113 мкм лежат две продольно вытянутые лишенные пигмента сальные железы размером 56 × 23; 56 × 34 мкм. Причем сальные железы залегают довольно глубоко от поверхности кожи (до 79 мкм).

Строение кожи имеет особенности в топографически различных отделах туловища и конечностей, особенно в области залегания СКЖ. Так, у *A. curtatus* и *C. sokolovi* в углах рта присутствует утолщенная полоска кожи с растущими редкими белыми волосками. Эпидермис этой кожи (толщиной до 79 ± 6 мкм) на отдельных участках имеет упорядоченные утолщения-столбики и короткие врастания в дерму, что характерно для утолщенной кожи, постоянно подвергающейся механической нагрузке. Его основу составляет трех–четырехрядный слой шиповатых клеток, а роговой слой тонкий (не более 6 мкм). Имеется прерывистый однорядный слой зернистых клеток. Волосы растут поодиночке, а не пучками как на туловище. Каждый волос снабжен многодольчатыми увеличенными (до 350 × 245 мкм, у взрослой самки *A. curtatus*) типичными сальными железами, которые отличаются длинными постепенно сужающимися или сильно расширенными протоками. Сальные железы плотно сомкнуты и образуют железистое поле (рис. 1*B*), размеры которого на трансверсальном срезе у взрослой самки *A. curtatus* достигают 1.9 ± 0.1 × 1.4 ± 0.5 мм. У *C. griseus* это утолщение имеет треугольную форму, на нем растут очень короткие светлые волоски, сальные железы которых незначительно увеличены (124 × 79; 214 × 23 мкм).

На мозолях подошв стоп эпидермис в несколько раз толще (до 169 ± 23 мкм у *A. curtatus*), чем на других участках тела, в основном за счет интенсивно отслаивающегося рогового слоя (до 115 ± ± 23 мкм). Сосочки или ячеи на внутренней поверхности эпидермиса не выражены. Имеются трех–четырехрядный слой шиповатых клеток, сплошной однорядный зернистый слой и узкий (не толще 6 мкм) блестящий слой. Мозоль образована сетчатым слоем дермы, представляющим собой плотную вязь утолщенных пучков коллагеновых волокон. В центральной части мозоли присутствуют жировые клетки, вязь пучков волокон становится рыхлой. Здесь залегают извитые и закрученные в рыхлые клубки эккриновые железы, но у зимних зверьков их секреторные отделы спавшиеся и функционируют слабо.

Волосяной покров кожи туловища всех изученных видов относительно невысокий, не имеет длинного ворса и пуховых волос, слабо разделен на ярусы.

У *A. curtatus* и *A. eversmanni* высота волосяного покрова холки одинаковая (10.0 ± 0.5 мм). У обоих видов хорошо различимы редкие черные кончики направляющих волос, на 0.5–1.0 мм выступающие над общим уровнем шерсти. Большая часть волос двуцветная: у *A. curtatus* нижние 2/3 стержней темно-серые, верхняя треть – от светло-серой до белой; у *A. eversmanni* нижние 3/4 стержней темно-серые, а верхняя четверть светло-желтая. Направляющие волосы (толщиной 34.0 ± 0.5 мкм) отличаются не только толщиной, но и двух–трехрядной пигментированной сердцевиной и черной заостренной вершиной. Имеются остевые волосы трех размерных порядков, различающиеся только толщиной стержня, соответственно 23.0 ± 0.5; 17.0 ± 0.2 и 11.0 ± 0.1 мкм. У всех волос стержень прямой без изгибов и четко выраженной гранны. Он имеет тонкую прозрачную ножку, плавно расширяется в верхней части стержня, а заканчивается тонкой и длинной вершиной, не содержащей пигмента, за исключением направляющих волос. Самое основание волос, а также их вершины лишены сердцевины и пигмента.

Волосяной покров брюшка у *A. curtatus* по высоте такой же, как на холке, но окрас распределен иначе: нижняя половина волос светло-серая, а верхняя – светло-желтая. У *A. eversmanni* высота шерсти здесь не превышает 8 ± 1 мм, а окрас волос также двуцветный: на нижней половине стержня он темно-серый, а на верхней – белый. У обоих видов на брюшке отсутствуют длинные направляющие с черными вершинами. Размерные порядки такие же, как на загривке. У *A. eversmanni* встречаются прямые направляющие толщиной до 45 ± 1 мкм. Стержень некоторых остей II и III в нижней части волнообразно изогнут (две-три мелкие волны).

По данным СЭМ, у *Allocricetulus* на холке направляющие волосы имеют правильное цилиндрическое основание, но выше по стержню волос становится незначительно уплощенным, и его поперечник приобретает неправильную округлую форму (рис. 2*A*), а в зоне расширения стержня вентральная сторона волоса еще сильнее уплощается и поперечник становится овальным (рис. 2*B*). На брюшке направляющие волосы

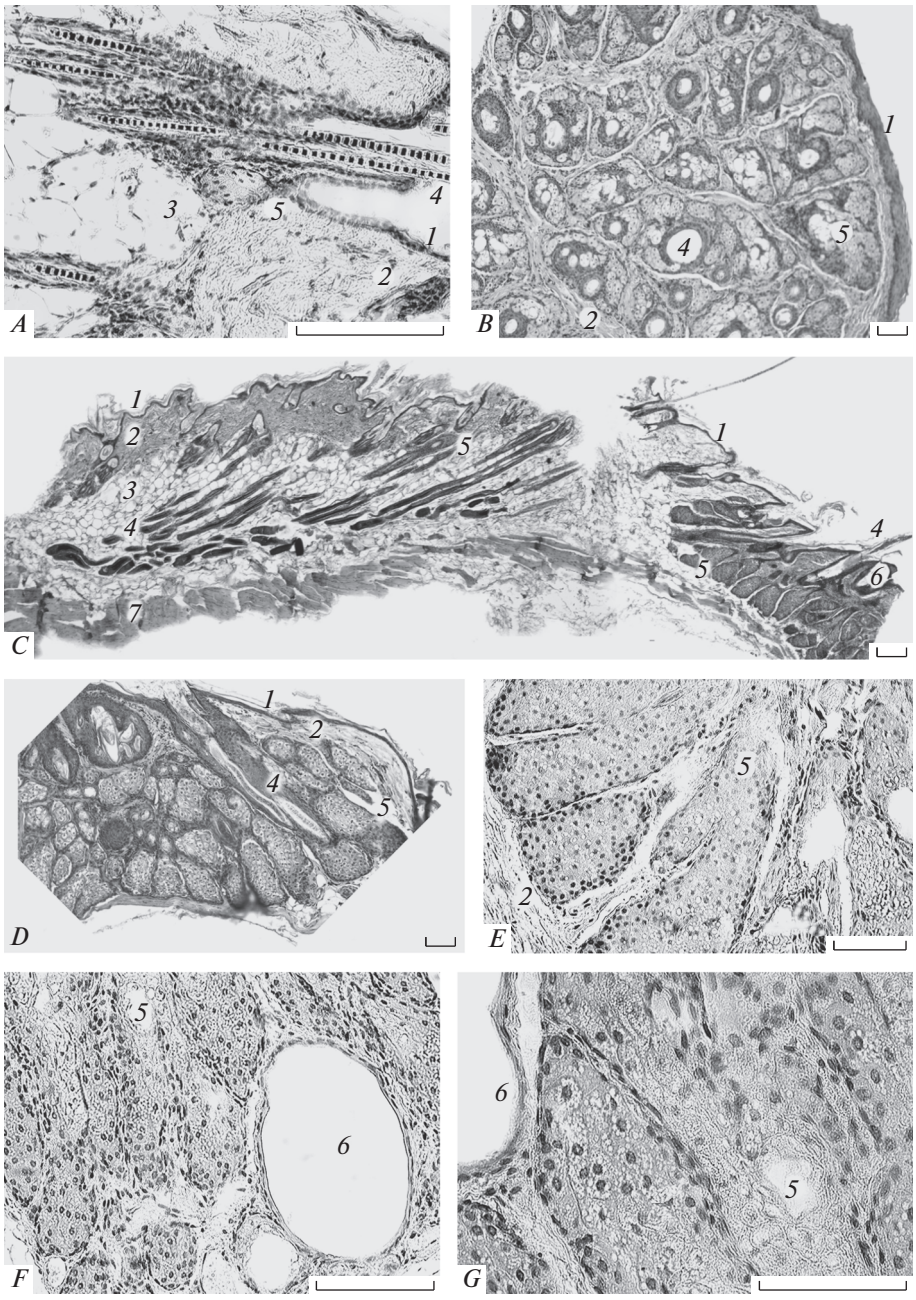

Рис. 1. Микроструктура кожи и желез взрослой самки *Allocricetulus curtatus*. *A*, *C*, *D* – сагиттальные срезы; *B*, *E*, *F*, *G* – трансверсальные срезы. *A* – холка; *B* – угол рта; *C* – бок с утолщенной зоной линьки (слева) и железистым полем (справа); *D* – боковая железа; *E*, *F*, *G* – фрагменты брюшной железы. *1* – эпидермис, *2* – дерма, *3* – подкожная жировая клетчатка, *4* – волос, *5* – альвеола сальной железы, *6* – проток железы, *7* – подкожная мускулатура. Микрофото. Окраска – гематоксилин Эрлиха-эозин. Масштаб 100 мкм.

снабжены неглубокой продольной бороздкой на вентральной (направленной к поверхности тела) стороне стержня. Бороздка тянется от основания до гранны (рис. 3*A*). У всех направляющих волос сердцевина хорошо развита, изменяется от однорядной лестничной в основании стержня до двух–трехрядной (рис. 2*C*; 3*B*). Сердцевина в направляющих волосах загривка занимает от 57.0 ± ± 5.5% (максимум 67%) в основании стержня до 58.3 ± 16.7% (до 86%) толщины в расширенной части стержня. В направляющих волосах брюшка — соответственно 48.5 ± 6.2% и 70.5 ± 10.3%. У более тонких волос сердцевина только однорядная. В сердцевинной полости ороговевшие “клетки” – диски лежат упорядоченно, они разделены воздушными полостями такой же толщины, как и

диск, лежат в один ряд или чередуясь в зависимости от толщины стержня (рис. 2*C*; 3*B*). Сам диск заполнен многочисленными овальными пигментными гранулами, что хорошо различимо на трансверсальных срезах (рис. 2*A*). Орнамент кутикулы неодинаков по стержню: наиболее крупные продольно вытянутые узкие чешуйки покрывают основание стержня, но к середине стержня они незначительно уплощаются и вытягиваются поперек волоса (рис. 2*D*; 3*C*).

У *C. sokolovi* высота волосяного покрова достигает 13.0 ± 0.5 мм. Соотношение цветовых зон на ости первого порядка равно 4/5 (темно-серая) и 1/5 (светло-желтая). Имеются немногочисленные направляющие с черными кончиками, незначительно выступающими над остальной шерстью. Размерные порядки и конфигурация волос такие же, как у представителей *Allocricetulus*, однако продольная бороздка имеется у волос не только брюшка, но и загривка. Волосяной покров брюшка отличается от такового на холке как по высоте (8.0 ± 0.5 мм), так и по окрасу. Направляющие с черными кончиками отсутствуют. Окрас стержня двуцветный: нижняя половина темно-серая, верхняя половина – белая.

У *C. griseus* высота шерсти на холке составляет 11.0 ± 0.5 мм. Имеются редкие направляющие с черной вершиной. Размерные порядки такие же, как у других видов. Окраска волос двуцветная: нижние 2/3 волоса темно-серые, а верхняя треть – светло-желтая. На брюшке высота основной массы волос равна 7.0 ± 1.0 мм. Белые направляющие немного выступают над уровнем шерсти. Черные вершины у них отсутствуют. Окраска волос двуцветная: нижняя половина темно-серая, верхняя половина волоса – белая. Размерные порядки не отличаются от таковых на загривке. Продольная бороздка на стержне волос загривка и брюшка имеется.

У обоих видов сердцевина остей развита так же хорошо, как у волос *Allocricetulus*: в основании стержня она однорядная лестничная и занимает до половины толщины стержня, а в расширенной части волоса – двух-трехрядная, составляет до 90% толщины стержня.

Вибриссы у *Allocricetulus* имеют правильную цилиндрическую или немного уплощенную конфигурацию, снабжены слабо развитой сердцевиной, занимающей до 20% стержня. Граница между сердцевинным каналом и корой неровная. Строение сердцевины вибрисс отличается от таковой у обычных волос. У *A. curtatus* она имеет хаотично разбросанные неперфорированные перегородки (рис. 4*A*). Кутикула однородная вдоль стержня, уплощенная лентовидная (тянется поперек стержня в виде узкой ленты) и кольцевидная (одна чешуйка полностью оборачивает стержень). Ее орнамент изменяется лишь на вершине вибриссы, где чешуйки крупнее и сильно повреждены.

У *C. griseus* вибриссы со слабо развитой сердцевиной (21% толщины стержня), строение которой отличается от таковой обычных волос. В нижних отделах стержня внутренние перегородки сердцевинного канала располагаются достаточно хаотично (рис. 4*B*), а выше по стержню они вообще отсутствуют (рис. 4*C*). Кутикула такая же, как у волос *Allocricetulus*.

Среднебрюшная железа (СБЖ) имеется у всех исследованных в данной работе видов, ее локализацию легко определить по более темному цвету шерсти и желтовато-буроватому секрету на брюшной части тела. На живой особи можно оценить длину СБЖ (табл. 1) и ее активность по относительному количеству секрета. Однако на препарате или со стороны мездры измерения и описания можно выполнить более точно.

У обоих видов *Allocricetulus* СБЖ вытянута вдоль срединной медиальной части брюшка и оформлена в виде органа. Имеет форму груши с центральной щелевидной полостью; полость окружена валиками, которые толще на каудальном конце органа (рис. 6). Дно щели заполнено коричневатым секретом. На валиках растут редкие и короткие бесцветные волоски толщиной не более 17 ± 1 мкм. Они имеют однорядную непигментированную сердцевину, их стержни подвергаются лизису, а остатки входят в состав секрета СБЖ. В области СБЖ кожа утолщена до 904 мкм за счет дольчатой железистой ткани, но примыкающая к железе кожа гораздо тоньше (до 113 ± ± 45 мкм), и здесь луковицы волос с мелкими сальными железками не проникают в нижележащие слои. Эпидермис над железой утолщен (до 68.0 ± 0.6 мкм). Его сильно отслаивающийся роговой слой заполняет глубокие складки кожи, в которые выходят многочисленные крупные протоки сальных желез. В центральной складчатой щели толщина отслаивающегося рогового слоя достигает 110 ± 11 мкм. Слой шиповатых клеток состоит из двух–трех рядов. Имеется прерывистый зернистый слой. Волосы редкие, залегают глубоко в железистой ткани. Жировая клетчатка не развита, и донная часть железы непосредственно примыкает к продольным подкожным мышечным тяжам. Многочисленные кровеносные капилляры окружают и пронизывают железу. Строение отдельных желез – сложное альвеолярное с разветвленной системой депонирования и выведения секрета (рис. 1*E*, 1*G*; 5*A*). Форма долей, вытянутых на всю толщину железистой паренхимы, меняется от округлой до многодольчатой цилиндрической. Железистая паренхима вплоть до донной части пронизана крупными расширенными (диаметром до 125 ± 11 мкм) выводными протоками, выстланными одно–дву-

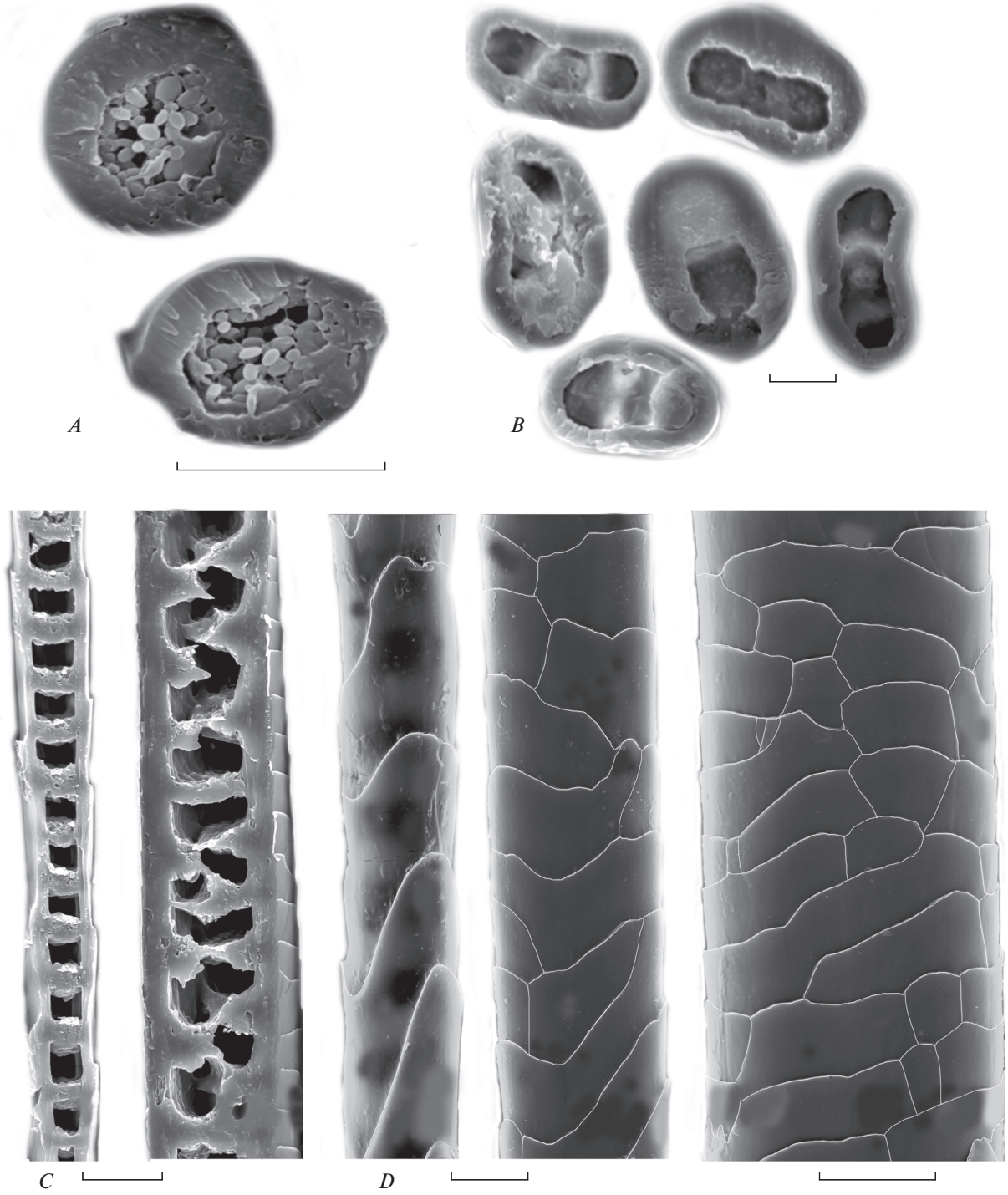

Рис. 2. Строение направляющего волоса холки взрослой самки *Allocricetulus curtatus: A*, *B* – трансверсальные срезы соответственно в основании и середине стержня; *C* – сагиттальные срезы стержня в основании и выше (слева-направо); *D* – кутикула от основания к середине стержня (слева-направо). СЭМ. Масштаб 10 мкм.

слойным ороговевающим эпителием (рис. 1*C*; 5*A*). У *A. eversmanni* расширенные протоки сливаются в центральный резервуар (шириной до 565 ± 17 мкм), который содержит отслоившийся эпидермис, фрагменты волос и слоистый эозинофильный секрет (рис. 5*A*). Секреторный эпителий в большинстве альвеол демонстрирует типичную голокриновую секрецию, однако в дистальных отделах

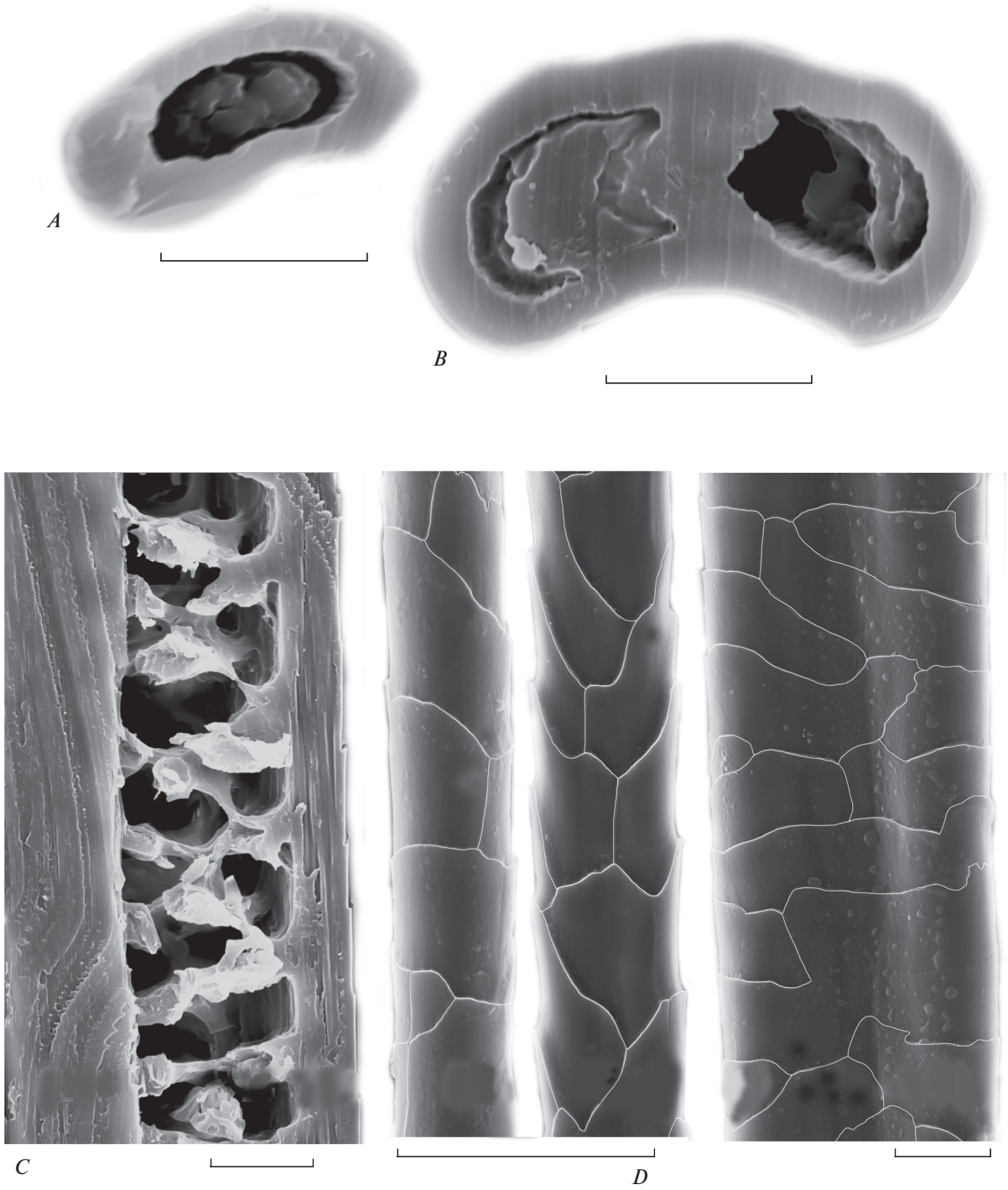

Рис. 3. Строение направляющего волоса брюшка взрослой самки *Allocricetulus curtatus*: *A*, *B* – трансверсальные срезы в основании и середине стержня (слева-направо), *C* – сагиттальный срез середины стержня, *D* – кутикула от основания к середине стержня (слева-направо). СЭМ. Масштаб 10 мкм.

некоторых альвеол процесс жирового перерождения опережает дегенерацию ядер. В цитоплазме таких альвеол присутствуют многочисленные жировые вакуоли и крупные светлые и округлые ядра без признаков деградации, что придает железе “ажурный” вид (рис. 1*D*).

У *C. griseus* и *C. sokolovi* СБЖ не оформлена в орган (рис. 7*A*, 7*B*). Она не выступает над поверхностью кожи и представляет собой железистое поле, на котором растут короткие черные волоски, резко отличающиеся по цвету, размерам и конфигурации стержня от серовато-белых волос-

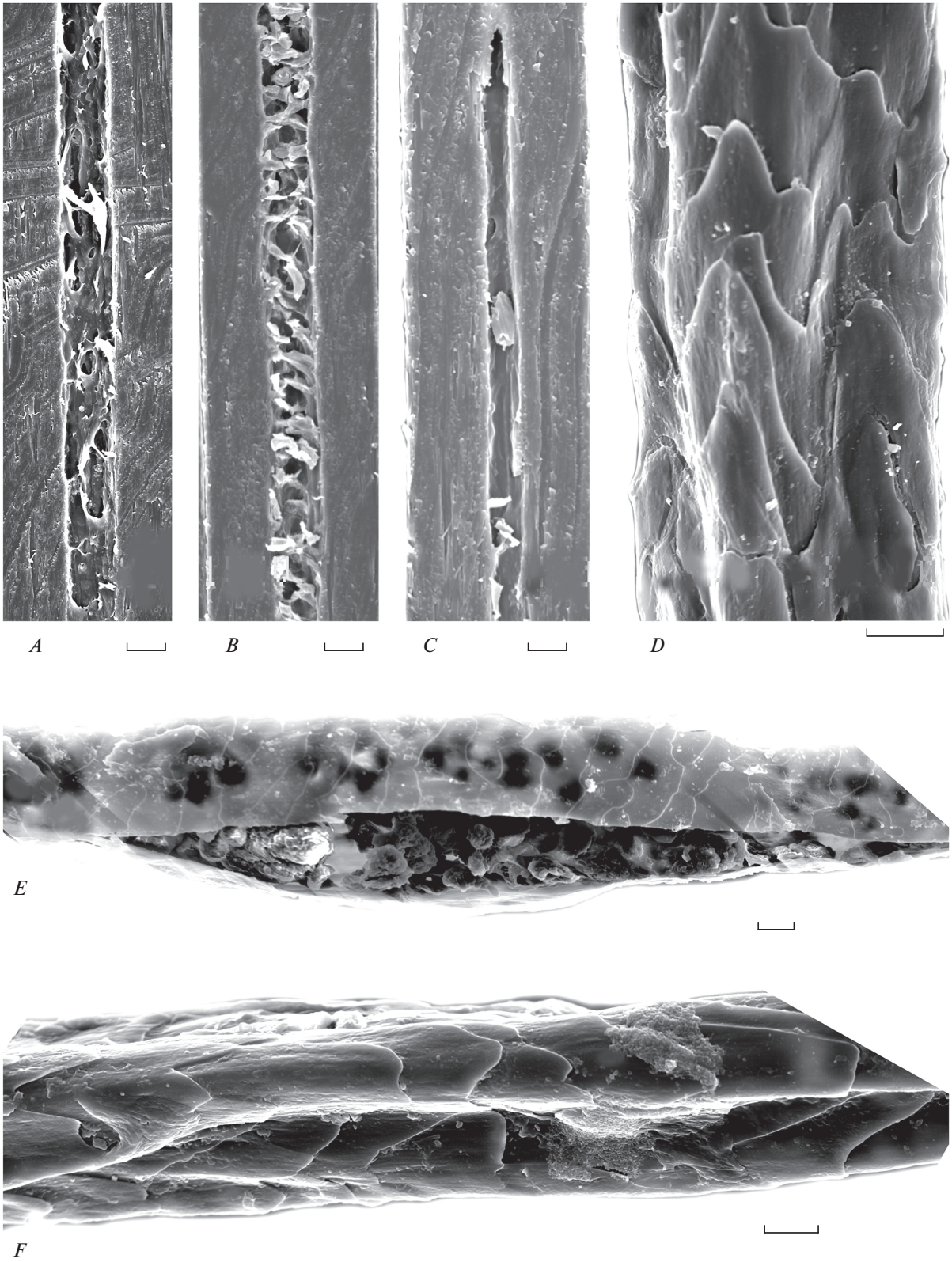

Рис. 4. Строение вибрисс-усов на сагиттальных срезах (*A*–*C*) и кутикулы (*D*–*F*) волос брюшной железы: *A* – взрослая самка *Allocricetulus curtatus*; *B* – основание вибриссы взрослого самца *Cricetulus griseus*; *C* – то же в середине стержня вибриссы; *D*, *F* – взрослый самец *C. griseus*; *E* – разрушенный стержень волос СБЖ взрослого самца *C. sokolovi*. СЭМ. Масштаб 10 мкм.

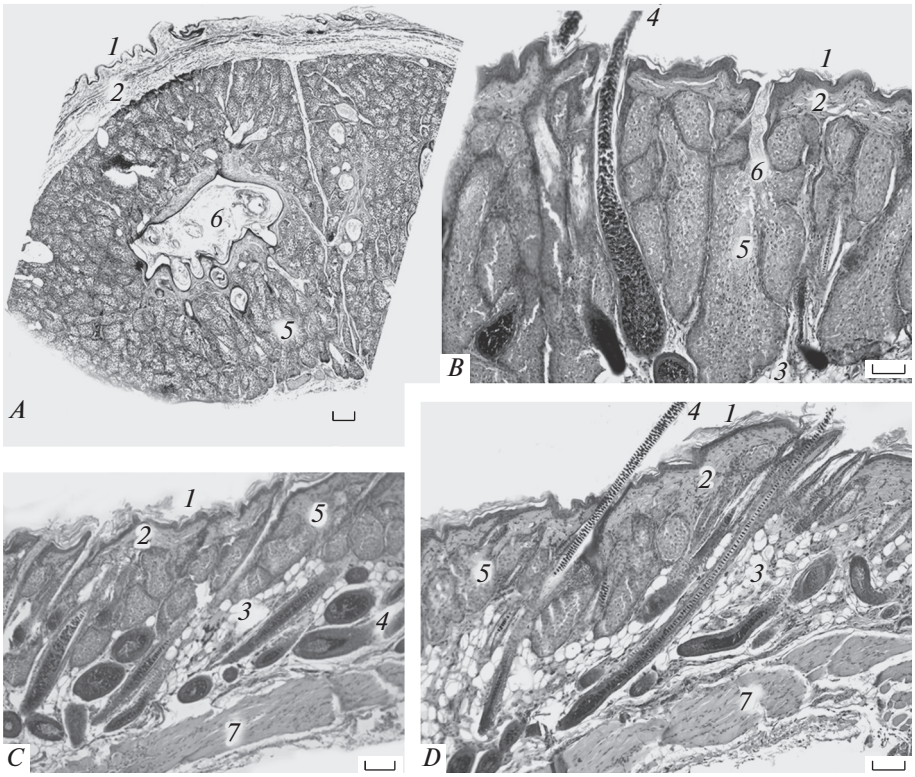

Рис. 5. Микроструктура среднебрюшной железы взрослых самцов *Allocricetulus eversmanni* (*A*) и *Cricetulus griseus* (*B*, *D* хомячков): *A* – трансверсальный срез донной части железы, *B*–*D* – сагиттальные срезы. Условные обозначения и окраска как на рис. 1. Микрофото. Масштаб 100 мкм.

ков брюшка. Эти черные волоски многочисленные и длинные (до 8 мм). Они образуют густую, обильно покрытую прозрачным секретом "щетку". Их цилиндрический слабоизогнутый стержень ломкий и имеет многочисленные повреждения. Вдоль всего стержня проходит бороздка (рис. 4*F*). Волоски выходят пучком из расширенных волосяных воронок вместе с протоками желез (рис. 5*B*). Конфигурация стрежня этих волосков своеобразная: стержень длиной до 3.0 ± 0.5 мм и толщиной 79–113 мкм имеет длинные непигментированные основание и шиловидную вершину, заканчивающуюся крючочком. Сам стержень сильно пигментированный, четковидный – неравномерной толщины, во многих местах он сильно разрушен, имеет признаки лизиса, и его структуры – сердцевинные перегородки и пигментные гранулы – высыпаются из стержня (рис. 4*E*).

У обоих видов рода *Cricetulus* строение волос СБЖ не отличается от таковой обычных волос, продольная бороздка имеется, но кутикула своеобразна (рис. 4*D*, 4*F*). Она образована крупными грубыми, толстыми и изломанными высокими чешуйками, на поверхности которых присутствует секрет железы. У *C. griseus* толщина железистого слоя на сагиттальных срезах органа достигает 1.3 ± 0.2 мм. В его состав включены многочисленные сильно пигментированные и дифференцированные луковицы волос (рис. 5*B*). Причем многие из них искривлены и подвергаются лизису. Диаметр фолликулов ости I достигает 134 ± 11 мкм. Сами сальные альвеолы имеют многогранную форму, вытянуты вглубь на всю толщину кожи, полиморфны, разделены толстыми соединительнотканными прослойками. Донная часть железы подстилается узким слоем жировой подкожной клетчатки, лежащей на мощных продольных мышечных тяжах. Во многих альвеолах секреторный процесс проходит типично, но не столь интенсивно, как в СБЖ *A. curtatus*. Здесь также отсутствуют клетки с крупными вакуолями. Имеются расширенные протоки в нижних отделах железы. В глубоко залегающих альвеолах хорошо различимы межклеточные канальцы с непрозрачной частично базофильной цитоплазмой, округлыми ядрами, что предполагает присутствие в донной части железы гепатоидных альвеол.

Боковые железы (БЖ) внешне хорошо различимы у светлоокрашенного монгольского хомячка (рис. 8*A*) и несколько хуже у темного хомячка Эверсманна (табл. 1). Но со стороны мездры области желез хорошо видны в виде бурых пятен у обоих видов *Allocricetulus*. В этом месте выявлено

Рис. 6. Расположение и внешний вид среднебрюшной железы (указана стрелкой) взрослого самца *Allocricetulus curtatus*. Фото.

присутствие железистой ткани и окружающего ее толстого ободка из крупных пигментированных волос, искривленные луковицы которых погружены в сильно развитую жировую клетчатку (рис. 1*C*). В области ободка толщина кожи достигает 1.4 ± 0.2 мм за счет жировой клетчатки и луковиц растущих волос, в то время как в области железистого поля она вдвое меньше – 0.7 ± 0.1 мм. У самки на сагиттальном срезе кожи размеры железистого поля составляют: толщина 0.7 ± 0.5 мм; длина 1.4 ± 0.2 мм. В области БЖ кожа сильноскладчатая с неравномерно утолщенным (до 34.0 ± ± 0.6 мкм) непигментированным эпидермисом, а жировая подкожная клетчатка не развита. Железы типичные сальные, многодольчатые; отдельные альвеолы удлиненные пирамидальные с широким основанием (226 ± 34 × 113 ± 23 мкм) (рис. 1*C*). Система выводных протоков не развита, крупные протоки и резервуары отсутствуют. Секреторная активность железы низкая. Узкий выводной проток каждой сальной железы выходит в широкую волосяную воронку пучка тонких волос (рис. 1*D*).

У *C. sokolovi* БЖ хорошо различимы как внешне (рис. 9*A*), так и со стороны мездры (рис. 9*B*). У самцов *C. griseus* БЖ снаружи малозаметны из-за густой и однотипной шерсти. Но со стороны мездры здесь также с обеих сторон симметрично расположены округлые железы диаметром 5.0 ± ± 0.5 мм. У самца каждая железа окружена черным ободком из сильно пигментированных интенсивно растущих крупных луковиц волос, глубоко залегающих в хорошо развитой подкожной жировой клетчатке (рис. 5*D*). Сетчатый слой дермы также сильно пигментирован в центральной части органа. Толщина железистого слоя составляет 0.80–1.75 мм, он занимает всю толщу дермы до жировой клетчатки. Крупные волосяные луковицы пронизывают всю железистую паренхиму. Доли сальных желез вытянутые цилиндрические или округлые, почти не ветвящиеся (рис. 5*C*, 5*D*). Их размеры достигают 700 ± 45 × 210 ± 11 мкм. Протоки желез не расширенные, впадают в верхние отделы волосяных луковиц. Секреторная активность желез низкая. На сагиттальных срезах толщина кожи здесь достигает 770 ± 35 мкм, а железистый слой занимает лишь половину толщины кожи. Имеются утолщенные участки непигментированного складчатого эпидермиса, в основном за счет рогового слоя и слоя шиповатых клеток. Зернистый слой отсутствует. Подкожная клетчатка развита слабо, подстилается мощным тяжом подкожной мускулатуры.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология кожи исследованных нами видов хомячков вполне характерна для других представителей подсемейства Cricetinae. Опушенная кожа туловища имеет все признаки тонкого интегумента: складчатая, непигментированная, со слабо выраженными слоями эпидермиса и дермы, с хорошо развитой подкожной клетчаткой, в которую проникают луковицы волос, растущих “ложными пучками.” Луковицы волос закладываются обособленно, но их стержни выходят из общей волосяной сумки. Отличительной чертой кожи хомячков служит глубокое проникновение жировой подкожной клетчатки в дермальный слой, а также залегание луковиц крупных волос в жировом слое, благодаря чему четкая граница между дермой и подкожной жировой клетчаткой не формируется, как у большинства наземных млекопитающих (Соколов, 1973). Шерсть изученных видов хомячков слабо подразделяется на ярусы и категории, а сравнение с другими представителями трибы Cricetini показывает, что она устроена все же сложнее, чем у *Phodopus*, у которого не обнаружены направляющие волосы (Феоктистова, 2008). Волосяной покров хомячков в целом более однороден, чем у многих других млекопитающих, например у *Mus musculus*, у которой имеются четыре типа волос, в том числе зигзагообразные и “awl/auchene” (см., например,

Рис. 7. Расположение и внешний вид среднебрюшной железы (указана стрелками) взрослой самки (*A*) и самца (*B*) *Cricetullus sokolovi.* Фото.

Рис. 8. Расположение и внешний вид правосторонней боковой железы (указана стрелкой) у взрослого самца *Allocricetulus curtatus.* Фото.

Duverger, Morasso, 2009). Это может свидетельствовать об их более древнем происхождении и норном образе жизни, при котором длинный ворс мешал бы их перемещению по туннелям. В то же время сильное развитие сердцевины волос всех категорий предполагает хорошие теп-

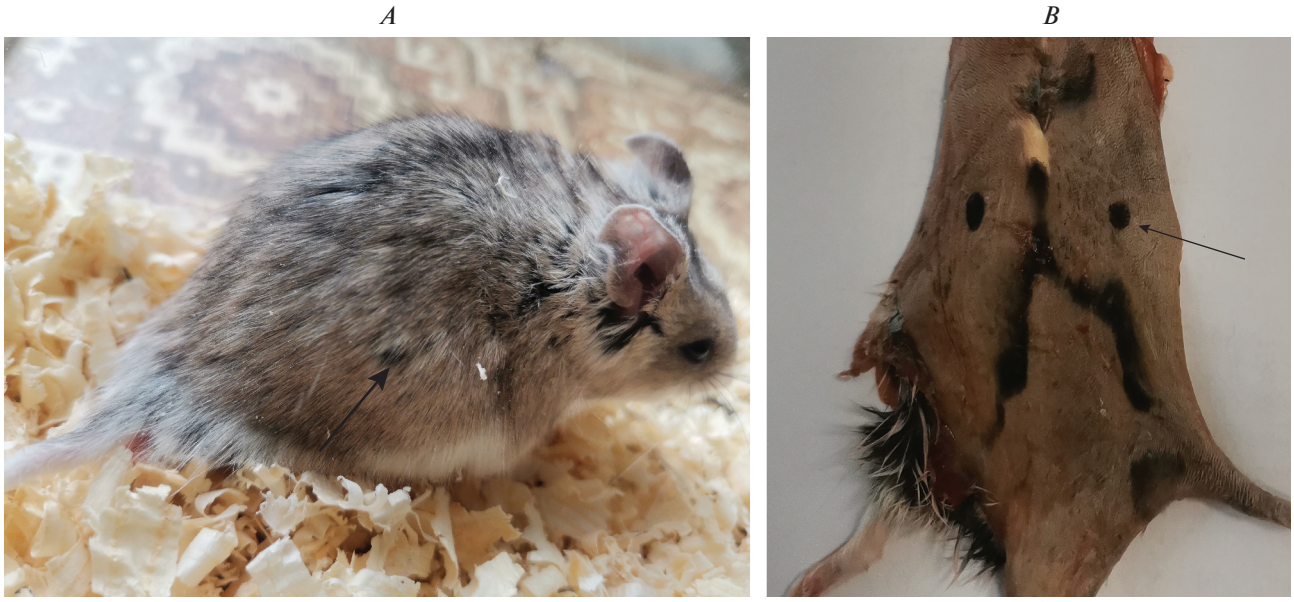

Рис. 9. Расположение и внешний вид боковых желез (указаны стрелками) с поверхности кожи (*A*) и со стороны мездры (*B*) у взрослого самца *Cricetulus sokolovi*. Фото.

лозащитные свойства шерсти хомячков, что позволяет им адаптироваться к существованию в широком диапазоне климатических условий Палеарктики.

Вибриссы хомячков родов *Allocricetulus* и *Cricetulus* специализированы, в отличие от *Phodopus,* у которого по архитектонике они не отличаются от обычных остевых волос (одно- или двурядная лестничная сердцевина). Вероятно, в подсемействе Cricetinae процесс дивергенции сопровождался и процессом специализации структуры вибрисс, по-видимому, в связи с особенностями образа жизни и эволюционной историей. Более упрощенный внутренний дизайн вибрисс *Phodopus*, по сравнению с *Allocricetulus* и *Cricetulus*, согласуется с молекулярно-генетическими данными о том, что род *Phodopus* — наиболее древний из рецентных родов Cricetinae (Lebedev et al., 2018).

Железы в углах рта увеличены умеренно, имеют типичное для большинства грызунов расположение в виде железистого поля на полоске слабоопушенной кожи, вдающейся в слизистую углов рта (Quay, 1965; Соколов, 1973; Соколов, Чернова, 2001). Однако у исследованных видов они не достигают такого сильного развития с формированием мешотчатого органа, как у *P. sungorus* и *P. campbelli* (Соколов и др., 1993; Феоктистова, 2008). Утолщенный эпидермис этих желез характеризуется наличием упорядоченных столбчатых выростов, внедряющихся в дерму (сосочковидный эпидермис), что характерно для кожи, постоянно подвергающейся механической нагрузке при жевании и наполнении защечных мешков.

Подошвенные железы также типичные, но слабо функционирующие. Голая кожа подошв лап характерна для утолщенного интегумента, но здесь, в отличие от подошвенной кожи многих других видов грызунов, сосочковидное или ячеистое сочленение эпидермиса и дермы не развито (Соколов, 1973).

Среднебрюшная железа у всех исследованных видов родов *Allocricetulus* и *Cricetulus* СБЖ активно функционирует, и ее строение специфично для рода. У *Allocricetulus* СБЖ сходна с таковой *Phodopus* – кожный орган мешковидной конфигурации, выступающий над поверхностью кожи и имеющий центральную полость и утолщенные стенки. Однако у *Phodopus* боковые валики и дно железы покрыты специализированными волосами, возможно, принимающими участие в маркировочном поведении. СБЖ *Allocricetulus* лишена специализированных волос. У *Phodopus* и *Allocricetulus* она состоит из сложных полиальвеолярных сальных желез с разветвленной системой депонирования и выведения секрета при участии хорошо развитой подкожной брюшной мышечной системы, подстилающей дно железы. Такое строение предполагает периодичность выделения сложного экскрета: смеси секрета сальных желез, растворенных остатков волос и их пигмента, а также отслаивающихся клеток эпидермиса, которые могут составлять существенную часть его объема. Мечение СБЖ описано для *Phodopus* и *Allocricetulus* и представляет собой проволакивание брюшной области по субстрату, объектам среды (камни, ветки) или по телу других особей (Суров, 2006; Феоктистова, 2008). У *Cricetulus* СБЖ пред-

ставляет собой лишь небольшое железистое поле, покрытое “щеткой” специализированных волос. СБЖ у видов этого рода отличается отсутствием специализированных сильно пигментированных крупных волос и слабо развитой депонирующей и транспортной системой, в том числе мышечной подстилкой. По-видимому, у представителей этого рода выделение секрета железы или отделение его от специализированных волос железистого поля происходит лишь при трении волосяной щетки о субстрат или сородичей.

Специализированные волосы СБЖ *Phodopus* и *Cricetulus* также различаются. У *Phodopus* боковые стенки-валики сумки покрыты обычными волосами, но на дне сумки растут особенные короткие (не более 2–5 мм), непигментированные или слабопигментированные копьевидные волоски, обильно покрытые желтоватым секретом. Короткая тонкая ножка волоса переходит в утолщенный ланцетовидный стержень (толщиной 34–58, иногда до 170 мкм), постепенно вытягивающийся в длинный, узкий, шиловидно заостренный кончик. Вдоль по стержню проходит желобок, что способствует выводу секрета СБЖ. Сердцевина и кутикула такие же, как у обычных волос (Феоктистова, 2008). У *Allocricetulus* и *Cricetulus* волосы СБЖ специализированы в большей степени, помимо бороздки для сбора секрета, они имеют специфичную кутикулу, а также характеризуются способностью к лизису и высвобождению структур сердцевины в секрет.

Таким образом, экскрет СБЖ представляет собой комплексное образование, в котором масса сального вещества смешивается с фрагментами волос (в большей степени характерно для *Cricetulus*), подвергшихся лизису и механическому истиранию, и с многочисленными гранулами пигмента, высвобождающегося в результате этого лизиса, а также с отшелушившимся роговым слоем эпидермиса. Вкупе эти ингредиенты значительно увеличивают объем экскрета и придают ему окраску и, вероятно, специфический запах, возможно, в результате действия симбиотических бактерий. Неудивительно, что фолликулы этих волос постоянно интенсивно растут, что приводит к их деформации.

Выявленные различия в морфологии СБЖ у представителей разных родов Cricetinae ставят под сомнение принятое в литературе клише для описания СБЖ. Обычно указывают на присутствие железы и на ее “типичное” строение, хотя теперь ясно, что как раз строение может различаться у представителей разных родов. По-видимому, назрела необходимость ревизии строения СБЖ. У многих видов остаются также невыясненными внутривидовой полиморфизм этой железы и сезонность ее функционирования.

Боковые железы представляют собой симметричные железистые поля значительной толщины, покрытые сильноскладчатым эпидермисом с активно растущими и сильно пигментированными волосами. Железистое поле состоит из плотно сомкнутых цилиндрических, практически не разветвленных желез, не имеющих сложной системы транспортировки и депонирования секрета. Исследователи, которые наблюдали маркировочное поведение *C. griseus*, предполагали социальную значимость секрета этих желез (Skirrow, Rysan, 1976). Однако описанное ими поведение мечения скорее можно интерпретировать как оставление на субстрате секрета не БЖ, а именно СБЖ, которая, как показано нами, развита у этого вида даже лучше БЖ.

Строение и степень развития БЖ у представителей родов *Allocricetulus* и *Cricetulus* несколько различаются. У первого каждая из желез представляет собой железистое поле небольших размеров, которое не содержит крупных пигментированных волос (хотя в примыкающей коже они имеются); доли желез имеют не цилиндрическую, а пирамидальную форму; система протоков не развита; пигментация кожи здесь отсутствует. Как и у СБЖ, мышечная подстилка железистой паренхимы хорошо выражена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При проведении исследования и сравнительного анализа строения СБЖ у разных представителей подсемейства Cricetinae выявлено три морфотипа – железа-сумка без специализированных волос (у *Allocricetulus*), железа-сумка со специализированными волосами (у *Phodopus*) и железа-поле со специализированными волосами (у *Cricetulus*). У *Phodopus* и *Allocricetulus* мечение железой проходит по типу оставления пахучей ”метки-печати” – оттиска с безволосой кожи на субстрате или сородичах, что обеспечивается сумчатым строением СБЖ с дозированным исторжением секрета. У *Cricetulus* – посредством кисти-помазка из покрытых секретом специализированных, чрезвычайно ломких волос. Все это позволяет говорить о разнообразии строения СБЖ у Cricetinae и необходимости ревизии сведений о ее морфологии.

Впервые у представителей *Allocricetulus* описаны БЖ, располагающиеся билатерально на боковой поверхности тела ближе к задней конечности (косто-вертебральный угол). Полученные морфологические данные дают более полное представление о кожно-волосяном покрове и степени развития СКЖ у представителей подсемейства Cricetinae. Они послужат основой для анализа экспериментальных этологических и физиологических исследований, удобными объектами кото-

рых являются некрупные и простые в содержании виды хомяков.

Не исключено, что детальное изучение морфологии кожных покровов и СКЖ у Cricetinae позволит, с одной стороны, подтвердить (или опровергнуть) данные о филогенетических отношениях родов, с другой, – выстроить картину эволюционных изменений кожно-волосяного покрова и его дериватов внутри этой таксономической группы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках тем Государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (№ 0089-2021-0002, 0089-2021-0004 и 0109-2019-0001) и при частичной финансовой поддержке РФФИ (20-54-53003 ГФЕН_а и 20-04-00102_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бодяк Н.Д., 1994. Гардеровы железы млекопитающих. Структура и функции // Известия РАН. Серия биологическая. Т. 21. № 2. С. 183–197.

Васильева Н.Ю., 1990. Функция специфических кожных желез. Функциональные и эволюционные аспекты маркировочного поведения грызунов на примере представителей п/сем. Cricetinae. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова РАН. 28 с.

Воронцов Н.Н., 1982. Низшие хомякообразные мировой фауны. Фауна СССР. Млекопитающие / О.А. Скарлато, ред. Ч. I. Морфология и экология Л.: Наука. Ленинградское отделение. 451 с.

Воронцов Н.Н., Гуртовой Н.Н., 1959. Строение среднебрюшной железы настоящих хомяков // ДАН СССР. Т. 125. № 3. С. 673–676.

Кропоткина М.В., Феоктистова Н.Ю., Найденко С.В., 2012. Сезонные особенности гормонального ответа самок двух видов хомячков рода *Phodopus* на химические сигналы самцов-конспецификов // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 312–319.

Малыгин В.М., Старцев Н.В., Зима Я., 1992. Кариотипы и распространение видов хомячков группы *barabensis* (Rodentia, Cricetinae) // Вестник Московского Университета. Серия биологическая. № 2. С. 32–39.

Павлинов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих (2-е изд.). М.: Издательство Московского университета. 297 с.

Поташникова Е.В., Феоктистова Н.Ю., 2014. Сезонные особенности гормонального ответа самцов китайского хомячка (*Cricetulus b. griseus*) на химические сигналы самок-конспецификов // Сенсорные системы. Т. 28. № 1. С. 89–94.

Рожнов В.В., 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 288 с.

Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 489 с.

Соколов В.Е., Бодяк Н.Д., Суров А.В., 1994. Возможная роль Гардеровой железы в химической коммуникации хомяка (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 6. С. 880–888.

Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 648 с.

Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В., Шабадаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 279 с.

Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., 1993. Влияние специфических образований в углах рта на физиолого-морфологические параметры взрослого организма хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*, Thomas 1905) // Доклады РАН. Т. 330. № 5. С. 667–669.

Суров А.В., 2006. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих. Дис. ... докт. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 414 с.

Феоктистова Н.Ю., Ушакова Н.А., Мещерский И.Г., 2004. Участие симбиотических бактерий, обитающих в специфических комплексах в углах рта, в процессах нормальной жизнедеятельности у хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) // Доклады Академии наук. Т. 398. № 3. С. 426–429.

Феоктистова Н.Ю., Чернова О.Ф., Мещерский И.Г., 2012. Декоративные формы хомячков рода *Phodopus* (Mammalia, Cricetidae) – анализ распространения генетических линий и особенности изменения волосяного покрова // Журнал общей биологии. Т. 73. № 2. С. 134–150.

Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 429 с.

Хрущова А.М., 2007. Роль специфических экскреторных образований кожи в регуляции развития на примере хомячков р. *Phodopus*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 26 с.

Duverger O., Morasso M., 2009. Epidermal patterning and induction of different hair types during mouse embryonic development // Birth Defects Research. Part C. Embryo. V. 87. (3). P. 263–272.

Kral B., Radjabli S.I., Grafodatskij A.S., Orlov V.N., 1984. Comparison of karyotypes, G bands and NORs in three *Cricetulus* spp. (Cricetidae, Rodentia) // Folia Zoologica. V. 33 (1). P. 85–96.

Lai S.C., Vasilieva N.Yu., Johnston R.E., 1996. Different odors providing sexual information in Djungarian hamsters: Evidens for across-odor code // Hormones and Behavior. V. 30. P. 317–323.

Lebedev V.S., Bannikova A.A., Neumann K., Ushakova M.V., Ivanova N.V., Surov A.V., 2018. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): description of a new

genus and reinstatement of another. Zootaxa. V. 4387 (2). P. 331–349.

Lipkow J., 1954. Uber das Seitenorgan des Goldhamsters (*Mesocricetus auratus auratus* Waterh.) // Zeitschrift für Morphology und Ökologie der Tiere. Bd. 42. S. 333–372.

Pallas P.S., 1778. Novae species quadrupedum e glirium ordine cum illustrationibus variis complurium ex hoc ordine animalium. Erlangen: Wolfang Walther. 396 s.

Quay W.B., 1965. Comparative survey of the sebaceous and sudoriferous glands of the oral lips and angle in rodents // Journal of Mammalogy. V. 46. № 1. P. 23–27.

Romanenko S.A., Volobouev V.T., Perelman P.L., Lebedev V.S., Serdukova N.A. et al., 2007. Karyotype evolution and phylogenetic relationships of hamsters (Cricetidae, Muroidea, Rodentia) inferred from chromosomal painting and banding // Chromosome Research. V. 15. P. 283–297.

Skirrow M.H., Rysan M., 1976. Observation on the social behavior of the Chinese hamster, *Cricetulus griseus* // Canadian Journal of Zoology. V. 54. P. 361–368.

Vrtiš V., 1930. Glandular organ on the flanks of the hamster, *Cricetus cricetus* (L.) // Biologické spisy. Brünn: Vysoká Skola veterinari. T. 9. F. 13–2. P. 1–43.

Wyatt T.D., 2014. Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures. 2-nd edition. Cambridge: UK Cambridge University Press. 419 p.

Zhang J., Wang Z., Zhang Z., 1999. A preliminary study of effects of estradiol on flank glands in ratlike hamster (*Cricetulus triton*) // Acta theriologica sinica. V. 19. № 4. P. 262–266.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE SKIN AND ITS DERIVATIVES IN SOME CRICETINAE SPECIES (CRICETIDAE, RODENTIA): WHY ARE THEY IMPORTANT TO KNOW

O. F. Chernova[1, *], V. P. Kupriyanov[1, **], N. Yu. Feoktistova[1, *], A. V. Surov[1, ****]**

[1]*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

**e-mail: chernova@sevin.ru*

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

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

*****e-mail: surov@sevin.ru*

The subfamily Cricetinae includes many species that differ in size, social organization, and ecology. Even though morpho-functional adaptations are largely determined by the characteristics of the skin, the skin and its appendages in Cricetinae are still poorly studied. The skin and specific skin glands of *Allocricetulus curtatus, A. eversmanni, Cricetulus griseus* and *C. sokolovi* are investigated here. We show that the hair pelage is poorly differentiated, having no down hairs and being poorly divided into tiers. Vibrissae have specialized inner structures. Three morphotypes of the ventral gland have been revealed: a naked gland-sac (*Allocricetulus*), a gland-sac covered with specialized hairs (*Phodopus*), and a gland-field covered with specialized hairs (*Cricetulus*). Specific flank sebaceous glands are described for the first time in adult *A. curtatus* and *A. eversmanni*. They form bilaterally located glandular fields at the level of the costovertebral angle. The need for further specific research in skin gland morphology is discussed for a better understanding of their roles in olfactory communication.

Keywords: hamsters, *Allocricetulus*, *Cricetulus*, hair, glands, histology, marking behavior

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1305–1311

УДК 599.323.5:591.471.42:591.471.372

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЧЕРЕПА И ПЛЕЧЕВЫХ КОСТЕЙ ВОСТОЧНОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TANCREI*, RODENTIA, CRICETIDAE) ИЗ САМАРКАНДА И БУХАРЫ (УЗБЕКИСТАН)

© 2021 г. Л. Б. Мардонова[a], *, С. Н. Гашев[a], М. Г. Митропольский[a]

[a] *Тюменский государственный университет, Институт биологии, Тюмень, 625043 Россия*

**e-mail: mardonova.luiza@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.07.2020 г.
После доработки 29.10.2020 г.
Принята к публикации 31.10.2020 г.

Из равнинных частей Узбекистана в начале XX века были описаны два подвида восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*): из Самарканда *E. t. fusciceps* и из Бухары *E. t. ognevi*. Однако позже их перестали признавать. Вместе с тем наши исследования подтверждают, что эти два подвида имеют достоверные различия по морфометрии черепа, т.е. по тем признакам, по которым эти подвиды были описаны ранее. Наряду с изучением черепа, мы провели анализы морфометрических показателей плечевых костей по методике, разработанной нами. Согласно данным комплексного анализа черепов и плечевых костей, описанные ранее подвиды восточной слепушонки с равнинного Узбекистана заслуживают быть признанными.

Ключевые слова: плечевая кость, череп, морфометрические параметры, восточная слепушонка (*Ellobius tancrei*), подвиды, Узбекистан

DOI: 10.31857/S004451342109004X

Состав подвидовой систематики рода *Ellobius* Fischer 1814 продолжает обсуждаться. До выделения Топачевским (1965) восточной слепушонки в отдельный вид *Ellobius tancrei* Blasius 1884, внутривидовая систематика *Ellobius talpinus* Pallas 1770 подвергалась критике (Огнев, 1950; Corbert, 1978). Относительно внутривидового деления восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*), даже с применением кариологических исследований и последовавшими за ними широкими комплексными морфологическими исследованиями (Воронцов и др., 1969; Воронцов, Якименко, 1984; Громов, Ербаева, 1995), все еще остается ряд вопросов. Среди них объединение подвидов *E. t. ognevi* и *E. t. fusciceps*, а также расширение ареала *E. t. fusciceps* на Приташкентские равнины без сравнения морфологических признаков с горным подвидом *E. t. caenosus*, с которым у экземпляров с Приташкентских равнин большие сходства по морфометрическим параметрам.

Таким образом, в начале XX столетия для территории равнинного Узбекистана было описано два подвида – *E. t. fusciceps* Thomas 1909 из окрестностей Самарканда и *E. t. ognevi* Dukelsky 1926 из окрестностей Бухары. В это же время Угаров (1928), изучая систематическое положение слепушонки, отнес сборы из Ташкента и его окрестностей к *E. t. ognevi*.

В работе мы попытались сопоставить полученные нами данные морфометрических показателей плечевых костей с морфометрическими признаками черепов, описанных в литературе и собранных авторами с территории Узбекистана, для более углубленного изучения равнинных форм восточной слепушонки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа были использованы черепа и плечевые кости восточной слепушонки, собранные в погадках ушастых сов в зимний период (декабрь–апрель) из г. Бухара (парк областной больницы), из г. Самарканд (Центральный бульвар) и из г. Ташкент (Ботанический сад).

Определение видового состава жертв из погадок производилось по костям краниального и посткраниального скелетов с использованием сравнительной коллекции О. и М. Митропольских (2009).

Объемы выборок составили: по 25 черепов и нижних челюстей разной степени целостности из сборов из Самарканда и Ташкента и 11 черепов

Рис. 1. Схема промеров плечевой кости.

разной степени целостности и 9 нижних челюстей из сборов с территории Бухары.

Краниологические выборки не были разделены по полу и возрасту, однако анализ-костей посткраниального скелета показал, что доли взрослых особей в выборках из разных городов были примерно сопоставимы между собой: Самарканд – 72.8%, Ташкент – 73.8% и Бухара – 79.8%.

Так как черепа в погадках имеют разную степень сохранности, то основные измерения производили на наименее поврежденных частях черепа. Такие промеры, как длина и высота черепа приведены лишь для нескольких экземпляров. Использовали схему промеров черепа по Огневу (1940) и Потапову (1990). Полученные нами результаты морфометрии черепов были сопоставлены с имеющимися в литературе описаниями.

Для стандартизации и сравнения выборок по плечевым костям использованы кости с полностью приращенными головками на проксимальном эпифизе (взрослые особи) без разделения по полу, собранные в объеме по 50 костей из Самарканда, Бухары и Ташкента.

Основные промеры плечевой кости выполнены по схеме Митропольского (2005): 1.0 – общая длинна кости, 2.0 – максимальная ширина проксимального эпифиза, 3.0 – максимальная ширина дистального эпифиза, 4.а–4.в – ширина и толщина диафиза у середины длины кости (рис. 1). Далее для обработки данных мы используем два индекса: Σ 1–4.а – сумму основных промеров (1.0 + 2.0 + 3.0 + 4.а) и Σ 4.а–4.в – сумму промеров диафиза (4.а + 4.в).

Полученные морфометрические показатели плечевых костей из каждой группы восточной слепушонки были проанализированы с помощью компьютерной программы “STATISTICA (data analysis software system), version 10”, с использованием дискриминантного анализа для независимых выборок (Гашев и др., 2014).

Дискриминантный анализ проведен с целью составления уравнений дискриминации на основе “обучающих” модельных групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ морфометрии черепа. В работе Thomas (1909) приводит данные только по одному черепу из восьми экземпляров впервые описываемого подвида *E. t. fusciceps* из окрестностей Самарканда (сборы в апреле 1908 г.), но и они показывают крупные размеры этого черепа (табл. 1), в том числе относительно черепов из нашей выборки (табл. 2).

В работе Дукельской (1926) даны описания еще одного подвида *E. t. ognevi* из окрестностей Бухары по сборам из 11 экз. в мае–июле 1925 г. Сравнение данных промеров с нашим материалом по морфометрическим признакам черепа показывает большое сходство и общую закономерность: черепа зверьков, описанные с равнинных территорий Узбекистана, являются наиболее короткими и узкими (табл. 1 и 2).

Угаров (1928) отмечает морфометрическое сходство сборов из Бухары с образцами из Ташкента, что подтверждается и нашими данными. Также имеется сходство с выборкой из Ферганской долины (Павленко, Аллабергенов, 1974), отнесенной авторами к подвиду *E. t. fusciceps*. Отметим, что Thomas (1909) приводит более крупные размеры черепа слепушонок. В работе Воронцова и Якименко (1984) представлены промеры черепа для обобщенной группы *E. tancrei* по материалам с территории всего Южного Узбекистана, что не позволяет сравнить данные с рассматриваемыми нами локальными выборками.

Якименко (2003) обнаружила различия восточной слепушонки из Самарканда и Бухары по длине нижней челюсти, общей и кондилобазальной длине черепа, межглазничной ширине, ширине мозговой капсулы, альвеолярной длине верхнего ряда коренных зубов. В то же время от-

Таблица 1. Морфометрические характеристики черепов восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*) по данным литературы

Признак	Дукельская, 1926 (Бухара)			Thomas, 1909 (Самарканд)	Угаров, 1928 (Ташкент)			Павленко и др., 1974 (Фергана)
	Δn	Среднее	min–max	Один экз.	Δn	Среднее	min–max	Среднее
Общая длина	9	29.6	27.7–31	32.8	8	29.7	28.9–31.1	29.9 ± 0.18
Кондилобазальная длина	10	26.2	25.0–27.3	31.0	10	25.8	21.8–27.5	25.8 ± 0.21
Межглазничная ширина	10	5.9	5.4–6.3	5.4	11	5.5	4.9–5.8	5.4 ± 0.15
Ширина черепной капсулы	9	13.6	12.8–14.2	–		–	–	13.9 ± 0.17
Ширина скул	9	20.5	19.3–21.4	22.3	10	21.1	20.4–22.0	19.9 ± 0.21
Длина носовых костей	11	7.7	6.7–8.1	8.0	9	7.6	6.9–8.0	7.5 ± 0.11
Ширина их спереди				3.4	10	2.9	2.8–3.3	
Диастема	11	9.7	9.3–10.1	11.0	11	9.7	9.2–10.6	10.1 ± 0.30
Альвеолярная длина верхнего ряда зубов	11	7.4	7.0–7.9	7.3	11	6.8	6.7–7.2	7.2 ± 0.11
Длина нижней челюсти	11	18.4	17.1–19.3	–	10	19.4	19.0–20.6	–
Альвеолярная длина нижнего ряда зубов	11	7.6	7.1–7.9	–	11	6.9	6.7–7.2	7.3 ± 0.10

Прочерк – нет данных.

мечается сходство промеров черепов из Бухары и Ташкента.

Сопоставив морфометрические показатели черепа восточной слепушонки из разных мест ареала вида в равнинном Узбекистане, как по литературным материалам, так и по собственным сборам, мы обнаружили четкие различия у описанных в начале XX столетия двух форм этого вида из окрестностей Самарканда и Бухары: по ширине скул, общей длине нижней челюсти, длине нижней челюсти без резцов и альвеолярной длине нижнего ряда зубов. Животные из Ташкента достоверно отличаются от самаркандских по межглазничной ширине, ширине скул, общей длине нижней челюсти, длине нижней челюсти без резцов и альвеолярной длине нижнего ряда зубов (табл. 2).

Изменчивость плечевой кости. Нами применен метод анализа подвидовой систематики на основе морфометрических характеристик плечевой кости, который ранее показал свою эффективность (Митропольский, Митропольский, 2016).

Морфологические и морфометрические признаки костей посткраниального скелета практически не используется в таксономии. Мы согласны с замечанием Громова (1983: с. 6), который указывал на целесообразность использования в систематике грызунов не только характеристик зубной системы.

Построение систем с использованием связанных с плечевой костью признаков, с нашей точки зрения, перспективны. Проксимальный отдел передней конечности, связывающий ее с туловищем, видимо, не только крайне специфичен для всех групп, но и наиболее стабилен в эволюции. Его практически не затрагивают частные адаптации, широко представленные в черепе, зубах и задних конечностях (Митропольский, 2005).

Из видов, обитающих на территории Узбекистана, в диапазон морфологических признаков и морфометрических показателей плечевых костей восточной слепушонки попадают илийская полевка (*Microtus ilaeus*) Thomas 1912, краснохвостая песчанка (*Meriones libycus*) Lichtenstein 1823, серая крыса (*Rattus norvegicus*) Berkenhout 1769 и несколько видов тушканчиков семейства Dipodidae Fischer 1817.

Морфологическое описание плечевой кости. Первое короткое описание плечевой кости рода *Ellobius* приводит Громов (1963) в монографии “Млекопитающие фауны СССР” (с. 554). “Плечевая кость сравнительно короткая с коротким и высоким гребнем дельтовидной бугристости и слабо развитым внутренним надмыщелком”.

Ниже приведено собственное описание плечевой кости восточной слепушонки.

Общая длина кости от 15 до 17 мм, с относительно широкими проксимальным (3–4 мм) и дистальным (3–4 мм) эпифизами. Отличительная особенность – отсутствие надмыщелкового отверстия foramen supracondyloideus, которое присутствует у крыс, песчанок и полевок (Фомин, Лобачев, 2000). Также гребень большого бугорка crista tuberculi majoris расположен на диафизе ни-

Таблица 2. Морфометрические характеристики черепов восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*) из крупных городов Узбекистана по нашим сборам

Признак	Самарканд			Ташкент			Бухара		
	Δn	Среднее	min–max	Δn	Среднее	min–max	Δn	Среднее	min–max
Общая длина	3	30.0 ± 0.51	29.3–31.0	3	30.2 ± 0.56	29.1–30.9		–	–
Кондилобазальная длина	5	27.8 ± 0.39	26.6–28.6	6	27.5 ± 0.53	25.8–29.6		–	–
Межглазничная ширина	25	5.8 ± 0.06	5.2–6.4	24	5.5 ± 0.08[2]	4.6–6.1	11	5.7 ± 0.09	5.2–6.2
Ширина черепной капсулы	25	14.1 ± 0.06	13.6–14.9	15	13.8 ± 0.02	12.3–14.2	2	13.6 ± 0.25	13.4–13.9
Ширина скул	25	21.3 ± 0.13	19.4–22.6	24	20.7 ± 0.15[2]	19.1–21.8	5	20.5 ± 0.21[2]	20.0–21.3
Длина носовых костей	25	7.8 ± 0.08	6.9–8.6	24	7.6 ± 0.11	6.6–8.5	10	7.8 ± 0.06	7.5–8.1
Ширина носовых костей спереди	25	2.4 ± 0.05[3]	2.4–3.4	24	2.9 ± 0.05	2.4–3.2	10	2.8 ± 0.07	2.5–3.2
Диастема	25	9.3 ± 0.11[3]	9.3–11.6	25	10.1 ± 0.12	9.1–10.9	11	9.9 ± 0.15	9.2–10.8
Альвеолярная длина верхнего ряда зубов	25	6.2 ± 0.07[3]	6.2–7.5	25	6.9 ± 0.06	6.2–7.4	9	6.9 ± 0.07	6.6–7.2
Высота черепа	5	9.4 ± 0.29[2]	8.4–10.0	5	10.5 ± 0.09	10.2–10.7		–	–
Длина foramen palatinum	25	2.3 ± 0.10[3]	1.2–3.6	25	2.8 ± 0.06	2.1–3.4	11	2.4 ± 0.09[3]	1.9–3.1
Общая длина нижней челюсти	25	23.9 ± 0.19	22.4–26.1	25	22.0 ± 0.22[3]	19.7–23.9	9	22.9 ± 0.24[2]	21.7–24.0
Длина нижней челюсти без резцов	25	20.6 ± 0.14	19.2–21.8	25	19.3 ± 0.15[3]	17.9–20.3	9	19.7 ± 0.19[3]	18.9–21.0
Альвеолярная длина нижнего ряда зубов	25	7.2 ± 0.08	6.4–8.2	25	6.7 ± 0.06[3]	6–7.2	9	6.9 ± 0.09[1]	6.6–7.5

Примечания. [1] Различия достоверны с максимальным значением при $p < 0.05$; [2] – при $p < 0.01$; [3] – при $p < 0.001$. Например, в строке “ширина скул” достоверность различий значений других групп указана относительно самаркандской группы (где показатель максимальный), а в строке “ширина носовых костей спереди” – относительно ташкентской и т.д. Прочерк – нет данных.

же блока проксимального эпифиза и имеет округлые формы. У тех же песчанок и крыс он спускается сразу из-под суставной головки кости caput humeri и имеет вид прямоугольного треугольника. У тушканчиков кончик гребня заметно вздернут.

Морфометрия плечевых костей. Нам удалось выделить два типа плечевых костей, которые отражают закономерности географического распределения восточной слепушонки.

Удлиненность костей характерна для особей из популяций, совершающих активные перемещения. Такие перемещения на значительные расстояния могут быть обусловлены общим увеличением численности в отдельных местах либо неблагоприятными изменениями условий существования (Шубин, 1978). Для популяций из Самарканда это возможность осваивать большие пригодные для обитания территории – например, долину р. Зеравшан в Центральном Узбекистане (Мекленбурцев, 1935).

Укороченные и массивные кости характерны для популяций, которые живут в изолированных водными, песчаными и горными преградами оазисах Бухары и Ташкента.

Морфометрическое сходство частей краниального и посткраниального скелета восточной слепушонки из Бухары и Ташкента мы объясняем не принадлежностью зверьков к одному подвиду, а особенностями приспособления вида к условиям среды обитания.

Наиболее вариабельными признаками являются: общая длина кости и размеры диафиза. Самые крупные и длинные кости описаны для слепушонок из Самарканда; самые короткие кости – для животных из Ташкента и Бухары. Массивность диафиза слабо, но коррелирует с длиной кости (коэффициент корреляции составляет в Самарканде 0.36 в Ташкенте 0.44). Так, кости экземпляров из окрестностей Бухары имеют небольшую длину и самый утолщенный диафиз. Самая неизменная часть плечевой кости – проксимальный эпифиз.

Диапазоны промеров плечевых костей приведены в табл. 3 для сборов из Самарканда, Бухары и Ташкента. Видно, что по всем промерам вариабельность не превышает 10%, но наибольшей является для промеров 4а и 4в, особенно в Ташкенте.

Для дискриминантного анализа использовались все 7 параметров плечевой кости (табл. 3), однако в дискриминантное уравнение в качестве переменных включены лишь те параметры, вес которых в уравнении (по значению коэффициента

Таблица 3. Морфометрические характеристики плечевой кости восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*) из крупных городов Узбекистана

Промеры	Переменная	Среднее	min–max	Коэффициент вариации
		Самарканд		
1.0	x_1	16.1 ± 0.06	14.9–17.0	2.534766
2.0	x_2	3.9 ± 0.03	3.3–4.4	6.103496
3.0	x_3	4.3 ± 0.05	3.0–4.7	8.404725
4.а	x_4	1.5 ± 0.02	1.1–1.8	8.599683
4.в	x_5	1.5 ± 0.02	1.3–1.7	7.907782
∑ 1.0-4.а	x_6	25.9 ± 0.12	22.7–27.1	3.336754
∑ 4.а-4.в	x_7	2.9 ± 0.03	2.4–3.5	6.861932
		Бухара		
1.0	x_1	15.4 ± 0.08	13.7–16.4	3.736198
2.0	x_2	3.8 ± 0.02	3.5–4.2	4.430291
3.0	x_3	4.1 ± 0.03	3.6–4.5	5.174419
4.а	x_4	1.2 ± 0.01	1.1–1.6	8.978960
4.в	x_5	1.4 ± 0.01	1.3–1.8	6.874117
∑ 1.0-4.а	x_6	24.6 ± 0.13	21.9–26.0	3.669799
∑ 4.а-4.в	x_7	2.7 ± 0.03	2.4–3.3	6.797188
		Ташкент		
1.0	x_1	15.4 ± 0.07	14.0–16.6	3.397377
2.0	x_2	3.9 ± 0.02	3.6–4.4	4.549153
3.0	x_3	4.2 ± 0.03	3.6–4.6	4.931609
4.а	x_4	1.4 ± 0.02	1.1–1.8	9.772689
4.в	x_5	1.4 ± 0.02	1.2–1.7	9.663935
∑ 1.0-4.а	x_6	24.9 ± 0.12	23.1–27.1	3.412259
∑ 4.а-4.в	x_7	2.8 ± 0.03	2.4–3.3	7.829045

Таблица 4. Статистическая характеристика основных промеров плечевых костей восточной слепушонки (*Ellobius tancrei*) из Самарканда и Бухары, включенных в дискриминантные уравнения в качестве переменных

Переменная	Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-исключения (1.93)	Уровень значимости	Толерантность значений	Квадрат толерантности
x_6	0.684385	0.793161	24.77384	0.000003	0.270620	0.729380
x_7	0.600372	0.904152	10.07087	0.002030	0.748697	0.251303
x_3	0.594819	0.912593	9.09899	0.003281	0.352169	0.647832
x_2	0.553948	0.979926	1.94612	0.166258	0.574914	0.425086

вариации) был наибольшим: это переменные x_6 – сумма промеров диафиза 4.а и 4.в, x_7 – сумма промеров 1.0-4.а, x_3 – ширина дистального эпифиза и x_2 – ширина проксимального эпифиза (табл. 4). Таким образом, для “обучающей выборки” плечевых костей восточной слепушонки из Бухары и Самарканда были составлены дискриминантные функции:

$$DF(Б) = -93.929 + 52.794x_6 + 9.177x_7 - 82.377x_3 - 0.259x_2,$$

$$DF(C) = -546.785 + 55.453x_6 + 14.086x_7 - 86.897x_3 - 2.652x_2.$$

Значение дискриминирующих функций для экземпляров из Бухары – DF (Б) = 792.09, для образцов из Самарканда – DF(C) = 545.40.

Приведенные уравнения позволяют уверенно дифференцировать особей “бухарской” (76% из смешанной выборки) и “самаркандской” (84%) группировок из смешанной “обучающей выборки”, что предполагает диагностическую ценность использованных промеров. Общая успешность дискриминации составляет 80%. В будущем эффективность дискриминации будет проверена на независимой выборке.

Статистическая достоверность различий между двумя подвидами по морфометрическим характеристикам плечевой кости подтверждается значениями *P*-уровня значимости (табл. 4), где такие признаки, как ширина проксимального эпифиза и промеры диафиза являются слабо варьирующими.

Таким образом, по нашим данным, два подвида восточной слепушонки *E. t. ognevi* из Бухары и *E. t. fusciceps* из Самарканда, описанные ранее, имеют достоверные различия как по промерам черепа, в соответствии с их описаниями, так и по характеристикам плечевой кости.

Морфометрические данные необходимо дополнить данными о локализации хромосомных наборов, а также данными по метагеномной и ядерной ДНК для дальнейшего обоснования таксономической ценности тех или иных морфологических показателей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.В. Мармазинской и И.Х. Хайдарову за помощь в регулярном сборе погадок ушастых сов в Самарканде и Бухаре в течение всего зимнего периода.

Особую благодарность выражаем О.В. Митропольскому, основоположнику хумерологических исследований, за подготовку базовой информации к данным исследованиям.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (19-34-90115).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Захарян Г.Г., Иванов В.Г., 1969. Кариология и систематика рода *Ellobius* (Microtinae. Rodentia) // Млекопитающие: эволюция, систематика, кариология, фаунистика. Новосибирск: Наука. С. 127–130.

Воронцов Н.Н., Якименко Л.В., 1984. Морфометрический анализ изменчивости черепа слепушонок (Rodentia, *Ellobius*) // Зоологический журнал. Т. 63. № 12. С. 1859–1871.

Гашев С.Н., Бетляева Ф.Х., Лупинос М.Ю., 2014. Математические методы в биологии: анализ биологических данных в системе Statistica. Тюмень: изд-во Тюменского государственного университета. 208 с.

Громов И.М., 1963. Род *Ellobius* Fischer (1814) – Слепушонки // Млекопитающие фауны СССР. Л. С. 553–562.

Громов И.М., 1983. Введение // История и эволюция современной фауны грызунов (неоген–современность). М.: Наука. С. 3–8.

Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. 522 с.

Дукельская Н.М., 1926. Материалы к познанию фауны млекопитающих Средней Азии // Бюллетень Средне-Азиатского гос. ун-та. Ташкент. № 15. С. 67–89.

Мекленбурцев Р.Н., 1935. К экологии и распространению некоторых грызунов равнинной части Зеравшанской долины. Труды Средне-Азиатского гос. ун-та. Ташкент. Вып. 17. Серия VIII-а. Зоология. 30 с.

Митропольский. О.В., 2005. Проведение экологического мониторинга по плечевым костям. Методическое руководство. Бишкек: изд-во ОсОО “Бисмарк”. 43 с.

Митропольский М.Г., Митропольский О.В., 2009. Млекопитающие в питании зимующих ушастых сов в крупных городах Узбекистана // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. С. 66–69.

Митропольский М.Г., Митропольский О.В., 2016. Использование морфометрических данных плечевых костей млекопитающих в различных аспектах изучения видов // Териофауна России и сопредельных стран. Материалы междунар. сов. X Съезд Териологического общества при РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 269.

Огнев С.И., 1940. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.-Л.: изд-во Акад. наук СССР. Т. IV. 615 с.

Огнев С.И., 1950. Род *Ellobius* Fischer (1814) // Звери СССР. М.: изд-во Акад. наук СССР. Т. VII. С. 658–706.

Павленко Т.А., Аллабергенов К., 1974. Грызуны – Rodentia // Позвоночные животные Ферганской долины. Ташкент. С. 142–185.

Потапов Е.Р., 1990. Использование погадок для изучения питания хищных птиц // Методы изучения и охраны хищных птиц. М. С. 103–118.

Топачевский В.А., 1965. Насекомоядные и грызуны Ногайской позднеплиоценовой фауны. Киев: Наукова Думка. С. 97–100.

Угаров А.А., 1928. К систематике рода *Ellobius* Fischer. Труды Средне-азиатского государственного университета. Ташкент. Серия VIII-а. Зоология. Вып. 4. 20 с.

Фомин С.В., Лобачев В.С., 2000. Надмыщелковое отверстие плечевой кости и его использование в систематике мелких млекопитающих // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С. 167–170.

Шубин И.Г., 1978. Род Слепушонки – *Ellobius* Fischer, 1814 // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата. Т. 1. Ч. 3. С. 188–208.

Якименко Л.В., 2003. Цитогенетическая и морфологическая дифференциация в процессе эволюции слепушонок и домовых мышей. Дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 309 с.

Corbet G.B., 1978. The Mammals of the Palacarctic region: a taxonomic review. British Museum (Nat. Hist.). London–Ithaka: Cornell Univ. Press. 314 p.

Thomas O., 1909. On Mammals collected in Turkestan by Mr. Douglas Carruthers. The Annals magazine of natural history: zoology, botany and geology. London. V. III. P. 257–266.

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF THE SKULL AND HUMERUS OF THE EASTERN MOLE VOLE (*ELLOBIUS TANCREI*, RODENTIA, CRICETIDAE) FROM SAMARKAND AND BUKHARA, UZBEKISTAN

L. B. Mardonova[1, *], S. N. Gashev[1], M. G. Mitropolskiy[1]

[1]*Tyumen State University, Institute of Biology, Tyumen, 625043 Russia*

**e-mail: mardonova.luiza@mail.ru*

At the beginning of the 20th century, two subspecies of the Eastern Mole Vole, *Ellobius tancrei*, were described from the lowland parts of Uzbekistan: *E. t. fusciceps* from Samarkand and *E. t. ognevi* from Bukhara. However, neither subspecies has since been recognized. At the same time, according to our studies, these two subspecies show significant differences in the morphometrics of the skull, the characters based on which both were described. Along with the study of the skull, using our original method, our studies are supplemented by an analysis of the morphometric parameters of the humerus. Based on the comprehensive analysis, we believe that the previously described subspecies of the Eastern Mole Vole from the lowlands of Uzbekistan deserve to being recognized.

Keywords: Ellobius tancrei fusciceps, *E. t. ognevi*, subspecies, Central Asia

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1312–1317

УДК 591.363:591.133.3

СВЯЗЬ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ПЕРЕЗИМОВАВШИХ САМОК *ARVICOLA AMPHIBIUS* (RODENTIA, ARVICOLINAE) С ИХ ФИЗИЧЕСКИМ СОСТОЯНИЕМ

© 2021 г. Г. Г. Назарова[a], *, М. А. Потапов[a], О. Ф. Потапова[a], Е. А. Новиков[a]

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

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

Поступила в редакцию 10.10.2020 г.
После доработки 10.02.2021 г.
Принята к публикации 15.02.2021 г.

В весенний период (третья декада апреля—вторая декада мая) оценивали динамику массы тела, упитанности и клеточного состава вагинального содержимого у перезимовавших самок из природной популяции водяных полевок, обитающей в подтаежной зоне Барабинской низменности. Проанализирована зависимость наступления эструса от даты отлова, массы тела и физической кондиции у отловленных животных. Результаты множественного регрессионного анализа показали, что наступление физиологической готовности самок к спариванию достоверно коррелирует с их упитанностью. Половозрелые особи имеют более высокие значения массы тела и упитанности, чем неполовозрелые.

Ключевые слова: водяная полевка, сезонность размножения, половое созревание, упитанность

DOI: 10.31857/S0044513421110106

Возникновение сезонности размножения у млекопитающих связано с регулярно повторяющимися внутригодовыми колебаниями температурного режима, обеспеченности кормом и с высокими энергетическими затратами на размножение. С сезонной динамикой абиотических и биотических параметров среды сопряжены изменения гормонального статуса и величины жировых запасов в организме животных (Штайнлехнер, Пухальский, 1999; Bartness et al., 2002; Bronson, 2009).

У грызунов умеренного пояса северного полушария период размножения приходится на период, когда состояние кормовой базы и защитные условия среды наиболее благоприятны для рождения и выращивания потомства. Такие условия складываются в весеннее-летний сезон года, хотя в теплые и мягкие зимы отмечается и подснежное размножение (Жигальский, 2012). Внешним сигналом, вовлеченным в регуляцию репродуктивной активности, выступает изменение длительности светового периода. Гормон эпифиза мелатонин выполняет центральную роль в осуществлении сезонных ритмов физиологических функций. Секреция мелатонина происходит в темное время суток, повышается осенью-зимой и снижается весной-летом. Мелатонин тормозит частоту и величину пульсирующей секреции гонадотропных гормонов гипоталамуса, подавляя высвобождение гормонов гипофиза, необходимых для инициации и поддержания репродуктивной активности (Weems et al., 2015; Vasantha, 2016; Guh et al., 2019).

Информацию о состоянии внутренней метаболической среды к центрам гипоталамуса, ответственным за комплексную регуляцию аппетита, метаболизма, репродуктивной и других функций, передает гормон жировой ткани лептин (Gueorguiev et al., 2001). В последние десятилетия выяснено, что в регуляции репродуктивной активности в зависимости от сезона года и энергетического баланса организма участвует гормон кисспептин, опосредующий действие многочисленных внешних и внутренних сигналов (Simonneaux et al., 2013; Bohlen et al., 2018).

Половое созревание – ключевая и наиболее пластичная характеристика жизненного цикла (Boonstra, 1989; Rivest, 1991). С плотностно-зависимой регуляцией возраста полового созревания связаны циклические колебания численности (Evsikov et al., 1997; Oli, Dobson, 1999). Выяснение связи между физическим состоянием организма и половым созреванием важно для понимания механизмов контроля численности популяций и путей адаптации животных к климатическим и антропогенным воздействиям.

Водяная полевка (*Arvicola amphibius* (Linnaeus 1758)) – подходящий модельный объект для выяснения эколого-физиологических механизмов реализации репродуктивного потенциала сезонно размножающихся млекопитающих. Водяная полевка занимает обширный ареал с характерными для разных природных регионов особенностями хода размножения. В подтаежной полосе Барабинской низменности, где численность водяной полевки подвержена тысячекратным колебаниям, сезон размножения продолжается с середины апреля до середины сентября, сокращаясь в годы спада. Половая зрелость у перезимовавших самок наступает на 2–4 недели позже, чем у самцов (Водяная полевка ..., 2001). В комплексных эколого-физиологических исследованиях выяснено, что кормовая обеспеченность в зимовочных стациях резко ухудшается после прохождения пика численности, при этом индивидуальная изменчивость по эффективности переваривания и ассимиляции корма коррелирует с поведенческими и репродуктивными характеристиками особей (Евсиков и др., 2001).

Ранее экспериментально показано, что рост и наступление половой зрелости у водяной полевки контролируются фотопериодическими сигналами (Евсиков и др., 1989). Половое созревание молодых особей зависит от календарных сроков рождения и физиологического состояния матери в период беременности (Nazarova, Evsikov, 2007, 2010). До настоящего времени остается не выясненной связь между динамикой физического состояния самок в весенний период и сроками их полового созревания.

Цель работы – установить, зависит ли половое созревание перезимовавших самок от даты их отлова, массы тела и упитанности в весенний период. Для выяснения этого вопроса с третьей декады апреля по вторую декаду мая были оценены размерные характеристики самок из природной популяции и их связь с наступлением физиологической готовности к спариванию, оцениваемой по клеточному составу вагинальных мазков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено в подтаежной зоне Барабинской низменности в окрестностях стационара, расположенного в д. Лисьи Норки Новосибирской обл. (55°50′ с.ш., 80°00′ в.д.) с 24 апреля по 12 мая 1982 г. В период сезона размножения наблюдался резкий спад численности, начавшийся в 1981 г. (Водяная полевка ..., 2001). Отлов водяных полевок проводили с помощью живоловушек в стациях размножения, по берегам рек Омь и Ангут. Всего было добыто 77 перезимовавших самок. В день отлова у самок исследовали вагинальный мазок, измеряли массу и длину тела (от ануса до кончика носа).

Упитанность определяли по отклонению массы тела от теоретически ожидаемой для наблюдаемой длины. Теоретически ожидаемую находили, используя уравнение регрессии, полученное для всей выборки (Jakob et al., 1996). Данный показатель имеет несколько преимуществ по сравнению с другими морфометрическими характеристиками и индексами (масса тела, отношение массы к длине и др.): 1) исключено влияние линейных размеров; 2) легко интерпретируется: положительный знак указывает на высокую упитанность, отрицательный знак – на низкую; 3) распределение признака соответствует нормальному. Надежность используемого индекса подтверждают результаты прямых измерений содержания жира в организме. У мышей коэффициент корреляции между индексом физического состояния и абсолютным содержанием жира равен 0.76 (Reed et al., 2003). У водяных полевок 0.63 (Назарова, 2008).

Эстральную стадию самок оценивали в баллах, отражающих приблизительную пропорцию ороговевших чешуй в вагинальном мазке (0, 25, 75, 100), поскольку у водяных полевок, как и других видов полевок с индуцированным типом овуляции (Sawrey, Dewsbury, 1985), нет регулярной смены цитологической картины мазка. К половозрелым, т.е. физиологически готовым к спариванию, относили особей, у которых ороговевшие чешуи численно доминировали над другими типами клеток (баллы 75 и 100) (Назарова и др., 2007).

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ “Statistica 6.1”. Использовали однофакторный дисперсионный анализ, корреляционный и множественный регрессионный анализ. Уровень статистической значимости принят $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В последней декаде апреля 50% самок, судя по преобладанию ороговевших чешуй над другими клетками вагинального содержимого, были физиологически готовы к спариванию. Во второй декаде мая половой зрелости достигли все перезимовавшие самки (рис. 1). За весь период у четырех самок в мазках обнаружены сперматозоиды. Масса тела самок имела тенденцию к увеличению в течение периода исследования (рис. 2). Повышение упитанности было статистически значимым (рис. 3).

Эстральная стадия связана с физическими кондициями самок, о чем свидетельствуют достоверные корреляции процента ороговевших чешуй в вагинальном мазке с массой тела ($r = 0.33$, $p < 0.01$) и упитанностью ($r = 0.39$, $p < 0.001$), рис. 4.

Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа, половозрелые и неполо-

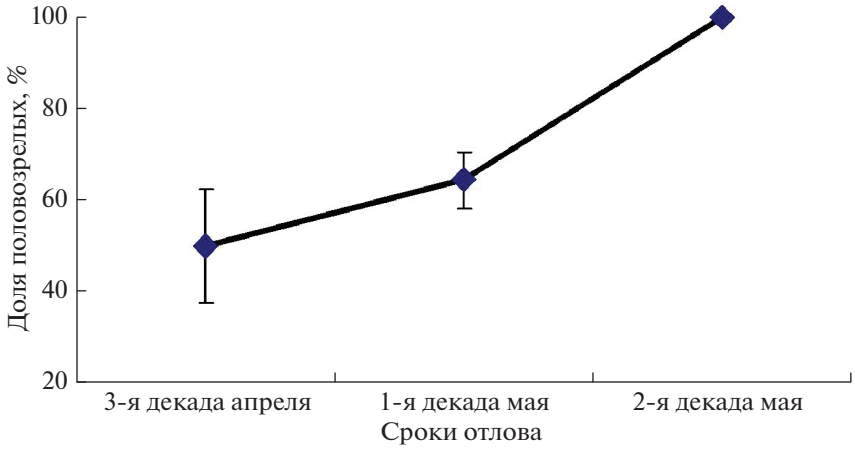

Рис. 1. Доля (%) половозрелых самок в зависимости от сроков отлова.

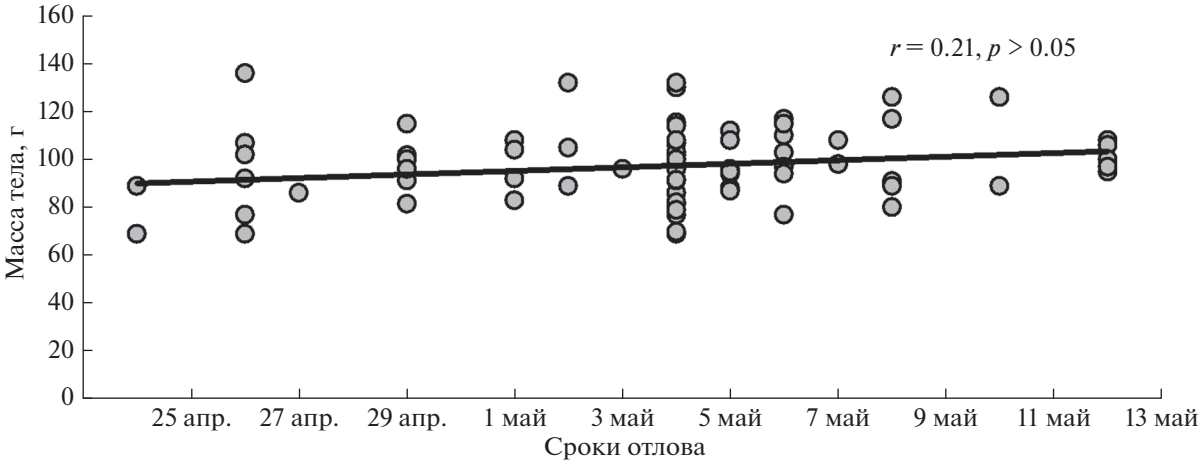

Рис. 2. Корреляция массы тела с датой отлова.

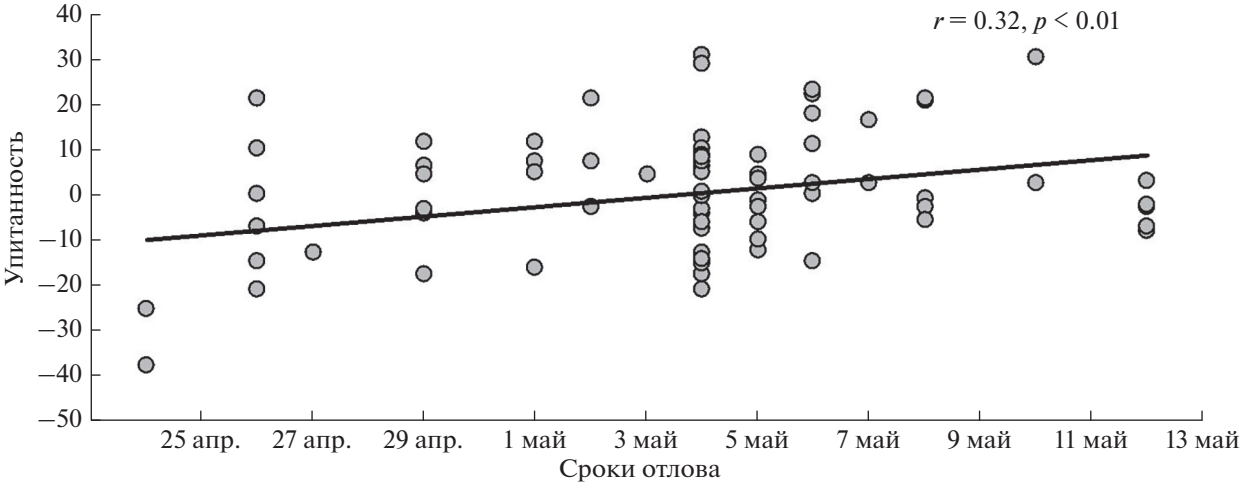

Рис. 3. Корреляция упитанности с датой отлова.

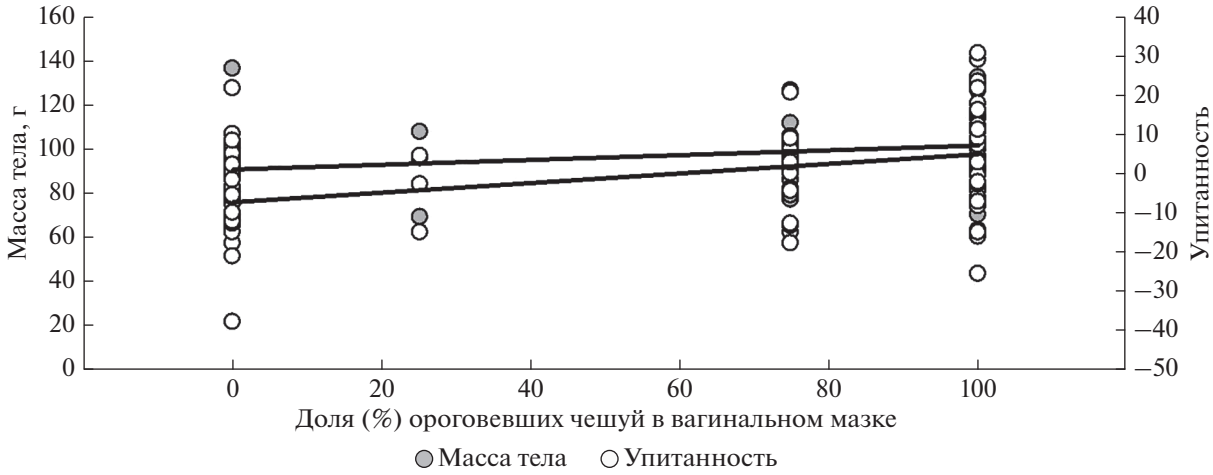

Рис. 4. Корреляция доли (%) ороговевших эпителиальных чешуй в вагинальном мазке (эстральной стадии) с массой тела и упитанностью.

возрелые самки различались по массе тела ($F_{1,75}$ = = 8.08, $p < 0.01$) и упитанности ($F_{1,75}$ = 11.43, p = = 0.001) (табл. 1).

Результаты множественного регрессионного анализа с пошаговым включением влияющих переменных – дата отлова, масса, длина тела и индекс физического состояния – показали, что процент ороговевших чешуй в вагинальном мазке зависит только от упитанности самок ($F_{1,75}$ = 13.34, $p < 0.001$). Уравнение регрессии имеет вид:

Y = 58.8 + 1.2 * “упитанность”.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, результаты выполненного исследования показали, что физические кондиции и состояние репродуктивной функции самок находятся под общим контролем сезонных факторов. Продолжительность светового периода и направление его изменения – достаточно надежный сигнал о происходящей внутригодовой трансформации климатических условий, трофической базы и, следовательно, наличия потенциальной возможности произвести жизнеспособное потомство (Штайнлехнер, Пухальский, 1999).

Половое созревание перезимовавших самок завершается к окончанию первой декады мая и связано с повышением их упитанности. В целом, половозрелые особи имеют более высокие значения массы тела и упитанности, чем неполовозрелые. Тесную взаимосвязь полового созревания и роста животных подтверждают результаты многих генетико-селекционных и популяционных исследований (Шварц, 1980; Bronson, 1984). Отбор мышей по скорости роста в первые 10 дней жизни приводит к однонаправленному изменению темпов полового созревания самок, причем обнаруживается пороговый эффект массы тела (Ernst et al., 1999).

Масса тела, величина жировых запасов отражают энергетический статус особей и являются показателями, скоррелированными со скоростью полового развития (Rivest, 1991). Связь между физическим состоянием и репродуктивными параметрами наиболее отчетливо прослеживается у зимоспящих видов. У сусликов Белдинга, например, низкая масса тела при выходе из спячки негативно влияет на активацию репродуктивной функции, вследствие чего многие особи не вступают в размножение (Bushberg, Holmes, 1985).

Полевые эксперименты на мелких млекопитающих, имитирующие улучшение состояния кормовой базы в зимний период, показали, что количество и качество пищи играют важную роль в инициации процессов воспроизводства и регуляции численности (McAdam, Millar, 1999; Banks, Dickman, 2000). С межпопуляционными различиями кормовой обеспеченности связана вариабельность скорости роста и полового созревания у водяной полевки (Moorhouse et al., 2008).

Таблица 1. Размерные характеристики и упитанность самок разного репродуктивного статуса

Репродуктивный статус	Число животных	Масса тела, г	Длина тела, мм	Упитанность
Неполовозрелые	29	90.9 ± 2.8	147.5 ± 1.8	–6.6 ± 2.4
Половозрелые	48	101.0 ± 2.1	146.9 ± 1.3	4.0 ± 1.9

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты популяционного исследования, выполненного на водяной полевке, подтверждают, что для инициации полового созревания перезимовавших самок необходим определенный запас жировых резервов в организме, который может быть создан при наличии достаточного количества трофических ресурсов во внешней среде. Половозрелые особи имеют более высокие значения массы тела и упитанности, чем неполовозрелые. Факторы, контролирующие динамику упитанности особей в весенний период, могут оказывать влияние на сроки начала размножения и его интенсивность у водяной полевки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8., АААА-А16-116121410118-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водяная полевка: Образ вида. Сер. “Виды фауны России и сопредельных стран”, 2001. М.: Наука. 527 с.

Евсиков В.И., Скорова С.В., Назарова Г.Г., Мошкин М.П., 1989. Влияние фотопериода на рост и репродуктивную функцию водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Экология. № 6. С. 58–63.

Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Музыка В.Ю., Назарова Г.Г. и др., 2001. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка. Сер. “Виды фауны России и сопредельных стран”. Пантелеев П.А. (Ред.). М.: Наука. С. 386–412.

Жигальский О.А., 2012. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. Т. 91. № 5. С. 61–628.

Назарова Г.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И., 2007. Вероятность наступления эструса и спаривания у водяной полевки, *Arvicola terrestris* L., зависят от физического состояния самок, полового опыта и поведения брачных партнеров // Зоологический журнал. Т. 86. № 12. С. 1507–1512.

Назарова Г.Г., 2008. Материнское влияние на приспособленность потомков и численность популяции. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: Институт систематики и экологии животных СО РАН. 262 с.

Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.

Штайнлехнер С., Пухальский В., 1999. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 23–35.

Banks, P.B., Dickman C.R., 2000. Effects of winter food supplementation on reproduction, body mass, and numbers of small mammals in montane Australia // Canadian Journal of Zoology. V. 78. P. 1775–1783.

Bartness T.J., Demas G.E., Song C.K., 2002. Seasonal changes in adiposity: the roles of the photoperiod, melatonin and other hormones, and sympathetic nervous system // Experimental Biology and Medicine. V. 227. P. 363–376.

Bohlen T.M., Silveira M.A., Buonfiglio D.D.C., Ferreira-Neto H.C., Cipolla-Neto J. et al., 2018. A short-day photoperiod delays the timing of puberty in female mice via changes in the Kisspeptin system // Frontiers in Endocrinology. V. 9. Article 44.

Boonstra R., 1989. Life history variation in maturation in fluctuating meadow vole populations (*Microtus pennsylvanicus*) // Oikos. V. 54. P. 265–274.

Bronson F.H., 1984. Energy allocation and reproduction development in wild and domestic house mouse // Biology of Reproduction. V. 31. P. 83–88.

Bronson F.H., 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals // Philosophical Transactions of the Royal Society. B. V. 364. P. 3331–3340.

Bushberg D.M., Holmes W.G., 1985. Sexual maturation in male Belding’s ground squirrels. Influence of body weight // Biology of Reproduction. V. 33. P. 302–308.

Ernst C.A., Crenshaw P.D., Atchley W.R., 1999. Effect of selection for development rate on reproductive onset in female mice // Genetics Research. V. 74. P. 54–64.

Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A., 1997. Genetic-ecological monitoring of a cyclic population of water voles *Arvicola terrestris* L. in the South of Western Siberia // Russian Journal of Genetics. V. 33. № 8. P. 963–972.

Gueorguiev M., Gyth M.I., Korbonits M., 2001. Leptin and puberty: a review // Pituitary. V. 4. P. 79–86.

Guh Y.-J., Tamai T.K., Yoshimura T., 2019. The underlying mechanisms of vertebrate seasonal reproduction // The Proceedings of the Japan Academy, Series B. V. 95. № 7. P. 343–357.

Jakob E.M., Marshall S.D., Uetz G.W., 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices // Oikos. V. 77. P. 61–67.

McAdam A.G., Millar J.S., 1999. Dietary protein constraint on age at maturity: an experimental test with wild deer mice // Journal of Animal Ecology. V. 68. P. 733–740.

Moorhouse T.P., Gelling M., Macdonald D.W., 2008. Effects of forage availability on growth and maturation rates in water voles // Journal of Animal Ecology. V. 77. P. 1288–1295.

Nazarova G.G., Evsikov V.I., 2007. Sexual maturation of daughters depends on mother’s body condition during pregnancy: an example of the water vole, *Arvicola terrestris* L. // Doclady Biological Science. V. 42. P. 53–55.

Nazarova G.G., Evsikov V.I., 2010. Physical state of mother at the period of pregnancy and sexual maturation of descendants-sons of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. V. 46. № 2. P. 173–178.

Oli M.K., Dobson F.S., 1999. Population cycles in small mammals: the role of age at sexual maturity // Oikos. V. 86. № 3. P. 557–565.

Reed D.R., Li X., McDaniel A.H., Lu K., Li S. et al., 2003. Loci on Chromosomes 2, 4, 9, and 16 for body weight, body length, and adiposity identified in a genome scan of an F2 intercross between the 129P3/J and C57BL/

6ByJ mouse strains // Mammalian Genome. V. 14. P. 302–313.

Rivest R.W., 1991. Sexual maturation in female rats: hereditary, devepopmental nd environmental aspect // Experimenta. V. 47. P. 1026–1039.

Simonneaux V., Ancel C., Poirel V.J., Gauer F., 2013. Kisspeptins and RFRP-3 act in concert to synchronize rodent reproduction with seasons // Frontiers in Neuroscience. V. 7. Article 22.

Sawrey D.K., Dewsbury D.D., 1985. Control of ovulation, vaginal estrus, and behavioral receptivity in voles (*Microtus*) // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. V. 9. P. 563–571.

Vasantha I., 2016. Physiology of seasonal breeding: a review // The Journal of Veterinary Science & Technology. V. 7. № 3. P. 1–4.

Weems P.W., Goodman R.L., Lehman M.N., 2015. Neural mechanisms controlling seasonal reproduction: principles derived from the sheep model and its comparison with hamsters // Frontiers in Neuroendocrinology. V. 37. P. 43–51.

RELATIONS BETWEEN SEXUAL MATURATION OF OVERWINTERED *ARVICOLA AMPHIBIUS* (RODENTIA, ARVICOLINAE) FEMALES AND THEIR PHYSICAL CONDITION

G. G. Nazarova[1, *], M. A. Potapov[1], O. F. Potapova[1], E. A. Novikov[1]

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

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

In the spring period, between the last 10 days of April and the second 10 days of May, the dynamics of body weight, fatness, and cellular composition of vaginal contents in overwintered females from the natural population of water voles inhabiting the subtaiga belt of the Baraba Lowland were assessed. The onset of the estrus in relation to the date of capture, as well as body weight and physical condition of the captured animals were analyzed. The results of multiple regression analysis showed that the onset of the physiological readiness of females for mating significantly correlated with their body condition. Sexually mature individuals had both body weight and fatness greater than immature ones.

Keywords: water vole, seasonal reproduction, puberty, body condition

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 11, с. 1318–1320

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 576.895.132:576.895.133:595.133

О ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКОЙ ПУТАНИЦЕ ПРИ ОБОЗНАЧЕНИИ КАПСУЛ И ЦИСТ, ОКРУЖАЮЩИХ ТКАНЕВЫХ ГЕЛЬМИНТОВ

© 2021 г. В. П. Никишин*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

**e-mail: nikishin@ibpn.ru*

Поступила в редакцию 17.07.2020 г.
После доработки 20.07.2020 г.
Принята к публикации 20.07.2020 г.

Ключевые слова: акантоцефалы, нематоды, капсула, циста, паратенические хозяева, промежуточные хозяева

DOI: 10.31857/S0044513421090051

В журнале Parasites & Vectors не так давно была опубликована интересная статья группы авторов под названием “Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy?” (Emde et al., 2014). Суть статьи заключается в использовании нематодой *Anguillicoloides crassus* “цист” скребня *Pomphorhynchus* sp. с целью, по мнению авторов, уклонения от иммунного ответа хозяина – бычка (round goby) *Neogobius melanostomus*. Для обоих паразитов эта рыба является паратеническим хозяином, при этом, по сведениям авторов, нематоды всегда были обнаружены в “цистах” скребня и никогда – в свободном состоянии, также никогда они не были “инцистированы” отдельно от скребней. Авторы приходят к выводу о целенаправленной миграции нематод в “цисты” скребней и рассматривают этот факт как свидетельство предполагаемой своеобразной жизненной стратегии. Ни в коей степени не подвергая сомнению результаты исследования и выводы авторов, тем не менее, должен отметить некоторую путаницу в терминологии, используемой в этой статье.

Для обозначения скребней, которые паразитируют в ***паратеническом*** хозяине в окружении его клеток, авторы используют два термина: subadult stage и the acanthocephalan larvae. Однако, известно, что метаморфоз у скребней происходит в период их жизни в ***промежуточном*** хозяине, по окончании метаморфоза скребень достигает стадии цистаканта и уже никак не может именоваться личинкой (Van Cleave, 1947). Само название “цистакант” говорит о том, что эта стадия представляет собой организм, окруженный ***цистой***. Эта циста состоит из неклеточного материала и формируется самим скребнем (Nikishin, 1992; Никишин, 2004). Попадая из промежуточного хозяина в паратенического, скребень освобождается от цисты и должен называться уже не цистакантом, а ювенильной особью (Van Cleave, 1947). Таким образом, для обозначения скребней, паразитирующих в паратенических хозяевах, ошибочному термину “личинка” следует предпочесть или название “subadult stage”, используемое авторами упомянутой статьи, или термин “ювенильная особь”, использованный Ван Кливом.

Следующее замечание относится к терминам “циста” и “капсула”. В рассматриваемой статье для обозначения одной и той же структуры, окружающей червей, используются оба названия. Возможно, в медицине или ветеринарии они обозначают одни и те же структуры, но в отечественной паразитологии по содержанию различаются кардинально. Соответственно различаются строение и механизмы образования обозначаемых ими структур. Если говорить о скребнях, то настоящая циста, повторим, формируется ими только в ***промежуточном*** хозяине. Однако до конца XX века такая циста часто именовалась либо капсулой (Crompton, 1967; Mercer, Nicholas, 1967; Butterworth, 1969; Nikishin, 1992; и др.), либо оболочкой (Crompton, 1975; и др.), либо цистой (Gupta, 1950; Петроченко, 1956; и др.), что приводило к терминологической путанице. Как уже говорилось выше, эта оболочка формируется самим скребнем в процессе развития в промежуточном хозяине, и в ее формировании участвует материал, секретируемый тегументом червя. Во избежание путаницы

такую оболочку стали именовать цистой. А капсулой многие паразитологи называют оболочку, формируемую вокруг паразита клетками хозяина. Именно такие капсулы образуются вокруг скребней в ***паратенических*** хозяевах (Székely et al., 1996; Skorobrechova, Nikishin, 2011; Skorobrechova et al., 2012; Скоробрехова Никишин, 2013; и др.). В некоторых случаях инкапсуляция скребней может происходить и в промежуточном хозяине, например, цистаканты некоторых видов иногда инкапсулируются в рачках-гаммарусах, но в этих случаях капсула формируется поверх цисты (Skorobrechova, Nikishin, 2019).

Таким образом, в обсуждаемой статье описаны факты использования нематодами именно капсул, формируемых паратеническим хозяином вокруг скребней. Однако известны случаи использования гельминтами и настоящих цист, формируемых другими червями. Например, в эксперименте цистицеркоиды цестоды *Hymenolepis diminuta* могли использовать цисту, формируемую скребнем *Moniliformis moniliformis* в таракане *Periplaneta americana* (Holt, 1989). В то же время и капсулы, окружающие гельминтов в паратенических хозяевах, могут использоваться либо гельминтами других видов, как это описано в обсуждаемой статье, либо другими особями этого же вида. Например, в толстощеке (eelpout) *Hadropareia middendorffii*, естественном паратеническом хозяине скребня *Corynosoma strumosum*, в одной капсуле могут обнаруживаться до шести коринозом (Скоробрехова, Никишин, 2021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Никишин В.П., 2004. Цитоморфология скребней (покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки). М.: ГЕОС. 234 с.

Петроченко В.И., 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. Изд-во АН СССР. 436 с.

Скоробрехова Е.М., Никишин В.П., 2013. Зависимость строения капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum*, от видовой принадлежности естественного паратенического хозяина // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 696–712. https://doi: 7868/ S0002332913050160

Скоробрехова Е.М., Никишин В.П., 2021. Структура и формирование капсулы вокруг скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 в естественном паратеническом хозяине – рыбе *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. 1. Структура капсулы из рыб, инвазированных естественным образом. Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 73–82. https://doi.org/10.31857/S0002332921010136

Butterworth P., 1969. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex* // Parasitology. V. 59. № 2. P. 373–388.

Crompton D.W.T., 1967. Studies on the haemocytic reaction of *Gammarus* spp., and its relationship to *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) // Parasitology. V. 57. № 2. P. 389–401.

Crompton D.W.T., 1975. Relationships between acanthocephala and their hosts // Symposia of the Society for Experimental Biology. 29. P. 467–504.

Emde S., Rueckert S., Kochmann J., Knopf K., Sures B., Klimpe S., 2014. Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a "Trojan horse" strategy? // Parasites & Vectors. V. 7. 504. https://doi.org/10.1186/s13071-014-0504-8

Gupta P.V., 1950. On some stages in the development of the acanthocephalan genus *Centrorhynchus* // Indian Journal of Helminthology. V. 11. № 1. P. 41–48.

Holt R.H.F., 1989. *Hymenolepis diminuta* utilizes the envelope surrounding *Moniliformis moniliformis* in crier to survive in the cockroach host // Journal of Parasitology. V. 75. № 1. P. 160–162.

Mercer E.H., Nicholas W.L., 1967. The ultrastructure of the capsule of the larval stages of *Monilifoirais dubius* (Acanthocephala) in the cockroach *Periplaneta americana* // Parasitology. V. 57. № 1. P. 169–174.

Nikishin V.P., 1992. Formation of the capsule around *Filicollis anatis* in its intermediate host // Journal of Parasitology. V. 78. № 1. P. 127–137.

Skorobrechova E.M., Nikishin V.P., 2011. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species // Parasitology Research. V. 108. № 2. C. 467–475. https://doi.org/10.1007/s00436-010-2088-3

Skorobrechova E., Nikishin V., Lisitsyna O., 2012. Structure of capsule around acanthocephalan *Corynosoma strumosum* from uncommon paratenic hosts – lizards of two species // Parasitology Research. 110. № 2. C. 459–467. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2512-3

Skorobrechova E.M., Nikishin V.P., 2019. Encapsulation of the acanthocephalan, *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Luhe, 1904, in the intermediate host, *Spinulogammarus ochotensis* // Journal of Parasitology. V. 105. № 4. P. 567–570.

Székely C., Pazooki J., Molnár K., 1996. Host reaction in paratenic fish hosts against 3rd stage larvae of *Anguillicola crassus* // Diseases of Aquatic Organisms. V. 26. № 3. P. 173–180.

Van Cleave H.J., 1947. A Critical Review of Terminology for Immature Stages in Acanthocephalan Life Histories // Journal of Parasitology. V. 33. № 2. P. 118–125.

ON A TERMINOLOGICAL CONFUSION IN THE DESIGNATION OF CAPSULES AND CYSTS SURROUNDING TISSUE HELMINTHES

V. P. Nikishin*

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia
**e-mail: nikishin@ibpn.ru*

Inconsistency of some parasitological terms in analyzing the relationship between the parasite and host is discussed, with some options for their correct usage being proposed.

Keywords: parasitic worms, acanthocephala, nematodes, paratenic hosts, intermediate hosts